

Труды

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 1, 2010

transactions.krc.karelia.ru

ТРУДЫ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН. № 1, 2010. Серия БИОГЕОГРАФИЯ

А. В. Сони́на, М. В. Мелентьев, А. Н. Антонова. ЭКОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ НА ПРИБРЕЖНЫХ СКАЛАХ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ	78
Н. В. Медведев, Т. Сипиля. ОСОБЕННОСТИ ЗИМОВКИ И РАЗМНОЖЕНИЯ КОЛЬЧАТОЙ НЕРПЫ (<i>RHOCA HISPIDA LADOGENSIS</i>) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА	86
А. В. Полевой. ГРИБНЫЕ КОМАРЫ (DIPTERA: BOLITOPHILIDAE, KEROPLATIDAE, MYCETOPHILIDAE) ЗАПОВЕДНИКА «ПАСВИК»	95
И. А. Барышев. ФОРМИРОВАНИЕ ЗООБЕНТОСА ПОРОГОВЫХ УЧАСТКОВ РЕК СЕВЕРО-ЗАПАДА МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ В ЗОНЕ ПОВЫШЕННЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ	105
Е. П. Иешко, Д. И. Лебедева, Ю. Ю. Барская, Б. С. Шульман, И. Л. Щуров, В. А. Широков. ОСОБЕННОСТИ ЗАРАЖЕНИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ ПРИ СОВМЕСТНОМ ПАРАЗИТИРОВАНИИ ГЛОХИДИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ И МОНОГЕНЕИ <i>GYRODACTYLUS SALARIS</i> MALMBERG.	113
Хроника	
В. И. Крутов, С. М. Синькевич. Всероссийская научная конференция с международным участием «Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления»	121
Юбилей и даты	
Л. В. Аникиева. Евгений Павлович Иешко (к 60-летию со дня рождения)	126
О. П. Стерлигова, А. Н. Круглова. Сергей Федорович Комулайнен (к 60-летию со дня рождения)	130
Рецензии и библиография	134
Правила для авторов	135

Серия БИОГЕОГРАФИЯ. Выпуск 10

СОДЕРЖАНИЕ

И. Б. Кучеров. ПРОБЛЕМА КОНСЕРВАТИЗМА ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ	3
А. Н. Громцев, А. В. Кравченко, Ю. П. Курхинен, С. В. Сазонов. ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ, ФЛОРЫ И ФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И ПОСЛЕ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ: ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБОБЩЕНИЯ	16
Г. А. Елина, П. Н. Токарев. ЗАКОНОМЕРНОСТИ АККУМУЛЯЦИИ ОРГАНИКИ И УГЛЕРОДА В БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ КАРЕЛИИ	34
С. А. Кутенков, Н. В. Стойкина. РЕЛИКТОВЫЕ ТОРФЯНИКИ ОСТРОВОВ БЕЛОГО МОРЯ	52
А. Ю. Доронина. ФЛОРА РЕЗЕРВАТА «КАРБОНОВЫЕ ОТТОРЖЕНЦЫ» (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ, ПРИРОДНЫЙ ПАРК «ВЕПССКИЙ ЛЕС»)	57
М. А. Бойчук, В. Я. Горьковец, М. Б. Раевская. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МХОВ НА ГОРНЫХ ПОРОДАХ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ФИНЛЯНДИИ	70

Карельский научный центр
Российской академии наук

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Серия БИОГЕОГРАФИЯ. Выпуск 10

Петрозаводск
2010

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 1, 2010. Серия БИОГЕОГРАФИЯ, вып. 10

Главный редактор
А. Ф. Титов

Редакционный совет

В. Т. Вдовицын, Т. Вихавайнен, А. В. Воронин, С. П. Гриппа, Э. В. Ивантер, А. С. Исаев,
В. И. Крутов, А. М. Крышень (зам. главного редактора), В. В. Мазалов, Ф. П. Митрофанов,
И. И. Муллонен, Н. Н. Немова, В. В. Окрепилов, О. Н. Пугачев, Н. Н. Филатов, А. И. Шишкин,
В. В. Щипцов

Editor-in-Chief
A. F. Titov

Editorial Council

V. T. Vdovitsyn, T. Vihavainen, A. V. Voronin, S. P. Grippa, E. V. Ivanter, A. S. Isaev, V. I. Krutov,
A. M. Kryshen' (associate editor), V. V. Mazalov, F. P. Mitrofanov, I. I. Mullonen, N. N. Nemova, V. V. Okrepilov,
O. N. Pugachev, N. N. Filatov, A. I. Shishkin, V. V. Schiptsov

Редакционная коллегия серии «Биогеография»

А. В. Артемьев, В. Ф. Брызгин, А. Е. Веселов, А. Н. Громцев, П. И. Данилов, Е. П. Иешко,
С. Ф. Комулайнен, А. В. Кравченко, А. М. Крышень (отв. редактор), О. Л. Кузнецов, В. И. Кухарев,
О. О. Предтеченская (отв. секретарь), А. И. Слабунов, Н. Г. Федорец

Editorial board of «Biogeography» series

A. V. Artem'ev, V. F. Bryazgin, A. E. Veselov, A. N. Gromtsev, P. I. Danilov, E. P. Ieshko, S. F. Komulainen,
A. V. Kravchenko, A. M. Kryshen' (editor-in-chief), O. L. Kuznetsov, V. I. Kuharev, O. O. Predtechenskaya
(Secretary), A. I. Slabunov, N. G. Fedorets

ISSN 1997-3217

Зав. редакцией Н. В. Михайлова
Адрес редакции: 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
тел. (8-8142)780109; (8-8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru
Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>

© Карельский научный центр РАН, 2010

УДК 581.555: 581.9

ПРОБЛЕМА КОНСЕРВАТИЗМА ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

И. Б. Кучеров

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Приводятся примеры реликтовых растительных сообществ, устойчивых по своему флористическому составу в условиях современного климата тайги и тундры Евразии. Понятие о реликтовой природе и флористическом консерватизме корректно по отношению не к отдельному сообществу данного типа, а лишь к сукцессионному ряду, в который оно входит. Устойчивость видового состава стадий сукцессии поддерживается повторяемостью ее течения. Предсказуемость сукцессий обусловлена постоянством генофонда видов, формирующих сообщества, постоянством набора фаций ландшафтов, которые они населяют, и межвидовыми коадаптациями.

Ключевые слова: флористический состав растительных сообществ, реликтовые сообщества, устойчивость, сукцессия.

I. B. Kucherov. THE PROBLEM OF THE CONSERVATISM OF THE SPECIES COMPOSITION OF PLANT COMMUNITIES

Several types of plant communities, relict by their nature, display stability of their floristic composition under modified climatic conditions. Such are cryophytic steppes of Chukotka (relicts of the Pleistocene cryoxerophytic phases), dryad-bearberry-Scots pine and ashweed-aconite-Siberian spruce forests on gypsum outcrops of North-Eastern Europe (relicts of the Preboreal and the Atlanticum, respectively), as well as several communities on the White Sea islands, etc. Communities of all types, both at the climax and seral stages, display such floristic conservatism to some extent. As follows from the analysis of spectra of geographical elements for vascular floras of South-Karelian forest communities, one should speak of conservative features of the whole successional sere rather than of the plant community of a given type. The stability of the species composition of each sere in the succession is maintained by its repeatability. Predictability of successions is due to and dependent on the stability of the gene pool of the species forming the communities, constancy of the landscape ecotopes they inhabited, and interspecies co-adaptations, including dominant tolerance of the accompanying species, complementarity of life strategies, and symbiotrophy.

Key words: floristic composition, relict plant communities, stability, succession.

Согласно концепции непрерывности растительного покрова, виды растений, растущие совместно друг с другом, не связаны между собой. Совместное произрастание обусловлено лишь стечением обстоятельств [Egler, 1954] и

частичным совпадением экологических требований [Раменский, 1938; Whittaker, 1967, 1974; Harper, 1977; Миркин, Наумова, 1998]; сопутствующие виды способны при этом выдерживать конкурентное давление доминантов [Grime,

1977; Tilman, 1982, 1988]. Такая точка зрения, однако, не находит объяснения многим известным фактам, в том числе существованию реликтовых растительных сообществ. Сформировавшись в прошлом, эти сообщества при изменении климата не распались, но продолжают существовать как распознаваемые типы, устойчивость которых подтверждается прямыми (палинологическими, карпологическими и т. д.) и косвенными (хорологическими) свидетельствами. Данные географии растений и флористики говорят о возможности выделения исторических «свит» видов, флороценотивов, «ядер» флороценоотических комплексов, т. е. становление и устойчивое (даже в геологическом масштабе времени) существование сообществ конкретных типов прослеживается в ретроспективе [Клеопов, 1941, 1990; Сочава, 1946; Толмачев, 1954; Юрцев, 1974, 1981; Камелин, 1973, 1979, 1998 и др.].

Устойчивость сообществ (включая реликтовые) предполагает их способность к самоорганизации, т. е. целостность. Недавно наметилось возвращение к взгляду на них как на целостные системы, границы которых определяют природные ландшафты [Austin, 1985; Austin, Smith, 1989; Pignatti et al., 2002]. На этой точке зрения исходно основывается классификация растительности в рамках как доминантной школы [Сукачев, 1931; Сукачев и др., 1938; Шенников, 1964 и др.], так и школы И. Браун-Бланке [Becking, 1957; Westhoff, Maarel, 1978]. Она же подтверждается при обобщенном описании сообществ с использованием понятий термодинамики, тогда как модель континуума отражает не столько свойства самой растительности, сколько неполноту наших данных о ней [Pignatti et al., 2002].

Высказывание Ф. Клементса [Clements, 1928], уподобляющее ход сукцессии онтогенезу, обычно цитируется как курьез, а проблему индивидуального развития фито- и биоценозов разрабатывают лишь немногие авторы [Быков, 1978; Жерихин, 1987, 1997 и др.; Берг, 1993; Дымина, Ершова, 2008]. Внимательный взгляд на проблему реликтовых сообществ заставляет, однако, предположить, что у ценоотических объектов парадоксально присутствует, как минимум, одно свойство, присущее организмам, притом эволюционно продвинутым, – «память» предыдущих состояний (истории своего становления). Цель данной работы: проверив данное предположение на конкретных примерах, установить, какого именно ранга ценоотические единицы обладают «памятью» (а значит, и целостностью), и попытаться понять, какие механизмы за этим стоят.

1. ПРИМЕРЫ РЕЛИКТОВЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В СОВРЕМЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ

1.1. КРИОФИТНЫЕ СТЕПИ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

В тундровых ландшафтах Северо-Восточной Якутии и Чукотки закономерно встречаются участки криофитных степей, как правило, тяготеющие к южным склонам. В их растительном покрове доминируют дерновинные злаки (*Festuca lenensis*¹, *Helictotrichon krylovii*) и степные осоки (*Carex duriuscula*, *C. obtusata*) в сопровождении стержнекорневых двудольных (*Eremogone capillaris*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Astragalus pseudasurgens* и др.) и полукустарничков (*Dracocephalum palmatum*). Возможно проследить флорогенетические связи чукотских степей с якутскими и дауро-монгольскими. В то же время их можно считать реликтовыми сообществами, производными от тундростепей криоксеротических фаз плейстоцена [Юрцев, 1974, 1981]. Состав растительности современных криофитных степей в целом соответствует таковому спорово-пыльцевых спектров плейстоцена Северо-Восточной Азии [Гитерман, 1985]. Отложения датированы по останкам *Mammuthus primigenius* Blumenbach и других представителей ныне вымершей мамонтовой фауны, характерной для перигляциальных тундростепных ландшафтов плейстоцена [Шер, 1971; Yurtsev, 2001].

На протяжении голоцена в Северной Евразии сменил друг друга ряд несхожих между собой климатических периодов [Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977]. Однако криофитные степи не исчезли, не сменившись ни дриадовыми тундрами в континентальных секторах Чукотки, ни луговинными тундрами в ее океанической берингийской части, хотя при современном климате, более влажном по сравнению с криоксеротическими фазами плейстоцена, как минимум, последний тип сообществ должен иметь явные преимущества. В целом степные сообщества сохранили аутентичность, хотя, возможно, и претерпели ряд изменений своего состава и структуры (в частности, под пологом степных трав развился ярус тундровых лишайников [Kucherov, Daniëls, 2005]). Значительная часть видов, произрастающих в криофитных степях Чукотки, не характерна для сухих щебнистых тундр с господством *Dryas punctata*, окружающих степи на склонах всех экспозиций. Ряд тундровых растений (прежде всего сама *D. punctata*)

¹ Таксоны сосудистых растений приводятся по сводке С. К. Черепанова [1995].

при этом может входить в состав степных сообществ; в результате формируются участки «тундростепи», выраженно отличные от окружающей тундры [Юрцев, 1974, 1981; Кучеров, 1996; Kucherov, Daniēls, 2005]. Степные и тундровые сообщества входят в разные сукцессионные ряды; дриадовая тундра не сменяется степью, а степь тундрой [Кучеров, 1996; Kucherov, Daniēls, 2005].

1.2. СОСНЯКИ НА ОБНАЖЕНИЯХ ИЗВЕСТНЯКОВ И ГИПСОВ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

Не менее яркий пример реликтовых растительных сообществ представляют собой сосняки (из *Pinus sylvestris*) на обнажениях известняков и гипсов по берегам Пинеги, Мылы, Ильча и других таежных рек на северо-востоке Европейской России [Юдин, 1963; Сабуров, 1972; Кучеров, Чуракова, 2007 и др.]. Для напочвенного покрова этих сосняков характерно сочетание арктоальпийских (*Dryas octopetala* s. l., *Oxytropis sordida*, *Arctous alpina*), гипоарктических (*Empetrum hermaphroditum*) и лесостепных (*Thymus serpyllum* s. l., *Artemisia tanacetifolia*, *Dendranthema zawadskii*, *Scorzonera glabra*) видов. Арктоальпийские растения при этом произрастают в далеком отрыве от южной границы своего зонального распространения на равнине [Hultén, Fries, 1986; Шмидт, 2005 и др.]. Бок о бок с сосняками на осыпях известняков и гипсов развиты тундроподобные сообщества с господством *Dryas* spp. и *Arctous alpina*.

Согласно палинологической летописи, а также данным о составе ископаемых остатков растений в озерных глинах и торфах, сочетание арктоальпийских растений с лесостепными характерно для перигляциальной растительности Европы в криоксеротическую стадию поздневалдайского ледниковья [Гричук, 1989] и в верхнем дриасе [Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977]. *Pinus sylvestris* как вид отмечена в бассейне р. Пинеги также с дриаса, хотя массовое развитие сосняков фиксируется лишь с суббореального периода голоцена [Юрковская и др., 1989]. Ю. П. Юдин [1963], указывая на реликтовый, «тундростепной» характер растительности сосняков на известняках, относит время их формирования к завершающей фазе микулинского межледниковья либо к позднему плейстоцену. Последнее вероятнее, поскольку сухой и холодный климат, реконструируемый для перигляциальной зоны последнего оледенения, не допускал существования лесных сообществ в ее пределах [Prentice et al., 2000].

Начиная с раннего голоцена [Нейштадт, 1957; Никифорова, 1982; Юрковская и др., 1989], в тайге Двино-Печорского региона господствуют еловые и березово-еловые (из *Picea obovata*, *Betula pubescens*) леса с характерным набором бореальных видов [Толмачев, 1954]. Однако смены сосняков на обнажениях ельниками либо не происходит (как на гипсах Пинежья [Кучеров, Чуракова, 2007]), либо под пологом ели сохраняется реликтовый напочвенный покров (как на известняках по р. Мыле [Юдин, 1963]). Тундроподобные сообщества осыпей служат вероятным источником диаспор при восстановлении сосняков после пожаров. Устойчивое существование как лесных, так и тундроподобных сообществ поддерживается темпами и формами эродирования карбонатных и сульфатных субстратов [Юдин, 1963], в карстовых ландшафтах также охлаждающим влиянием подземных вод [Малков и др., 2001].

1.3. АКОНИТОВЫЕ ЕЛЬНИКИ ПИНЕЖЬЯ

Для нижней трети склонов карстовых логов правобережья средней Пинеги характерны аконитовые (*Aconitum septentrionale*) ельники. Со времени атлантического климатического оптимума голоцена, когда в тайге Европейского Севера расселялись виды растений с юга и юго-запада [Клеопов, 1941; Миняев, 1966 и др.], в этих сообществах сохранились *Aegopodium podagraria*, *Viola mirabilis* и ряд других бореонеморальных видов [Сабуров, 1972]. Аконитовые ельники – широко распространенная ассоциация [Василевич, 2004]. Однако снытевая субассоциация с участием бореонеморальных видов свойственна преимущественно южной, в Фенноскандии и на западе Русской равнины – также средней тайге, тогда как для северной тайги Архангельской обл. характерна типичная субассоциация, где эти виды отсутствуют [Kucherov, 2008]. Склоны и днища карстовых логов являются экотопами с холодным микроклиматом [Малков и др., 2001; Кучеров, 2003], что не должно благоприятствовать видам с «южным» типом ареала. Однако они не «выпадают», и снытевая субассоциация не сменяется типичной, обычной в ландшафтах, окружающих пинежский, в том числе с сульфатным геохимическим режимом (в бассейне Кулоя [Kucherov, 2008]). Рельеф карстовых логов благоприятствует снегонакоплению, что создает для неморальных и бореонеморальных видов условия более стабильной зимовки [Кучеров, 2003]. Следует учитывать также вегетативную подвижность *Aegopodium podag-*

raria, запас семян мирмекохорной *Viola mirabilis* в муравейниках и другие факторы инерции существования сообщества на занятом им месте.

1.4. РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА БЕЛОМОРСКИХ ОСТРОВОВ

Доказательством тому, что многие растительные сообщества, раз возникнув, имеют тенденцию удерживаться на занятых ими экотопах, несмотря на меняющийся климат, служит растительность Керетского архипелага в Кандалакшском заливе Белого моря [Кучеров и др., 2005]. На протяжении голоцена дно залива испытывает гляциоизостатическое поднятие, порождающее формирование морских террас и возникновение прибрежных островов, любая отметка поверхности которых может быть датирована исходя из скорости поднятия. Для террас в устье р. Выг датировки подтверждены радиоуглеродным методом [Девятова, 1976]. На островах выделяются 4 гипсометрических уровня, различающиеся по времени начала генезиса их парциальных флор. Для некоторых из этих уровней выявлены тяготеющие к ним ви-

ды (табл. 1) и сообщества, сформировавшиеся в регионе в соответствующий период голоцена.

Только в пределах уровня с отметками 19–29 м над у.м. на крупных островах отмечены ельники (*Picea × fennica*) с осиной (*Populus tremula*) и травяным покровом из *Geranium sylvaticum* и *Rubus saxatilis* (*Geranium-Dryopteris*-Тип [Cajander, 1921]), в наибольшей степени, сравнительно с другими типами сообществ, обогащенные бореонеморальными видами с ценотическим оптимумом не в северной, но в средней и южной тайге. Для большинства из них (*Melica nutans*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia* и др.) в этом интервале высот отмечена наибольшая встречаемость (см. табл. 1), вплоть до эксклюзивной приуроченности у облигатных барохоров с низкой скоростью разноса диаспор (*Elymus caninus*, *Actaea spicata* [Müller-Schneider, 1977]). На рассматриваемых высотах сохранились дериваты среднетаежных сообществ, распространенных в Прибеломорье в период атлантического оптимума голоцена [Елина и др., 2000; Кучеров и др., 2005]. С тех пор климат для них стал менее благоприятен, однако сообщества не исчезли полностью.

Таблица 1. Изменения встречаемости (%) некоторых видов растений флоры островов Керетского архипелага в зависимости от высоты над у.м. [Кучеров и др., 2005]

Названия растений	Гипсометрические уровни			
	30–50 м	19–29 м	10–19 м	< 10 м
<i>Saxifraga cernua</i>	4	–	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	96	88	88	56
<i>Pinus sylvestris</i>	100	100	82	47
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	81	68	70	53
<i>Betula subarctica</i>	46	46	46	33
<i>Picea × fennica</i>	23	59	59	26
<i>Calluna vulgaris</i>	35	51	21	14
<i>Populus tremula</i>	23	41	30	17
<i>Rubus saxatilis</i>	15	34	15	5
<i>Arctous alpina</i>	19	29	22	12
<i>Geranium sylvaticum</i>	15	27	11	5
<i>Actaea spicata</i>	–	10	–	–
<i>Elymus caninus</i>	–	2	–	–
<i>Trollius europaeus</i>	–	15	2	–
<i>Coeloglossum viride</i>	–	7	1	–
<i>Oxalis acetosella</i>	–	27	10	2
<i>Melica nutans</i>	–	15	4	1
<i>Filipendula ulmaria</i>	–	10	5	8
<i>Milium effusum</i>	–	10	2	2
<i>Paris quadrifolia</i>	–	10	3	1
<i>Dianthus superbus</i>	–	–	2	11
<i>Calamagrostis groenlandica</i>	–	–	1	6
<i>C. lapponica</i>	–	–	1	1
<i>Euphrasia frigida</i>	–	–	–	8
<i>Luzula frigida</i>	–	–	–	2
<i>Loiseleuria procumbens</i>	–	–	–	1
Число описаний	26	41	96	155
Число видов в парциальной флоре	50	125	212	280
Время начала формирования парциальной флоры, л. н.	9300–7700	7700–4930	4500–2500	1000

Примечание. Перечисление видов в таблице отражает их распределение по гипсометрическим уровням. В пределах каждой из групп виды расположены по убыванию их встречаемости. Общее число видов аборигенной флоры сосудистых растений – 354.

В пределах самого нижнего гипсометрического уровня (< 10 м над у.м.) развиты приморские вороничники из *Empetrum hermaphroditum* [Бреслина, 1971]. Упомянутый вид – древний элемент региональной флоры, в Прибеломорье известный, как минимум, с позднего плейстоцена [Елина и др., 2000]. Сообщества *E. hermaphroditum* отмечены на разных высотах; однако только вдоль моря они обогащены гипоарктическими и арктоальпийскими, преимущественно тундровыми видами (*Calamagrostis groenlandica*, *C. lapponica*, *Luzula frigida*, *Euphrasia frigida* и др.), отсутствующими на вышележащих уровнях. Это побуждает связать формирование данных сообществ с «малой ледниковой эпохой» середины субатлантического периода голоцена [Кучеров и др., 2005]. Сказанное подтверждает пример *Loiseleuria procumbens*. На более древних островах в иных частях акватории Белого моря этот вид отмечен на больших высотах, по вершинам скальных гряд [Киселева и др., 1997; Кравченко, Тимофеева, 2002]. Импульс к вторичному расселению он получил при субатлантическом похолодании, начав распространяться с юга на север в диапазоне высот до 10–15 м над у.м. и включаясь в состав новообразованных приморских сообществ.

Обобщая предыдущие разделы, можно заметить, что устойчивость видового состава в той или иной мере свойственна большинству растительных сообществ. Даже трансформируясь при изменениях климата, они подобны собственным предыдущим состояниям. Парадоксальным образом, большую часть современных сообществ можно считать реликтовыми, подобно тому, как это справедливо для существующих ныне видов [Gamalei, Sheremet'ev, 2008].

2. СУКЦЕССИОННЫЙ СТАТУС И РАНГ СООБЩЕСТВ, ДЕМОНСТРИРУЮЩИХ ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ КОНСЕРВАТИЗМ

Все фитоценозы в том или ином качестве включены в сукцессионные процессы [Clements, 1928; Сукачев и др., 1938; Whittaker, 1974; Grime, 1977; Tilman, 1988 и др.], поэтому правомерно поставить вопрос о сукцессионном статусе сообществ с реликтовыми компонентами. Выше обсуждались реликтовые сообщества, являющиеся палеоклимаксами (криофитные степи) либо экзогенно стабилизированными субклимаксами (сосняки на карсте). В подобных случаях восстановительные сукцессии идут особыми путями, специфичными для сообществ данного типа. Реликты не менее вероятны и в составе климаксовых сообществ, завер-

шающих ряды современных нам эндогенных сукцессий, а именно: климатических и топоэдафических (эу)климаксов (примеры с аконитовыми и гераневыми ельниками), а также суперклимаксов – сообществ с длительным периодом жизни эдификаторов в условиях относительно стабильной внешней среды [Whittaker, 1974]. Но это предполагает наличие реликтовых видов также и в составе сериальных сообществ, восстанавливающих климакс, поскольку в общем случае на фоне данных зонально-климатических условий сукцессия может пройти и завершиться более чем один раз (иначе климакс следует считать не эу-, а палеоклимаксом). Одновременно с вопросом о сукцессионном статусе реликтовых сообществ встает также вопрос о ранге синтаксонов, к которым они относятся.

2.1. СУКЦЕССИОННЫЙ РЯД КАК ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА: ДАННЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ЦЕНОФЛОР

Приблизиться к ответу на поставленные вопросы позволяет анализ спектров географических элементов ценофлор. Подобные спектры (в особенности хориономические)² во многом отражают генезис соответствующих синтаксонов, поскольку визуализируют соотношения видов, расселившихся на данной территории в разное время и в составе различных миграционных потоков [Юрцев, Камелин, 1991]. При группировании спектров соответственно широтных и хориономических фракций ценофлор лесов заповедника «Кивач» в южной Карелии [Кучеров и др., 2006] по господствующим фракциям (табл. 2) выяснилось, что отдельные типы спектров маркируют типы либо (чаще) группы типов леса, выделяемые по классической методике В. Н. Сукачева [1931; Сукачев и др., 1938]. Принципы последней при этом не были заложены в алгоритм классификации растительности, сочетавший индуктивную табличную обработку описаний с непараметрической статистикой [Василевич, 1995].

Как известно, тип леса по В. Н. Сукачеву [1931] маркирует определенное соотношение режимов влажности и богатства почвы, а все

² Хориономические элементы флоры отражают положение видовых ареалов либо их частей в системе делов ботанико-географического, либо флористического районирования Земли или части ее территории [Юрцев, Камелин, 1991]. Многие подобные элементы близки по объему аналогичным долготным (координатным, отражающим положение ареалов в системе долготных секторов), вплоть до совпадения по названиям. Однако при анализе миграционно-флорогенетических процессов представляется более корректным использование именно хориономических, а не долготных элементов флоры и их фракций [см. также Камелин, 1973, 1979, 1998 и др.].

Таблица 2. Группирование лесных сообществ заповедника «Кивач» (Карелия) по типам спектров географических фракций их ценофлор сосудистых растений [Кучеров и др., 2006]

Типы спектров	Типы лесных сообществ, вошедшие в группу
I. Выделенные по соотношениям преобладающих широтных фракций флоры	
Гипоаркто-бореальный	Сосняки и ельники сфагновые
Бореальный	Сосняки и ельники осоково- и хвощово-сфагновые, сосняки сфагново-зеленомошные
Бореонеморально-бореальный	Ельники зеленомошные, ельники и березняки болотно-травяные, черноольшаники
Полизонально-бореальный	Сосняки зеленомошные и лишайниково-зеленомошные
Бореально-бореонеморальный	Ельники кисличные приручейные
Бореонеморальный	Ельники и сосняки лесновейниковые, осинники, суходольные сероольшаники
Полизонально-бореонеморальный	Пойменные березняки и сероольшаники
Поликомпонентный (бореально-бореонеморально-полизональный)	Сосняки чабрецово-толокнянковые на доломитах
II. Выделенные по соотношениям преобладающих хориономических фракций флоры	
Голарктический	Сосняки сфагновые
Евразийский	Ельники сфагновые; сосняки, ельники и березняки осоково-сфагновые
Евразийско-евросибирский	Сосняки и ельники зеленомошные; скальные сосняки сельгового комплекса
Евросибирский	Ельники и березняки болотно-травяные; черноольшаники; пойменные березняки
Поликомпонентный (евросибирско-древнесредиземноморско-евразийско-евросибирский)	Ельники лесновейниковые и кисличные, сосняки на доломитах, суходольные лиственные леса

Примечание. Распределение видов по широтным фракциям ценофлор дано согласно системе региональных [см. Юрцев, Камелин, 1991] широтных элементов флор Восточной Фенноскандии [Кучеров, Науменко, 2000], детализирующей аналогичную систему элементов флор Мурманской обл. и Карелии М. Л. Раменской [1983]. Распределение по хориономическим фракциям ценофлор проведено путем соотнесения видовых ареалов [Meusel et al., 1965–1992; Hultén, Fries, 1986] и схемы флористических областей Земли А. Л. Тахтаджяна [1978; см. также Кучеров, Чепинога, 2004; Кучеров и др., 2005, 2006].

При наименовании типов спектров господствующая широтная / хориономическая фракция ставится на последнем месте.

типы в совокупности сгруппированы в крестообразную схему «эдафо-фитосоциальных» рядов, трактованных В. Н. Сукачевым [1931 и др.] не только экологически, но и динамически – как совокупность сукцессионных серий. Группа типов леса при этом соответствует отдельному сукцессионному ряду либо совокупности климаксовых стадий нескольких рядов.

При группировании спектров широтных элементов лесных ценофлор Кивача (см. табл. 2) гипоаркто-бореальный, бореальный, бореонеморально-бореальный и полизонально-бореальный типы спектров объединяют соответственно сообщества трех различных гидросерий и ксеросерии (вкупе с завершающими их климаксами). Бореально-бореонеморальный и бореонеморальный типы соответствуют сообществам постклимаксов (а также лесов, от них производных), полизонально-бореонеморальный – стадияльно молодым ценозам антропогенного генезиса, поликомпонентный (бореально-бореонеморально-полизональный) – экотопическому субклимаксу (сосняки на доломитах). Сходная картина наблюдается и при группировании ценофлор по хориономическим фракциям (см. табл. 2). Голарктический и евразийский типы объединяют ценозы рядов зарастания соответственно верховых и переходных болот (гидросерии), евразийско-евросибирский – сообщества зонального (среднетаежного) климакса и сельгового комплекса (ксеро- и литосерии), евросибирский –

сообщества условий проточного переувлажнения. Наиболее теплообеспеченные ценозы: приручейные кисличные ельники (постклимаксы), сосняки на доломитах и мелколиственные леса антропогенного генезиса, – объединяет поликомпонентный (евросибирско-древнесредиземноморско-евразийско-евросибирский) тип.

Таким образом, **говорить** о соотношениях географических элементов, а, значит, и **о реликтовых чертах и флористическом консерватизме корректно по отношению** не к растительному сообществу, выделяемому при классификации, а к вмещающему его более масштабному целому – **сукцессионному ряду** вкупе с присущим ему климаксом. Именно растительность сукцессионного ряда, взятого в целом, в полной мере демонстрирует присущие ей целостность и устойчивость. В предельном случае, когда сообщество способно к самовосстановлению, что наиболее характерно для тундр и пустынь [МакМагон, 1982; Кучеров, Загидуллина, 2001], возможны (и нередки) ряды, состоящие из единственной стадии.

Именно благодаря целостности сукцессионных рядов при анализе палинологической летописи представляется, что растительные сообщества «наступают» и «отступают», т. е. способны к расселению как целые, несмотря на очевидную индивидуальность видовых миграций. На деле виды отдельных стадий ряда мигрируют друг за другом со скоростью хода сукцессии

[Кучеров, 2003]. По спорово-пыльцевым спектрам узнаваемы сообщества, которые ранее росли южнее либо севернее: в пребореале на территории заповедника «Кивач» существовали березняки из *Betula czerepanovii*, аналогичные современным лапландским [Филимонова, Еловичева, 1988; Елина и др., 2000]. Также по спорово-пыльцевым спектрам можно описать вымершие ценозы, например, крупнопоротниковые ольшаники из *Alnus kolaënsis*, существовавшие в бореальном периоде на Кольском п-ове [Елина и др., 2000].

2.2. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ ЦЕНОФЛОР ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ В ГОЛОЦЕНЕ

Высказанные положения подтверждает анализ миграционно-генетических элементов ценофлор Кивача по данным спорово-пыльцевых разрезов [Филимонова, Еловичева, 1988; Кучеров и др., 2006]. Около 35 видов флоры составляют ее позднеплейстоценово-пребореальное «ядро». На эти растения в лесах зеленомошного, болотно-травяного и осоково-сфагнового типов приходится от 1/3 до 1/2, а в сосняках брусничных – до 3/4 от общего числа регистраций видов в описаниях. Видимо, еще в пребореале сложилась ценофлора сукцессионного ряда зарастания песков с присущим ему сосновым топоэдафическим климаксом. Мигрантам бореального периода соответствует еще 1/3 регистраций видов в заболоченных лесах. Таким образом, ценофлоры основных экогенетических серий, наблюдаемых в современном растительном покрове (но еще без еловых зональных климаксов), сформировались до начала атлантического периода.

На долю мигрантов атлантического периода (включая *Picea abies*) в большинстве ценофлор приходится от 1/3 до 1/10 от общего состава, лишь в ельниках кисличных и в сероольшаниках (*Alnus incana*) более 1/2. К концу периода большинство ценофлор хвойных лесов полностью сформировалось в их наблюдаемом ныне составе (хотя, возможно, и в иных пропорциях), т. е. сложились первичные и вторичные ряды, а также (с точки зрения на современную растительность) постклимаксы.

В суббореальном периоде завершается формирование ценофлор сфагновых сосняков (по мере роста болот и торфонакопления) и сосняков на доломитах. В субатлантическое время за счет археофитов окончательно формируются ценофлоры сероольшаников и щучковых (*Deschampsia cespitosa*) березняков [Кучеров и др., 2006].

2.3. СУКЦЕССИОННЫЙ РЯД КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ОБЪЕКТ ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Вышеприведенная реконструкция отчасти подтверждает точку зрения В. В. Жерихина [1997] на эволюцию сообществ (филоценогенез), также выявляя трансформацию сукцессионных рядов в результате «наращивания» или исчезновения терминальных стадий. Элементарной эволюционирующей единицей ценоценоза по В. В. Жерихину [1997], однако, следует считать всю региональную совокупность сукцессионных рядов – «экосистему» [Tansley, 1935] или сукцессионную систему [Разумовский, 1981]. С нашей же точки зрения, корректно рассматривать эволюцию отдельных рядов.

В условиях конкретных внутриландшафтных местоположений (энтопиев, фаций [Раменский, 1938; Лукичева, Сабуров, 1969; Юрцев, 1982]) каждый из рядов будет стремиться к собственному климаксу (либо одному из возможных). Лишь в некоторых фациях будет достижимо условие приблизительного баланса производства и потребления ресурсов, т. е. развитие растительности вплоть до зонального климакса.

Один и тот же ряд может быть включен более чем в одну сукцессионную систему, что наблюдается, к примеру, в случае сухих сосновых боров на песках на пространствах от Фенноскандии до Западной Сибири и от крайне северной тайги до лесостепи.

Наконец, сообщества большинства экогенетических рядов не успевают развиться до зонального климакса в условиях нестабильного климата плейстоцена и голоцена [Будыко, 1977; Хотинский, 1977]. Вдобавок отдельные ряды, а также субклимаксы могут находиться в состоянии суверенизации от остальных рядов и сообществ системы [Жерихин, 1997]. В результате часто формируются и получают конкурентные преимущества сообщества, способные к самовосстановлению без участия промежуточных стадий [МакМагон, 1982; Кучеров, Загидуллина, 2001].

Объекты ранга сообществ, за исключением самовосстанавливающихся, не могут обеспечить устойчивости своей флоры без участия других стадий сукцессионного ряда и, значит, не могут рассматриваться как целостные системы, хранящие всю полноту информации о своих предыдущих состояниях.

3. ВЕРОЯТНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ И УСЛОВИЯ ПОВТОРЯЕМОСТИ ХОДА СУКЦЕССИЙ

Сукцессию в рамках отдельного экогенетического ряда нельзя считать эквивалентной: в ре-

альном ландшафте климаксовая стадия серии во многом определяется окружающей средой, а не только свойствами растительности. Несмотря на это, в нормальных (не катастрофических) условиях сукцессия является детерминистическим, канализированным и многократно воспроизводимым процессом, что и обеспечивает консерватизм видового состава отдельных ее стадий, в том числе и выживание реликтов. Предсказуемость хода сукцессий, однотипно протекающих снова и снова, пока изменения климата не приведут к нарушению их хода, – то, что в начале статьи названо «памятью» растительного сообщества, – обусловлена постоянством генофонда видов растений, постоянством набора фаций и структуры ландшафтов, которые они населяют, а также наличием межвидовых коадаптаций.

3.1. ПОСТОЯНСТВО ГЕНОФОНДА ВИДОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В СМЕНЕ

Обусловленность постоянства хода сукцессии стабильностью генофонда вовлеченных в нее видовых популяций представляется достаточно очевидной. Прежде всего, это касается постоянства наличия видов: исчезновение любого из них, особенно из числа доминантов, может породить сбой в ходе эндогенной сукцессии, в частности, замыкание ее в цикл: классический пример – циклическая деградация британских вересковых пустошей в условиях дефицита семян древесных видов [Tansley, 1911]. Образование нового вида также может вызвать реорганизацию сукцессионного ряда (специогенез [Быков, 1978; Жерихин, 1997]). Однако высказанные положения не абсолютны, так как многие экологически близкие таксоны демонстрируют фитоценологическую замещаемость [Миркин и др., 1968; Самбук, 1991 и др.; Василевич, Бибикина, 2004 и др.], которая наблюдается и у новообразованных таксонов³.

3.2. ПОСТОЯНСТВО НАБОРА ФАЦИЙ И СТРУКТУРЫ ЛАНДШАФТА

Сообщества в пределах ландшафта приурочены к закономерно повторяющимся типам местоположений в рамках генетически единой территории. Сходный рельеф и характер распределения поверхностных отложений обуславливают единообразие распределения

³ Так, в прибалтийских вороничниках и на ивняково-осоково-сфагновых болотах могут как порознь, так и в составе смешанных популяций произрастать диплоидная *Sanguisorba officinalis* (евразийско-западноамериканская полизональная; $2n = 28$) и производная от нее тетраплоидная *S. polygama* (европейская гипоарктическая; $2n = 56$ [Паменская, 1983]).

видов по градиентам экологических факторов и побуждают одни и те же виды единообразно заселять одни и те же типы экотопов.

Сукцессия также является ландшафтно детерминированным процессом. Различный рисунок ландшафта определяет протекание и представленность различных сукцессионных рядов; разница в наборе типов экотопов и размерах участков последних также сказывается на характере смен. Неизбежно влияние гидрологических, геохимических и орографических факторов на конкурентоспособность растений и на эффективность переноса их диаспор. От ландшафта к ландшафту изменяются спектры нарушений, а значит, и набор субклимаксов, а также флора апофитов [Кучеров, 2000]. Реликтовые виды и сообщества часто (хотя и не всегда) приурочены к уникальным ландшафтам-рефугиумам [Сабуров, 1972; Юрцев, 1974, 1981].

Именно к флоре ландшафта в его естественных топографических границах применимо понятие о конкретной (элементарной) флоре [Толмачев, 1931; Лукичева, Сабуров, 1968; Юрцев, 1982; Юрцев, Камелин, 1991]; последняя при этом понимается как система видовых популяций с их количественными соотношениями и внутриландшафтным распределением. Отбор неодинаковых генотипов одних и тех же видов в экологически контрастных ландшафтах в итоге может привести к различиям во встречаемости и обилии этих видов и, как следствие, к расхождению сукцессий, особенно если речь идет о доминантах [Юрцев, 1982].

Общеизвестно, что «памятью» ландшафта служит почва как накопитель результатов сукцессионных смен, обеспечивающий их повторяемость после нарушений, в том числе и катастрофических для растительности. Помимо накопленного органического вещества, принципиально важную роль играет запас покоящихся семян [Работнов, 1950, 1982; Grime, 1977], а также мицелия и спор симбиотических грибов и бактерий (см. ниже). Наличие диаспор пионерных видов особенно важно при восстановлении финальных стадий серий после их нарушения.

Сукцессии идут в ином масштабе характерного времени, нежели процессы пенеппенизации рельефа, и влиянием последних в общем случае можно пренебречь.

3.3. НАЛИЧИЕ МЕЖВИДОВЫХ КОАДАПТАЦИЙ

Необходимым фактором устойчивости флористического состава сообществ выступают популяционные адаптации отдельных видов, обеспечивающие прохождение ими всех стадий жизненного цикла [Grime, 1977; Harper, 1977], а

также межвидовые коадаптации, выступающие той связующей силой, которая облегчает устойчивое сосуществование видов в данных экологических условиях. Помимо толерантности ассектаторов к эдификаторам [Connell, Slatyer, 1977; Grime, 1977], описаны такие формы коадаптаций, как формирование подвижных многовидовых мозаик и комплементарность (взаимную дополнительность) стратегий жизни и жизненных форм растений. Интраценотические подвижные мозаики быстро восстанавливают участки локальных нарушений [Watt, 1947; White, 1979], при этом гетерогенность микроэкотопов выступает фактором устойчивости состава флоры (например, гниющий валежник – частый «приют» реликтовых видов *Orchidaceae*). Сходным образом устойчивость флоры участка леса поддерживает его «оконная» динамика [Watt, 1925, 1947; Halle et al., 1978; Коротков, 1994 и др.], хотя в этом случае имеет место скорее мозаика участков и фрагментов различных стадий сукцессии. Комплементарность стратегий жизни (ассектаторов по отношению к эдификатору, а также между собой) в плане компартиментализации (взаимно дополнительного заполнения и использования) надземного и особенно подземного пространства описана на примере верещатников (*Calluna vulgaris* [Gimingham, 1978]) и дриадовых тундр (*Dryas punctata* [Кучеров, 1996]). Общеизвестным частным случаем комплементарности является ярусность лесных сообществ (хотя при формировании ярусной структуры задействован и механизм толерантности [Сукачев, 1931; Connell, Slatyer, 1977]). Чем более выражена комплементарность стратегий жизни видов, тем выше уровень структурной организации сообщества и консерватизм его видового состава [Кучеров, Загидуллина, 2001]. Устойчивость флоры сообщества может поддерживаться и сугубо экзогенно (как в сенокосах на обнажениях гипсов; см. выше).

Еще более важным фактором ценобиоза, нежели комплементарные стратегии жизни, выступают мико- и бактериосимбиотрофные связи. В природе микотрофно 80–90 % видов растений, включая большинство эдификаторов [Smith, Read, 1997; Воронина, 2007]. Многие микоризные грибы специфичны для отдельных сообществ либо сукцессионных рядов, при этом внутри сообщества могут быть связаны с несколькими видами растений [Bujakiewicz, 1992; Kost, 1992; Коваленко, 1994]. Микоризы играют роль регуляторов сукцессионного статуса сообществ, влияя на баланс накопления и разложения органического вещества почвы и обеспечивая растения азотом и фосфором при их дефиците в тундрах и таежных хвойных лесах [Read et al., 2004].

В ходе сукцессии одни и те же виды грибов также могут вступать в симбиоз с разными видами растений на разных стадиях смены, поддерживая целостность и устойчивость всего сукцессионного ряда [Meyer, 1973; Коваленко, 1994]. Как показало изучение сукцессий при зарастании лавовых потоков [Morris et al., 2007], при расселении микосимбионты многократно опережают сосудистые растения; к моменту появления последних, споры симбиотических грибов и бактерий уже имеются в почве. Доля микотрофных видов растений, нередко пониженная в пионерных группировках, возрастает по направлению к климаксу [Smith, Read, 1997]. Сказанное верно и для палеоклимаксов: так, везикулярно-арбускулярная микориза была обнаружена у *Carex obtusata*, доминанта реликтовых степей Чукотки [Кучеров, 1996], хотя в иных условиях виды *Cyperaceae* часто немикотрофны [Smith, Read, 1997; Воронина, 2007].

Микоризный (и бактериоризный) симбиоз принципиально важен для питания как растений, так и грибов и бактерий. Поток азотистых соединений, переходящих из микоризы в растение, составляет до 100 % его азотного питания, поток сахаров, передаваемых мицелию, – не менее 20 % от общего его количества [Wright et al., 1998]. Мицелий формирует контактные связи между транспортными системами различных особей растений, в том числе разных видов, образуя единую сеть транспорта ассимилятов, по которой между симбионтами перераспределяются питательные вещества [Newman, 1988; Simard et al., 1997; Smith, Read, 1997; Гамалей, 2004 и др.]. Сказанное вносит коррективы в традиционные взгляды на межвидовую конкуренцию за ресурсы [Grime, 1977; Harper, 1977; Tilman, 1982], вместо которой может наблюдаться благоприятствование видам, характерным для данного сукцессионного ряда, одновременно с подавлением «чужаков». Так, симбиоз *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* с *Leccinum scabrum* (Fr.) S. F. Gray способствует поселению этих видов деревьев в верещатнике из *Calluna vulgaris*; другие виды растений и грибов подавляются корневыми выделениями вереска [Meyer, 1973]. Приведенные факты соответствуют классической Клементсовской модели благоприятствования в ходе сукцессии (а для «чуждых» видов – модели подавления [Connell, Slatyer, 1977; Connell et al., 1987; Walker, Chapin, 1987]), что подразумевает целостную природу сукцессионной серии.

Симбиотрофные связи в растительном сообществе представляются закономерным звеном в ряду таких эволюционных явлений, как симбиогенетическое возникновение

клеточных органелл [Мережковский, 1909; Margulis, 1981; Whatley, 1992] и ситовидных трубок флоэмы [Гамалей, 2004], формирование ксилемы и выход растений на сушу благодаря симбиозу с грибами [Каратыгин, 1993]. Уже у риниофитов, формировавших одновидовые пионерные группировки раннего девона [Мейен, 1987], отмечена везикулярно-арбускулярная микориза [Taylor et al., 1995]. Симбиотические адаптации растений, как и вообще коадаптации видов друг к другу могли выработаться лишь в ходе сопряженной (когерентной [Красилов, 1969]) эволюции в ценотическом окружении. Усложнение структурной организации растительных сообществ при этом нередко сочетается с тенденцией к отбору все более коротких сукцессионных рядов и к суверенизации сукцессионных стадий, особенно в безлесных биомах [Жерихин, 1997; Кучеров, Загидуллина, 2001].

Многие растительные сообщества сохраняют в своем составе реликты минувших историко-климатических эпох, одновременно «препятствуя» внедрению новых видов. Сформировавшись в определенных историко-климатических условиях, при изменениях климата, не носящих катастрофической природы, сообщества не распадаются, но продолжают существовать как узнаваемые целостные типы. Даже видоизменяясь, они остаются подобны собственным предыдущим состояниям.

Понятие о реликтовой природе и/или консерватизме (устойчивости) флористического состава корректно по отношению не к отдельному растительному сообществу, а к сукцессионному ряду, в который входит это сообщество, вкупе с присущим этому ряду климаксом. Устойчивость видового состава стадий сукцессии поддерживается повторяемостью ее хода. Детерминизм хода сукцессий обусловлен постоянством генофонда видов растений, формирующих сообщества, постоянством набора фаций и структуры ландшафтов, которые они населяют, и наличием межвидовых коадаптаций, включая толерантность ассектаторов к эдификаторам, формирование подвижных мозаик, комплементарность стратегий жизни видов и симбиотрофные связи.

Автор признателен Ю. В. Гамалею, А. Е. Коваленко, А. В. Гоманькову, В. И. Василевичу, Т. К. Юрковской, Т. Г. Полозовой, Е. О. Головиной, Н. В. Ликсаковой (БИН РАН), А. К. Тимониной (МГУ), Г. А. Елиной, Л. В. Филимоновой (ИБ КарНЦ РАН), В. В. Чепиноге (ИГУ), И. А. Сорокиной (СПбГУ), F. J. A. Daniëls (Inst. Ökol. Pflanzen, Univ. Münster) и M. J. A. Werger (Univ. Utrecht), а

также ныне ушедшим Б. А. Юрцеву (БИН РАН) и В. В. Жерихину (ПИН РАН) за обсуждение материалов статьи и ценные советы.

Литература

Берг Р. Л. Генетика и эволюция. Новосибирск: Наука, 1993. 284 с.

Бреслина И. П. Приморские вороничники – особые тундробразные экстраординальные ценозы // Природа и хозяйство Севера. Апатиты, 1971. Вып. 3. С. 89–91.

Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 327 с.

Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата: Наука, 1978. 288 с.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.

Василевич В. И. Травяные ельники Европейской России // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 1. С. 13–27.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Сфагновые ельники Европейской России // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 5. С. 734–748.

Воронина Е. Ю. Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов // Микология сегодня. М.: Нац. акад. микологии, 2007. Т. 1. С. 142–234.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. 422 с.

Гитерман Р. Е. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука, 1985. 95 с.

Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.

Девятова Э. И. Геология и палинология голоцена и хронология памятников первобытной эпохи в юго-западном Беломорье. Л.: Наука, 1976. 122 с.

Дымина Г. Д., Ершова Э. А. Онтогенез фитоценозов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2008. Ч. 5: Геоботаника. С. 86–88.

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

Жерихин В. В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3–12.

Жерихин В. В. Основные закономерности филоценогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя): Автореф. дис. ...докт. биол. наук. М.: ПИН РАН, 1997. 80 с.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с.

Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 117 с.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. 240 с.

Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 118 с.

Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б. Сосудистые растения Соловецкого историко-архитектурного и природного музея-заповедника // Флора и фауна музеев-заповедников и национальных парков. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. Вып. 1. 43 с.

Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.

Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 352 с.

Коваленко А. Е. Эктомикоризные грибы: ценологический аспект // Микол. и фитопатол. 1994. Т. 28, Вып. 3. С. 84–91.

Коротков В. Н. Современная лесная парадигма (или Гар-парадигма) // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 62–74.

Кравченко А. В., Тимофеева В. В. Особенности флоры сосудистых растений архипелага Кузова // Культурное и природное наследие островов Белого моря. Петрозаводск: ИБ КарНЦ РАН, 2002. С. 79–92.

Красилов В. А. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток: ДВО АН СССР, 1969. С. 12–30.

Кучеров И. Б. Эндеогенная динамика горнотундровой растительности Чукотки (на примере бассейна р. Амгуэмы): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 1996. 26 с.

Кучеров И. Б. Конкретная флора и сукцессионная система: Границы конкретных флор с точки зрения динамической организации растительности // Вестн. ВООП. 2000. № 7. С. 1–20.

Кучеров И. Б. Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общей биологии. 2003. Т. 64, № 6. С. 478–498.

Кучеров И. Б., Головина Е. О., Чепинога В. В. Материалы по истории флоры Керетского архипелага // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 2005. Сер. 3, вып. 3, № 3. С. 32–45.

Кучеров И. Б., Загидуллина А. Т. Самовосстановление растительных сообществ: примеры, механизмы, подходы к описанию // Журн. общей биологии. 2001. Т. 62, № 5. С. 410–424.

Кучеров И. Б., Науменко Н. И. Система региональных широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб.: БИН РАН, 2000. С. 37–62.

Кучеров И. Б., Филимонова Л. В., Кутенков С. А. и др. Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 10: Природа государственного заповедника «Кивач». С. 71–84.

Кучеров И. Б., Чепинога В. В. Анализ парциальных флор и высотная поясность в горном массиве Сальные тундры (Лапландский заповедник) // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2004. С. 84–95.

Кучеров И. Б., Чуракова Е. Ю. Редкостойные сосновые и лиственничные леса на гипсовых обнажениях средней Пинеги // Биоразнообразии, охрана и

рациональное использование растительных ресурсов Севера. Архангельск, 2007. Ч. 1. С. 218–225.

Лукичева А. Н., Сабуров Д. Н. Конкретная флора и флора ландшафта // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 12. С. 1911–1920.

МакМагон Д. А. Сукцессии экосистем: предварительный сравнительный анализ // Биосферные заповедники: Тр. 2-го Сов.-амер. симпози. 10–15 марта 1980 г. Л.: Гидрометеиздат, 1982. С. 21–38.

Малков В. Н., Гуркало Е. И., Монахова Л. Б. и др. Карст и пещеры Пинежья. М.: «ЭКОСТ», 2001. 208 с.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 407 с.

Мережковский К. С. Теория двух плазм, как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. Казань: Типо-литогр. Имп. Унив., 1909. 102 с.

Миняев Н. А. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1966. 38 с.

Миркин Б. М., Ишбулатова Н. Т., Денисова А. В. О связи эдификаторов древесного яруса пойменных лесов Башкирии с травянистым ярусом и подлеском // Уч. зап. ПермГУ. 1968. Т. 64. С. 50–54.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.

Никифорова Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154–162.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1950. Сер. III: Геоботаника, вып. 6. С. 7–208.

Работнов Т. А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982. С. 35–59.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.

Самбук С. Г. Заболоченные сосновые леса европейской части СССР // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 4. С. 537–547.

Сочава В. Б. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза манчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 283–320.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М.: Сельхозгиз, 1931. 328 с.

Сукачев В. Н., Богданов П. Л., Соколов С. Я., Шенников А. П. Дендрология с основами лесной геоботаники. 2-е изд. Л.: Гослестехиздат, 1938. 576 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в

сравнительной флористике // Журн. Русского ботан. об-ва. 1931. Т. 16, № 1. С. 111–124.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темноводной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.

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

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья-95», 1995. 991 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. 447 с.

Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 310 с.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2005. 346 с.

Юдин Ю. П. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. Вып. 4. С. 493–571.

Юрковская Т. К., Елина Г. А., Климанов В. А. Растительность и палеогеография лесных и болотных экосистем правобережья реки Пинеги (Архангельская область) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 12. С. 1711–1723.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, № 4. С. 3–22.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1991. 80 с.

Austin M. P. Continuum concept, ordination method, and niche theory // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1985. Vol. 16. P. 39–61.

Austin M. P., Smith T. M. A new model for the continuum concept // Vegetatio. 1989. Vol. 83. P. 35–47.

Becking R. W. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, N 7. P. 411–488.

Bujakiewicz A. Macrofungi on soil in deciduous forests // Handb. Vegetation Science. Dordrecht: Kluwer, 1992. Vol. 19, Pt. 1: Fungi in vegetation science. P. 49–78.

Cajander A. K. Über Waldtypen in allgemeinen // Acta Forest. Fenn. 1921. Vol. 20, N 1. 41 s.

Clements F. E. Plant succession and indicators. N.Y.: Wilson & Co, 1928. XVI+453 p.

Connell J. H., Slatyer R. C. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. P. 1119–1144.

Connell J. H., Slatyer R. C., Noble I. R. On the mechanisms producing successional change // Oikos. 1987. Vol. 50, N 1. P. 136–137.

Egler F. E. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development // Vegetatio. 1954. Vol. 4. P. 412–417.

Gamalei Yu. V., Sheremet'ev S. N. Global climate and trends of plant ecological evolution // Doklady Biol. Sci. 2008. Vol. 420. P. 176–179.

Gimingham C. H. Calluna and its associated species: some aspects of co-existence in communities // Vegetatio. 1978. Vol. 36, N 3. P. 179–186.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. L.: J. Wiley & Sons, 1977. 222 p.

Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. Heidelberg: Springer, 1978. 441 p.

Harper J. L. Population biology of plants. L.; N. Y.; Toronto: Acad. Press, 1977. 892 p.

Hultén E., Fries M. Atlas of Europe. In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.

Kost G. Macrofungi on soil in coniferous forests // Handb. Vegetation Science. Dordrecht: Kluwer, 1992. Vol. 19, Pt. 1: Fungi in vegetation science. P. 79–112.

Kucherov I. B. Chorological pattern in the Aconitopiceetum in middle and northern taiga of European Russia // Abhandl. Westfäl. Mus. Naturkunde. 2008. Hf 3/4. S. 313–324.

Kucherov I. B., Daniëls F. J. A. Vegetation of the classes Carici-Kobresietea and Cleistogenetea squarrosae in Central Chukotka // Phytocoenologia. 2005. Vol. 35, N 4. P. 1019–1066.

Margulis L. Symbiosis in cell evolution. San Francisco: Freeman, 1981. 328 p.

Meusel H., Jäger E., Weinert R. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965. Bd 1. 258 s. – 1978. Bd 2. 419 s. – 1992. Bd 3. 333 s.

Meyer F. H. Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forests // Ectomycorrhizae: Their energy and physiology. N. Y.; L.: Acad. Press, 1973. P. 79–105.

Morris S. J., Friese C. F., Allen M. F. Disturbance in natural ecosystems: scaling for fungal diversity in ecosystem functioning // The Mycota. Berlin: Springer, 2007. Vol. 4: Environmental and microbial relationships. P. 31–68.

Müller-Schneider P. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 2 Aufl. // Veröff. Geobot. Inst. der ETH, Stift. Rübel in Zürich. 1977. Hf 61. S. 1–226.

Newman E. I. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance // Adv. Ecol. Res. 1988. Vol. 18. P. 243–270.

Pignatti S., Box E. O., Fujiwara K. A new paradigm for the XXIth century // Ann. Bot. 2002. Vol. 2. P. 30–57.

Prentice I. C., Jolly D., BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, N 3. P. 507–519.

Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes // Can. J. Bot. 2004. Vol. 82. P. 1243–1263.

Simard S. W., Perry D. A., Jones M. D. et al. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field // Nature. 1997. Vol. 388. P. 579–582.

Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. L.: Acad. Press, 1997. 605 p.

Tansley A. G. Types of British vegetation. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1911. 416 p.

Tansley A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology*. 1935. Vol. 16, N 3. P. 284–307.

Taylor T. N., Remy W., Hass H., Kerp H. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian // *Mycologia*. 1995. Vol. 87, N 4. P. 560–573.

Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982. 296 p.

Tilman D. Plant strategies and dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton Univ. Press, 1988. 360 p.

Walker L. R., Chapin F. S., III. Interactions among processes controlling successional change // *Oikos*. 1987. Vol. 50, N 1. P. 131–136.

Watt A. S. On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. 2, sect. 2, 3: The development and structure of beech communities of the Sussex Downs // *J. Ecol.* 1925. Vol. 13. P. 27–73.

Watt A. S. Pattern and process in the plant community // *J. Ecol.* 1947. Vol. 35. P. 1–22.

Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach // *Handb. Vegetation Science*. The Hague: Kluwer, 1978. T. 9: Classification of plant communities. P. 287–399.

Whatley J. M. Membranes and plastid origins // *Origin of plastids* / R. A. Lewin. N. Y.: Chapman & Hall, 1992. P. 78–103.

White P. S. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation // *Bot. Rev.* 1979. Vol. 45, N 3. P. 229–299.

Whittaker R. H. Gradient analysis of vegetation // *Biol. Rev.* 1967. Vol. 42. P. 207–264.

Whittaker R. H. Climax concepts and recognition // *Handb. Vegetation Science*. The Hague: Kluwer, 1974. T. 8: Vegetation Dynamics. P. 139–154.

Wright D. P., Read D. J., Scholes J. D. Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. // *Plant Cell Environm.* 1998. Vol. 21. P. 881–891.

Yurtsev B. A. The Pleistocene «Tundra-Steppe» and the productivity paradox: the landscape approach // *Quatern. Sci. Rev.* 2001. Vol. 20. P. 165–174.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Кучеров Илья Борисович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, лаб. растительности лесной зоны,
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: dryas.punctata@mail.ru
тел.: (812) 5542552

Kucherov, Ilya

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Science
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: dryas.punctata@mail.ru
tel.: (812) 5542552

УДК [630*182+630*15]:574

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ, ФЛОРЫ И ФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И ПОСЛЕ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ: ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБОБЩЕНИЯ

А. Н. Громцев, А. В. Кравченко, Ю. П. Курхинен, С. В. Сазонов

Институт леса Карельского научного центра РАН

В статье сделана попытка дать обобщенную интерпретацию материалов более чем 25-летнего периода комплексных исследований биоты таежных ландшафтов европейской части России в отношении их разнообразия на уровне видов и сообществ. Акцент делается на методическую часть работы. Приводится лишь часть материалов, демонстрирующих обоснованность ландшафтного подхода при исследованиях биоразнообразия. В кратком виде обобщены и прокомментированы, а также сделаны ссылки на те основные публикации авторов, в которых детально анализируется структура, спонтанная и антропогенная динамика таежных экосистем, флоры и фауны. Исследования опирались на обширный фонд литературных данных. Ввиду недостаточной разработанности этого направления НИР в отдельных авторских суждениях присутствуют гипотетические элементы.

Ключевые слова: разнообразие видов и сообществ, флора, фауна, ландшафт, антропогенные сукцессии.

A. N. Gromtsev, A. V. Kravchenko, Ju. P. Kurhinen, S. V. Sazonov.
DYNAMICS OF THE DIVERSITY OF FOREST COMMUNITIES, FLORA AND FAUNA IN EUROPEAN TAIGA UNDER PRISTINE CONDITIONS AND UPON HUMAN IMPACT: RESEARCH EXPERIENCE AND FIRST CONCLUSION

The paper attempts at a generalized interpretation of materials from over 25 years of integrated research into the biota of taiga landscapes of European Russia in what concerns their diversity at the species and community levels. The focus is on the methodology of the task. Only part of the materials, which prove the landscape approach to be suitable for biodiversity studies, are reported. We briefly summarise, comment on, and provide references to those major papers by the authors that thoroughly analyse the structure, as well as spontaneous and anthropogenic dynamics of taiga ecosystems, flora and fauna. The studies relied on an extensive background of published sources. Since this area of research is not so advanced at the moment, some of the authors' judgments may be somewhat hypothetical.

Key words: diversity of species and communities, flora, fauna, landscape, anthropogenic successions.

В последнее десятилетие количество публикаций, в которых излагаются результаты исследований разнообразия биоты в таежной зоне

европейской части России, последовательно нарастает. Эта тематика является особенно актуальной в связи с тем, что в ближайшие

десятилетия на данной территории в результате хозяйственного освоения практически исчезнут сколько-нибудь значительные по площади фрагменты первобытной тайги (вне действующих ООПТ). В этой связи ключевой задачей современных исследований представляется выявление закономерностей динамики биоразнообразия с тем, чтобы в будущем минимизировать возможные негативные последствия его антропогенной трансформации.

Методические основы исследований

Исследования базировались на оригинальной ландшафтной классификации и карте, разработанной на примере Карелии и сопредельных территорий. В качестве модельной она наиболее репрезентативна в европейской части таежной зоны России с точки зрения разнообразия географических ландшафтов. Здесь стыкуются две крупнейшие и контрастные по природным условиям физико-географические страны Европы – Русская равнина и Балтийский кристаллический щит (Фенноскандия). В Карелии и на прилегающих к ее административной границе обширных территориях встречается большинство типов ландшафта северо- и среднетаежной подзон европейской части России [Исаченко, 1985].

Ландшафты выделялись по: 1) генетическим формам рельефа и четвертичным отложениям, 2) степени заболоченности территории (включая открытые болота и заболоченные леса), 3) преобладающим лесным местообитаниям (по доминирующим коренным лесам). Ландшафтные контуры, территориально разобщенные, но сходные по структуре слагающих их компонентов объединялись в «тип ландшафта». При этом средняя площадь ландшафтного контура оказалась порядка 100–150 тыс. га. По зональному признаку типы ландшафта дифференцировались на северо- и среднетаежные. Далее в работе используются сокращенные названия типов ландшафта.

Подробно методика и результаты исследования структуры и динамики ландшафтов, в том числе видового и ценотического разнообразия биоты, изложены в большой серии наших публикаций [Волков и др., 1990, 1993, 2002; Громцев, 2000, 2002, 2003, 2007, 2008; Инвентаризация и изучение..., 1998, 1999, 2000, 2001; Разнообразие биоты..., 2003 и др.]. Структура, спонтанная и антропогенная динамика лесов исследовались с использованием большого комплекса методов: 1) ландшафтное профилирование, 2) описание лесных сообществ на различных стадиях сукцессий по стандартным схе-

мам, 3) стратиграфический анализ торфяных залежей, 4) анализ архивных и лесоустроительных материалов, 5) классификация сканерных космических снимков различного разрешения и многие другие [Громцев, 2000; Литинский, 2007 и др.].

Исследования динамики флоры сосудистых растений основывались на методологии конкретных флор (КФ) [Толмачев, 1974]. При этом КФ выступают как полные совокупности видов территориального выдела, для которых характерно постоянство набора видов в однотипных экотопах. В настоящее время под КФ принято понимать флору ландшафта [Юрцев, 1975]. Были реализованы два подхода: 1) сопоставление флористических данных с одних и тех же территорий, полученных до и через 50–60 лет после сплошных рубок, и на которых в настоящее время преобладают лиственные и хвойно-лиственные леса; 2) сопоставление данных на территориях, где рубки продолжаются в настоящее время, т. е. представлены массивы как первобытной тайги, так и обширные площади вырубок и молодняков в возрасте до 10 лет. Это дает возможность сравнить флору подвергнутых рубке и нетронутых участков в составе одной и той же КФ. По отношению к воздействию рубок все виды были отнесены к одной из трех групп: гемерофобам, гемерофилам и индифферентных видов, или гемерадиофоров. В составе гемерофилов выделены подгруппы апофитов и адвентиков [Linkola, 1916].

При изучении закономерностей зонально-ландшафтного распределения фауны и населения птиц использован обширный арсенал методов зоогеографии и геоэкологии: 1) точечное картирование ареалов, метод синперат, установление генерализованных границ ареалов и оптимумов ареалов [Городков, 1986; Зимин, 1986; Сазонов, 2004а]; 2) метод локальных фаун (впервые в зоогеографии) [Сазонов, 2000, 2004а]; 3) обновленная классификация фаунистических групп птиц тайги [Брунов, 1980; Сазонов, 1997, 2004а; Белик, 2006]; 4) внедрение принципов островной биогеографии [Риклефс, 1979; Пианка, 1981]; 5) новая ценотическая классификация птиц по характеру реагирования на сплошные рубки лесов [Сазонов, 1999] и другие. При исследованиях динамики разнообразия млекопитающих и тетеревиных птиц использованы данные массовых учетов: 1) авиаучет охотничьих животных и авиатаксация местообитаний [Кузьмин и др., 1984, Новиков и др., 1986 и др.], адаптированный к целям наших исследований [Курхинен, Шелехов, 1989; Курхинен и др., 1989]; 2) зимний маршрутный учет охотничьих животных [Приклонский, 1973

и др.]; 3) учет мелких млекопитающих ловилками на стандартных линиях [Кучерук и др., 1963] и с помощью ловчих конусов [Pankakoski, 1979 и др.]. В качестве картографической основы для сбора и экстраполяции данных применялся объединенный вариант ландшафтной карты и квадратной сетки 50 x 50 км в системе прямоугольных координат.

Попытаемся проанализировать и обобщить собранные материалы, в том числе полученные в последние годы, акцентируя внимание на закономерностях и последствиях антропогенной трансформации разнообразия биоты.

Факторы, влияющие на естественное биоразнообразие

В условиях европейской части таежной зоны России ландшафты подвергаются воздействию различных по видам и масштабам антропогенных факторов. По значимости воздействия в порядке убывания приблизительно их можно расположить следующим образом: 1) сплошные концентрированные рубки (широко практиковавшихся с 30-х по 60-е гг. XX века); 2) сплошные широко- и узколесосечные рубки (современный способ лесозаготовок); 3) несплошные, главным образом, выборочные рубки самой различной интенсивности (ведутся на протяжении 3–4 последних столетий); 4) подсечно-огневая обработка лесных земель (широко применялась на протяжении нескольких столетий вплоть до конца XIX века) и пожары антропогенного происхождения; 5) «отчуждение» лесных земель под постоянно действующие аграрные угодья; 6) гидролесомелиорация (широкомасштабные работы были произведены в 60–80-е гг. и полностью прекращены к середине 90-х гг. XX века); 7) другие (подсочка леса, промышленное загрязнение, рекреационные нагрузки). Применительно к фауне следует упомянуть и такие влияния, как пресс охоты и фактор беспокойства, особенно в период размножения животных.

Однако на подавляющей части таежных территорий трансформация разнообразия лесов с начала антропогенного воздействия определяется рубками леса. В целом комплексный анализ литературных, архивных, лесоустроительных данных и материалов натурных исследований показал следующее.

Хозяйственная освоенность лесов европейской части таежной зоны России до второй четверти XX века была крайне неравномерной. Наряду с обширными девственными массивами значительные площади были пройдены сплошными рубками (в том числе при подсеч-

ном хозяйстве и углежжении), неоднократно выборочными рубками различной интенсивности. Рубки до начала XX века в основном были направлены на выборку лучших сосновых стволов. Еловые леса вовлекались в эксплуатацию лишь после исчерпания доступных запасов первоклассной сосновой древесины. Интенсивное освоение промышленных запасов древесины происходило вокруг металлургических заводов, в районах интенсивного аграрного освоения, дорог и вдоль гидрографической сети как средства транспорта древесины (вне зависимости от близости к потребителям).

С 30-х гг. XX века в течение всего лишь нескольких десятилетий лесной покров подвергся тотальному антропогенному преобразованию с применением сплошных, преимущественно концентрированных рубок. Так, за последние 50 лет только в наиболее крупных многолесных таежных регионах европейской части России (Республика Карелия, Архангельская область и Республика Коми) сплошные рубки леса были произведены на площади порядка 15 млн га (для сравнения – лесная площадь Карелии около 9,5 млн га). К началу XXI века самые крупные массивы коренных лесов сохранились лишь в наименее доступных в транспортном отношении районах (Предуралье и предлесотундровая часть Архангельской области и Республики Коми).

Разнообразие лесных сообществ

Под разнообразием нами понимается типологический спектр, количественное соотношение и территориальная компоновка лесных фитоценозов, диапазон вариаций их строения (возрастной структуры, горизонтальной и вертикальной расчлененности, в том числе на синузильном и парцеллярном уровнях), продуктивности, напочвенного покрова и другое. Очевидно, что значения всех этих параметров не являются статичными и находятся в процессе постоянных или периодических изменений.

Спонтанная динамика разнообразия коренных лесов. В ландшафтах, незатронутых хозяйственной деятельностью, лесные сообщества изменяются при периодических естественных нарушениях – после пожаров и ветровалов. Особенности динамики массивов коренных лесов в различных ландшафтных вариантах пожарных и ветровальных режимов подробно показаны нами в серии публикаций [Громцев, 1993, 2000, 2002, 2003, 2008; Gromtsev, 1996 и многие другие]. Дан также общий обзор современного фонда литературных данных по европейской части таежной зоны России [Gromtsev,

2002; Громцев, 2007]. В целом установлено, что пожары являлись самым мощным естественным фактором, определяющим спонтанное развитие тайги и, соответственно, разнообразие лесных сообществ. В голоцене в различных типах ландшафта складывается определенный вариант пожарного режима. При этом частота пожаров варьировала от 1–2 в столетие до 1–2 в тысячелетие. Структура коренных лесов была адекватна тому или иному варианту пожарного режима. Она отражалась в ландшафтном комплексе пирогенных сукцессионных рядов.

Спонтанное развитие коренных лесов также происходило в режиме периодического образования ветровальных прогалов или «окон», самых различных по размерам (от нескольких квадратных метров до нескольких тысяч га). Этот процесс является типичным в ландшафтах с еловыми массивами. Вне зависимости от характера рельефа, почвенного покрова и других условий происходит вывал отдельных елей, их групп или целых участков еловых древостоев. Причины такой закономерности вполне очевидны и просты. Ель с плотной, низкоопущенной кроной и поверхностной корневой системой весьма неустойчива к ветровому воздействию. Можно утверждать, что темнохвойная тайга – это ветровал на разной стадии восстановления.

В ландшафтах с сосновыми массивами таких явлений обычно не происходит. Сосна со «сквозистой», высокоподнятой кроной и мощной стержневой корневой системой способна вполне успешно переживать даже шквальный воздушный поток. О ее устойчивости свидетельствуют нередко наблюдаемые «ветроломные» сосны или даже их группы. Другими словами, ветер может сломать ствол сосны, но он не в состоянии вывалить дерево. Таким образом, леса в различных типах ландшафта обладают разной степенью ветроустойчивости и, соответственно, здесь формируются разные «ветровальные» комплексы сукцессионных рядов.

Отсутствуют какие-либо сведения о повреждении грибами, бактериальными или вирусными инфекциями, также насекомыми массивов коренных европейских таежных лесов России, которые вызывают значительные отклонения в их спонтанной динамике. Впрочем, по данным Д. А. Кузьминой (2006), в Мурманской области (Лапландский заповедник) в 1963–1964 гг. зарегистрирована вспышка осенней пяденицы на площади 10 000 га. Они также были отмечены в 1992–1995 гг. уже на площади 100 000 га (повреждено 20 % деревьев). Однако и в этих и других случаях не отмечено какого-то катастрофического распада древостоев.

Имеются отдельные сведения о разрушающем влиянии аномальных отклонений в погодных условиях на лесные сообщества. Так, в годы засух 1870–1970-х гг. отмечалось массовое усыхание в еловых лесах Русской равнины, даже произрастающих в условиях климатического оптимума. По самым последним данным [Жигунов и др., 2007], в конце прошлого столетия массовые усыхания лесов приняли перманентный характер. В некоторых областях северо-запада России в настоящее время они приобрели масштаб экологической катастрофы. Наиболее обширным по площади является массовое усыхание лесов в Архангельской области (в междуречье Пинеги и Северной Двины), наблюдаемое с 1997 г. Усыхание имеет интенсивную динамику развития: с начала 2004 г. к концу 2005 г. площадь усыхания увеличилась примерно на 50 % и оценивается сегодня более чем в 2 млн га. При этом процесс поражения уже перекинулся и на сопредельные районы Республики Коми. Ожидается, что общая площадь усыхающих лесов может достигнуть 5 млн га.

Итак, к настоящему времени доказано и показано, что первобытная (коренная) тайга представляла собой мозаику лесных сообществ на самых разных стадиях вторичных сукцессий – от разновозрастных растительных группировок на обширных гарях до абсолютно разновозрастных климаксовых сообществ с приблизительно полутысячелетним циклом формирования. Это опровергает некоторые современные представления о коренных лесах как «малонарушенных», находящихся только на финальных стадиях сукцессий (с большим количеством старых деревьев, сухостоя, валежа и т. п.).

Антропогенная динамика разнообразия лесного покрова. К настоящему времени подавляющая часть европейских таежных лесов России находится на самых различных стадиях антропогенных сукцессий – от молодняков на вырубках коренных лесов до древостоев в возрасте 100 и более лет, сформировавшихся на местах неоднократных рубок в прошлом. Некоторые из них представляют собой уже 3–4 генерацию производных сообществ, т. е. уже несколько раз подвергались сплошным рубкам. Установлено, что разнообразие производного лесного покрова значительно выше, чем исходного. Это в основном происходит за счет:

– широкомасштабных и разнообразных смен первобытной тайги лиственными и хвойно-лиственными сообществами, причем в самых различных вариациях (в зависимости от масштабов, способов, технологии и давности рубок, мер содействия естественному возоб-

новлению, освоенности территории подсечным хозяйством в прошлом и других факторов);

– существенного улучшения лесорастительных условий после различных рубок монодоминантных хвойных лесов (за счет разложения кислой грубогумусной подстилки, значительного обогащения верхних почвенных горизонтов на местах бывших подсек, формирования мягкого гумуса под лиственными лесами, особенно с участием осины).

Однако последствия антропогенной трансформации разнообразия лесных сообществ имеют ярко выраженную ландшафтную специфику. Так, в ледниковых холмисто-грядовых ландшафтах и на озерно-ледниковых равнинах, очень широко распространенных в средне- и южнотаежной подзонах европейской части России, складывается следующая ситуация. Даже в одном типе местообитания здесь формируются лесные сообщества, самые разнообразные по всему спектру фитоценологических параметров. Количество типов леса после сплошных рубок (с учетом фрагментов сохранившихся коренных лесов) возрастает в 2–3 раза [Громцев, 2001б, 2003 и др.].

Впрочем, это высокое производное разнообразие имеет и оборотную сторону. Здесь происходит почти тотальная смена коренных хвойных лесов лиственными. На месте однородной разновозрастной еловой тайги формируются массивы лиственных и елово-лиственных фитоценозов. При условии спонтанного развития они за пределами столетнего возраста постепенно переходят в стадию разновозрастных ельников. Далее развитие этих сообществ пойдет по хорошо известному циклу, и они превратятся в разновозрастные ельники. Можно прогнозировать восстановление первичного разнообразия лесных сообществ лишь за пределами нескольких столетий после рубки. Кроме того, установлено, что в таких ландшафтах за последние приблизительно 150 лет сменилось лиственными и елово-лиственными древостоями не менее 50 % коренных сосняков. В некоторых районах сформировались абсолютно монодоминантные лиственные массивы на десятках и даже сотнях тысяч га. В условиях столь глубокого преобразования лесного покрова исчезают экологические ниши стенобионтных таежных видов разных таксонов (насекомых, грибов, лишайников и др.). Естественная структура флористических и фаунистических комплексов на таких территориях полностью трансформирована за счет вымирания или «откочевывания» в другие районы многих видов. Аборигенные виды способны сохраниться только в «недорубах» (как правило, в

заболоченных местообитаниях), водоохраных зонах и на ООПТ.

В водно-ледниковых и денудационно-тектонических (с близким залеганием кристаллического фундамента) холмисто-грядовых сосновых ландшафтах, наиболее типичных в Восточной Фенноскандии (Мурманская и Ленинградская области, Карелия), лесной покров весьма успешно восстанавливается естественным путем до облика, близкого к исходному. В них массивы коренных лесов отличаются ярко выраженным пирогенным генезисом, а производные леса в большинстве своем сформировались на паловых вырубках. Анализ показывает лишь незначительные изменения разнообразия типологической структуры лесов. Массовое возобновление сосны на паловых вырубках и на сплошных гарях естественного происхождения существенно не отличаются. Такие территории очень сходны даже по присутствию фрагментов коренных разновозрастных лесов в заболоченных местообитаниях (сосняки кустарничково-, осоково-сфагновые), а также отдельных биогрупп деревьев на суходолах. Эти древостои до рубок сохранялись после естественных пожаров вследствие малой пирогенной уязвимости и частичной выживаемости деревьев после термических воздействий. После начала эксплуатации они не были вырублены из-за низких запасов и товарной ценности. Весьма сходно строение различных типов фитоценоза. Это ярко выраженное доминирование сосны, разновозрастность, бедный видовой состав напочвенного покрова и другое, определяющие разнообразие экологических ниш для различных групп организмов. Исключением является лишь несравненно больший объем обугленного валежа на начальных стадиях пирогенных сукцессий в коренных сосняках. Однако по мере его разложения пирогенные коренные и производные сосняки и в этом отношении все более сближаются. Очевидно, что спонтанная динамика таких сообществ также не имеет значимых различий и будет определяться лишь особенностями будущего пожарного режима (частотой и интенсивностью огневого воздействия).

Конечно, это две крайние и наиболее контрастные категории ландшафтов в плане последствий антропогенной трансформации разнообразия лесных сообществ. Очевидно, что существует целый спектр других типов природно-территориального комплекса данного ранга. В них разнообразие биоты определяется различной сложностью субландшафтной структуры. Целесообразно группировать типы ландшафта по степени устойчивости к антропогенным воздействиям и выделять наиболее уязвимые.

Это особая группа ландшафтов, нуждающаяся в первоочередных мерах по сохранению биоразнообразия. В них лесной покров существует в очень неблагоприятных и даже экстремальных климатических и эдафических условиях. Он характеризуется ограниченной способностью восстанавливаться естественным путем после сплошных рубок, длительностью этого процесса, пониженной устойчивостью к промышленному загрязнению и рекреационным нагрузкам. В таких ландшафтах формирование лесных сообществ на вырубках может растягиваться на десятилетия, а в некоторых случаях не происходит вообще. Они обычно отличаются специфическими флористическими и фаунистическими комплексами. Например, в северо-таежной подзоне к этой категории отнесены ландшафты: 1) низкогорные, 2) морских равнин (прибрежные части), 3) скальные. Их подробная количественная и качественная характеристика приведена в наших публикациях [Громцев, 2001а]. В целом антропогенная трансформация естественного разнообразия лесов здесь может приобретать необратимый характер. Так, сплошные рубки лесов на небольших минеральных «островах» среди обширных открытых болотных систем на морских равнинах имеют ярко выраженный «биотопоразрушающий» эффект и на многие десятилетия практически превращают лесной ландшафт в лесотундровый.

Оценивая ситуацию в целом, можно утверждать, что к настоящему времени в европейской части таежной зоны России не произошло каких-то катастрофических изменений ценотического разнообразия лесов. Другими словами, если оперировать всей этой территорией, то здесь нет безвозвратной утраты лесных сообществ различных типов и сукцессионных стадий. Это происходит благодаря успешному естественному восстановлению лесного покрова, а также сохранению или использованию в щадящем режиме его части (на ООПТ, неосвоенных лесозаготовителями участках и на территориях с лесами различных категорий защитности). Однако в зависимости от ландшафтных особенностей территории, масштабов и глубины антропогенного воздействия повсеместно происходит более или менее выраженное изменение спектра, количественного соотношения, территориальной компоновки лесных сообществ и их внутренней структуры. Наиболее глубокие и необратимые изменения произошли в южных регионах таежной зоны – Ленинградской и Вологодской областях, где аграрные угодья уже к концу XIX века занимали соответственно 40 и 10 % общей площади за счет «отчуждения» лесных земель, а леса повсеместно подверга-

лись разным рубкам. К настоящему времени за крайне редким исключением покрытая лесом площадь здесь представлена производными сообществами различных генераций.

На северо-западе таежной зоны России проявляется вполне очевидная закономерность. По мере продвижения на север снижаются до минимума масштабы смен лесообразующих видов. Фактически в меридиональном направлении увеличивается способность лесного покрова после рубок восстанавливаться естественным путем до состояния, близкого к исходному, и, соответственно, уменьшается вероятность утраты видовой и ценотического разнообразия. Конечно, обязательным условием стабильности ситуации является широкое использование и поддержание высокой «регенеративной» способности таежных экосистем. В первую очередь, это повсеместная ориентация на высокоэффективные традиционные меры содействия естественному возобновлению. Более того, сохраненные различные по площади участки с семенными деревьями в разных типах местообитаний в совокупности с различными категориями защитных лесов и неэксплуатируемыми низкопродуктивными древостоями практически создают территориальную систему «ключевых биотопов». К этому следует добавить действующую и планируемую по принципу их ландшафтной репрезентативности сеть ООПТ с коренными лесами.

Флора (сосудистые растения)

К настоящему времени получены обширные данные, характеризующие антропогенную трансформацию флор умеренной зоны. Она сводится к двум разнонаправленным процессам – сокращению численности популяций и фрагментации ареала части аборигенных видов при одновременном расселении и повышении фитоценотической роли их другой части – апофитов и внедрению в состав флоры адвентиков [Горчаковский, 1979; Бурда, 1991; Березуцкий, 1999 и др.]. Синантропизация растительного покрова рассматривается некоторыми авторами как стратегия приспособления растительного мира к условиям среды, измененным в результате деятельности человека [Горчаковский, Коробейникова, 1997].

Коренные изменения в составе флоры происходят только при полной трансформации естественной растительности в таежной зоне, прежде всего лесной и, в значительно меньшей степени, болотной. Наиболее универсальным трендом в измененных бореальных флорах является «оюжнение». Антропогенно

трансформированная флора изменяется во всех отношениях: в систематическом спектре получают преимущество термо-ксерофильные семейства (*Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Polygonaceae*). При этом позиции гидрофильных семейств (*Cyperaceae*, *Ranunculaceae*) существенно ослабевают. В географическом плане увеличивается доля видов широкого распространения, в том числе с обширным вторичным ареалом. В спектре жизненных форм увеличивается доля терофитов, а в экологическом спектре увеличивается доля ксерофильных, светолюбивых, термофильных и эвритопных видов. Тем не менее, даже в составе городских флор преобладают аборигенные виды [Бурда, 1991; Березуцкий, Панин, 2007 и др.].

Одним из основных факторов, влияющих на разнообразие и состояние флоры сосудистых растений таежных регионов, является рубка леса. Она существенным образом и на достаточно длительное время изменяет среду обитания лесных видов растений, что проявляется, главным образом, в снижении численности и фрагментации их популяций. Об отрицательном влиянии рубок на разнообразие растительного покрова представлено достаточно много материалов [Парфенов и др., 1985; Бурда, 1991; Куваев и др., 1992 и др.].

В составе травяно-кустарничкового яруса после вырубki происходят существенные изменения. Эти изменения носят преимущественно количественный характер и проявляются в уменьшении обилия и встречаемости видов коренных лесов. Качественные изменения в видовом составе нижних ярусов обычно невелики, общее видовое богатство в коренных лесных сообществах и на вырубках близко [Ярошенко и др., 1998]. Число типичных таежных видов обычно остается постоянным и не снижается по сравнению с вырубленным лесом. Исконно лесные виды находят убежища в куртинах елового подростa и тонкомера, зарослях кустарников, упней, куч порубочных остатков, и их обилие постепенно увеличивается с формированием древесного яруса [Крышень, 2003, 2006]. В первый год основу видового состава вырубok составляют виды, обитавшие под пологом вырубленного леса. Впоследствии может наблюдаться значительное участие адвентиков, которые заносятся почти исключительно из лесных питомников с посадочным материалом и быстро выпадают из состава растительных сообществ вырубok, т. е. являются эфемерофитами. В целом, ценофлора вырубok характеризуется слабой антропогенной трансформацией. Так, на вырубках Карелии 92 % видов сосудистых растений относятся к аборигенной фракции флоры

[Гнатюк, Крышень, 2005]. Инвазия заносных видов в сомкнутые, как условно девственные, так и производные лесные сообщества, практически не происходит [Hämet-Ahti, 1984; Кравченко, Кузнецов, 2004].

В почвенном покрове на вырубках и под формирующимися на них лиственными и хвойно-лиственными молодняками происходит раскисление и увеличение количества доступных форм азота и элементов минерального питания, т. е. почвенное плодородие повышается [Ниценко, 1961; Морозова, 2004]. Это приводит к расселению в ходе посткатастрофической сукцессии многих более требовательных к богатству почв неморальных и бореально-неморальных видов [Ниценко, 1961; Исаченко, Пенин, 1995; Дегтева, 2004]. Очевидно, что в районах давнего аграрного освоения Восточной Фенноскандии (Северное Приладожье, Обонежье, Сегозерье) многие южные виды, такие как *Convallaria majalis*, *Stellaria nemorum*, *Aegopodium podagraria*, *Glechoma hederacea* и т. п. широко расселились (и продолжают расселяться) в северном направлении не только и не столько в связи с более благоприятными климатическими условиями – из-за близости существенно влияющих на мезоклимат крупных озер. Это происходит благодаря широкому развитию в прошлом подсеčno-огневой системы земледелия, а также рубок леса для углехожения, отжига извести, добычи дегтя с самым началом индустриального развития региона (не позднее второй половины XVII века). Впрочем, документально это не зафиксировано, так как первые ботанические исследования были проведены только несколько веков спустя. Даже многие типичные таежные виды, определяющие облик прежде всего еловых лесов, иногда существенно увеличивают встречаемость и обилие в производных лиственных лесах по сравнению с коренными хвойными [Дегтева, 2004]. В то же время бесспорным остается тот факт, что и на вырубках, и в производных лесах абсолютно преобладают бореальные (зональные) виды, соответственно 63 % [Крышень, 2006] и 75–80 % [Дегтева, 2004].

Применяемый при изучении вырубok и производных лесов метод пробных площадей не может не привести к недоучету ряда видов, не присутствующих на пробных площадях. Наше внимание было сконцентрировано на изучении флоры в классическом смысле этого слова – как всей территориальной совокупности видов [Толмачев, 1974]. Исследования показали, что в составе тех КФ, в пределах которых рубки проводились недавно или продолжаются, та или иная степень отрицательного влияния

рубков отмечена для 45–47 % видов. Среди явных гемерофобов преобладает таежное крупнотравье из числа сциофитов и семисциофитов. Особенно много отрицательно реагирующих на вырубку видов среди папоротникообразных, орхидных, фиалковых. К гемерофильным отнесено 42–44 % видов, в том числе адвентивные виды – от 9 до 21 %, апофиты – от 5 до 13 % (остальные аборигенные виды приобрели незначительную выгоду). Среди апофитов много злаков, которые часто доминируют на вырубках, и водных и прибрежно-водных видов, расселяются по придорожным озеркам и по канавам. На соотношение видов в группах и подгруппах влияет большое количество различных факторов: географическое положение, ландшафтные особенности территории КФ, удаленность от ближайшего населенного пункта и др. Индифферентных видов выявлено по 10–15 %, эта группа составлена преимущественно видами нелесных местообитаний – водоемов, болот.

Долговременная динамика видовой состава изучена на примере КФ «Сельги» (центральная часть Средней Карелии). Первоначально состав КФ был выявлен финскими ботаниками в 1942 г. [Piirainen, 1994], в послевоенное время территория КФ была пройдена сплошными рубками. Нами повторное обследование территории было проведено более чем через 50 лет [Кравченко и др., 2004]. Всего в составе КФ зарегистрирован 421 вид сосудистых растений, при этом в 1942 г. – 344 вида, при повторном обследовании территории – 386 видов, общее для обоих сравниваемых временных срезов количество видов – 308. Из отмеченных в 1942 г. повторно не обнаружены 35 видов, и 79 видов отмечены впервые. Распределение видов по степени гемерофильности [Linkola, 1916] в разновременных флорах примерно совпадает: 43,6 и 44,6 % соответственно для подгруппы антропохоров; 25,9 и 24,1 % – для подгруппы апофитов; 24,7 и 25,6 % – для группы гемерадифоров; 5,8 и 5,7 % – для группы гемерофобов. В количественном отношении каждая из групп увеличилась, но в разной степени. Высокая лабильность группы антропохоров вполне понятна, объяснима и прогнозируема, как и стабильность группы апофитов.

Общее в обоих временных срезах количество видов, изменивших встречаемость, – 207, причем у 138 из них встречаемость изменилась в сторону увеличения (в том числе 78 – зарегистрированы на изучаемой территории впервые), у 69 – уменьшилась (в том числе 35 видов не были обнаружены повторно). Резкое изменение встречаемости в сторону увеличения отмечено только для одного вида – быстро рас-

селяющегося североамериканского *Epilobium adenocaulon*.

Распределение видов, изменивших встречаемость по степени гемерофильности, демонстрирует наибольшую устойчивость видов группы гемерофобов. В ее составе преобладают лесные виды и не отмечено резкого изменения их встречаемости. Относительно небольшое изменение встречаемости претерпели виды подгруппы апофитов. Наибольшее изменение встречаемости, как по количеству видов, так и по диапазону изменений, отмечено в подгруппе адвентиков. Сравнение КФ в разные временные срезы показало, что состав КФ изменился незначительно (коэффициент Серенсена-Чекановского сходства разных временных срезов, $K_{SC} = 0,73$). Группа гемерофобных видов (среди которых значительную часть составляют лесные) отличается стабильностью в плане многолетней динамики флоры, причем сходство лесных видов максимально – $K_{SC} = 0,89$. Некоторые виды изменили частоту встречаемости, как в сторону увеличения, так и уменьшения. Только несколько типичных лесных видов-сциофитов (*Epipogium aphyllum*, *Actaea erythrocarpa*, *Viola riviniana*, *Stachys sylvatica*) не обнаружены повторно. Явно снизил встречаемость такой повсеместно охраняемый вид, как *Cypripedium calceolus*. Часть видов успела заселить производные леса.

В целом можно отметить, что аборигенный компонент в аспекте многолетней динамики бореальных флор показал большую консервативность состава, несмотря на существенное антропогенное влияние ($K_{SC} = 0,79$). Вырубка лесов и лесосушительная мелиорация болот в послевоенные годы привели к локальному исчезновению или заметному снижению встречаемости только наиболее гемерофобных видов. Адвентивная фракция флор, наоборот, отличается высокой лабильностью. Значительная часть видов этой группы исчезла, в то же время за истекшие 50 лет во флору внедрилось большое количество новых видов ($K_{SC} = 0,46$). Так как эти виды связаны преимущественно с такими антропогенными местообитаниями, как сельхозугодья, дороги, влияние лесозаготовок на их расселение, вероятно, незначительно.

Исследования позволили выделить две группы индикаторных видов, по отсутствию или присутствию, а также по фитоценотической роли которых в сложении сообществ можно судить, с одной стороны, о степени сохранности экосистем и их природоохранной ценности, и с другой – о степени антропогенной нарушенности. В первой группе (высокая индикаторная роль) преобладают гемерофобные виды, преимуще-

ственно лесные. Вторую группу (средняя и невысокая индикаторная роль) составляют виды, встречающиеся в пройденных выборочными рубками или в производных фитоценозах разного возраста, в том числе в возрасте более 100 лет, сохранившиеся после рубки или появившиеся на тех или иных этапах сукцессии. В данной группе преобладают виды разной экологическо-ценотической приуроченности, встречающиеся на разных стадиях сукцессии, и в том или ином количестве сохраняющиеся после рубки, преимущественно в различного вида микрорефугиумах. Присутствуют также некоторые лесные виды, в некоторой степени увеличившие после рубок свою фитоценотическую роль (апофиты). Всего около 40 видов имеют индикаторное значение. Из них менее 5 % встречаются только на минеральных почвах, большинство – 80 % – только на переувлажненных, еще 15 % – на тех и других. Такое превосходство гигрофильных видов над сухолюбивыми объясняется целым рядом причин. Переувлажненные местообитания сами по себе более флористически насыщены, так как в пределах сообщества, помимо гигрофильных видов, на различных положительных формах микрорельефа встречаются и виды более ксерофильной экологии. В условиях пересеченного рельефа в различного рода депрессиях формируются наиболее богатые почвы, обеспечивающие произрастание видов с различной требовательностью к трофности (в том числе и нетребовательных). И, вероятно, самой важной причиной является то, что такие местообитания вплоть до начала 90-х гг. XX века часто не затрагивались рубками. Необходимо учитывать то, что некоторые виды, относимые к числу индикаторов коренных лесов, иногда являются в большей степени индикаторами «специфических» условий среды и потому редки в регионе. К таким «специфическим» участкам территории относятся, например, места дислокации подбуров, буроземов, дерново-карбонатных почв с сообществами травяно-зеленомошной и дуб-равно-широкотравной [по: Яковлев, Воронова, 1959] групп типов леса на фоне абсолютного преобладания подзолистых и торфяно-подзолисто-глеевых почв с монотонной равнинной тайгой.

Там, где отнесение лесного участка к числу условно коренных по составу и структуре древесного полога, отсутствию очевидных следов предшествующих рубок не вызывает сомнений, выделение видов-индикаторов не имеет смысла. Есть мнение, что вообще ни один вид сосудистых растений, встречающихся в Фенноскандии, не ограничен только очень старыми лесами [Essen et al., 1992]. Однако в регионах

с преобладанием производных лесов целесообразно их использование для выделения лесных участков, ценных с природоохранной точки зрения, перспективных для создания ООПТ или требующих ограничений в лесопользовании, корректировки способов и интенсивности рубок (в том числе проведения «рубок с сохранением биоразнообразия»).

Условно сплошные рубки, практиковавшиеся на протяжении многих десятилетий, привели к тому, что на обширных пространствах оставались нетронутыми лесные участки с незначительным запасом, низкой товарностью, переувлажненные, труднодоступные с точки зрения освоения и прочее. В результате сформировался «деконцентрированный» лесозэксплуатационный фонд (недорубы), который занимает значительные площади – до 20–25 % площади вырубок [Марьин, 1957]. Несмотря на то, что начиная с 50–60-х гг. XX века предпочтение стало отдаваться наиболее экономически выгодным сплошным рубкам на обширных территориях, именно в эти годы происходило наиболее интенсивное накопление недорубов, продолжавшееся и в последующем [Кабанов, 1985]. Оставление любых недорубов считается крайне нежелательным с лесохозяйственной точки зрения. В то же время доказана их положительная роль в обсеменении концентрированных вырубок [Кищенко, 1954; Мелехов, 1966 и др.]. Недорубы играют очень важную роль с точки зрения сохранения биоразнообразия сосудистых растений [Кравченко, 1999]. Они являются также рефугиумами и для многих других групп уязвимых таежных организмов. Недорубы можно рассматривать как стихийно сформировавшуюся сеть неохраемых лесных микрорезерватов. Наряду с ООПТ, лесами различных категорий защитности они играют ведущую роль в сохранении многих редких и охраняемых видов растений и животных. Особенно велика роль переувлажненных местообитаний вдоль ручьев, которые характеризуются разнородностью микробиотопов, наличием большого количества фаунной древесины и, в целом, повышенным уровнем биоразнообразия. Такие недорубы ленточной конфигурации могут достигать площади 30 и более гектаров и длины 4 и более км [Саковец, 1977] и являться экологическими коридорами на обширных пространствах, пройденных сплошными рубками.

Учитывая то, что основным природным фактором, влияющим на естественную динамику таежных экосистем, всегда были периодические пожары, состав видов таежной биоты лучше всего адаптирован именно к воздействию данного фактора. По своим последствиям

рубки леса близки к катастрофическим пожарам, но не так катастрофичны для сообществ, так как не происходит, в частности, уничтожения органогенного горизонта почвы. На водораздельных таежных территориях флора бедна и малооригинальна во многом благодаря неоднократным пожарам в прошлом [Толмачев, 1954; Камелин, 2004] и представлена преимущественно видами с обширными циркумполярным и евразийским типами ареала – в сумме около 70 %: [Мартыненко, 1996; Дегтева, 2004].

Все это позволяет утверждать, что большинство видов сосудистых растений таежной зоны достаточно устойчиво к различным антропогенным факторам, которые не связаны с коренной трансформацией ландшафтов (такой, например, как превращение лесных ландшафтов в сельскохозяйственные или урбанизированные).

Косвенным свидетельством устойчивости лесных видов к антропогенным нагрузкам могут служить также данные о нуждающихся в охране видах в некоторых регионах, входящих в таежный биом. Так, в Финляндии 37 % видов, внесенных в национальную Красную книгу, являются лесными [Suomen., 2001], а среди сосудистых растений – 17,1 %, в Швеции соответственно 51 и 16,3 %, причем из них только 8,5 % являются типично лесными, еще 7,7 % – лесоболотными и лесолуговыми [Rödlistade., 2005]. Близкая доля лесных видов от общего количества, требующих охраны, установлено и в Карелии – 24 % [Красная книга., 2007]. Тем не менее, в ряде регионов Фенноскандии не зафиксировано исчезновения из-за антропогенного воздействия ни одного лесного таежного вида растений [Kravchenko, 2003; Красная книга., 1995, 2007], что связывается именно с их обширными ареалами [Hämet-Ahti, 1983]. Это подтверждает тезис о том, что флора по сравнению с растительностью является значительно более устойчивой к воздействию антропогенных факторов [Толмачев, 1974].

Фауна (птицы и млекопитающие)

Видовое разнообразие птиц при проведении зонально-ландшафтного анализа может быть подразделено на два уровня – разнообразие локальных фаун и разнообразие сообществ птиц. При выделении локальных фаун основополагающим является ландшафтный подход [Сазонов, 2000, 2004а]. Поэтому видовое разнообразие локальных фаун сопрягается с делением территории ранга не ниже типа ландшафта или ландшафтно-орнитологического района, т. е. с территориальным объединением нескольких типов ландшафта. Ведущими факторами фор-

мирования видового разнообразия на уровне локальных фаун выступают генетический тип ландшафта и его широтное положение, а также общие особенности топографии суши – лесистость, заболоченность, озерность, аграрная освоенность, развитие и характер сети населенных пунктов и т. п. [Равкин, 1973, 1978, 1984; Равкин и др., 2004; Сазонов, 2004а, б]. Видовое разнообразие на уровне сообществ птиц (синонимы – население птиц, орнитоценоз) чаще сопрягается с делением территории ранга тип местности, реже – тип урочища или биогеоценоза. Главное значение в формировании сообществ птиц приобретают уже биотические факторы среды.

По итогам проведенных ландшафтно-орнитологических исследований может быть обоснована следующая иерархия ведущих факторов географической и ландшафтной изменчивости фауны и населения птиц таежных территорий [Сазонов, 2004а]: генетический тип ландшафта и его положение в системе зональных и подзональных координат, общая продуктивность местообитаний и структурная неоднородность (мозаичность) ландшафта, ярусность древостоев, степень заболоченности территории и развитие гидрографической сети, уровень антропогенной трансформации и особенности пожарного режима.

Генетический тип ландшафта и его широтное положение. От генетического типа ландшафта и его положения в системе зональных и подзональных координат зависят основные параметры макро- и мезоклимата, характер преобладающих растительных формаций и уровень биологической продуктивности экосистем данного района. Это определяет соответствующие изменения состава локальных фаун и суммарной плотности населения птиц. В качестве главных зональных и подзональных рубежей на территории Восточной Фенноскандии и севера Русской равнины, имеющих в равной степени орнитогеографическое и геозоологическое значение, выступают биоклиматические линии с суммами активных температур выше 10 °С за вегетационный период:

- 1600 °С генерализованная южная орнитогеографическая граница тайги;
- 1400 °С граница между освоенной и неосвоенной частями тайги;
- 1200 °С граница переходного и северного зоогеографического регионов;
- 1000 °С граница низкогорной тайги;
- 70 °С северная орнитогеографическая граница тайги.

Важную роль играют региональные различия между местностями Прибеломорья и

материковыми районами, в этой связи обособляется приморский подрегион. В каждом из зоогеографических регионов и ландшафтно-орнитологических районов на уровне типа ландшафта или его сочетаний формируются специфические наборы локальных фаун и складываются свои зональные соотношения основных фауногенетических групп в составе фауны и населения птиц.

Продуктивность, структура местообитаний и ярусность древостоев. Видовое разнообразие сообществ птиц больше зависит от общей продуктивности местообитаний (включая нелесные станции), от структурной неоднородности ландшафта. Это исходная степень его мозаичности или разнообразия типов лесных местностей, сочетаний типов урочищ, выраженности господства фоновых и присутствия редких типов местообитаний.

С продуктивностью лесов напрямую связаны показатели суммарной плотности населения птиц и участие основных филоценогенетических групп орнитофауны. В историческом плане в составе лесной фауны Палеарктики обособляются два крупных филоценогенетических комплекса: 1) виды гипоарктического пояса лесов или осветленных и редкостойных формаций тайги с пониженной эдафической ролью древостоев и 2) виды бореального пояса лесов нормальных и повышенных полнот с высокой степенью «выполненности» кронового и подкронового пространства [Сазонов, 2004а]. В ценотическом аспекте выделяется также группа видов неморальных ценозов, населяющих богатые производные леса с усложненной ярусной структурой, плодородными почвами и большой примесью лиственных, включая широколиственные породы.

Связи плотности населения птиц с продуктивностью древостоев наиболее отчетливо отражают индикаторные группы – бореальные лесные виды и птицы неморальных ценозов. Показатели видового разнообразия и численности бореальных и в особенности неморальных видов зависят, помимо продуктивности, от сложности ярусного строения фитоценоза. Это «выполненность» кронового и подкронового пространства, развитость подроста, подлеска и травяно-кустарничкового покрова, наличие плодородных почв и выходов грунтовых вод. Виды гипоарктической лесной группы, предпочитающие таежные местообитания с пониженной эдафической ролью древостоев, в целом негативно реагируют на повышение продуктивности древостоев. В переходном и северном зоогеографическом регионах их участие возрастает до 30–40 и 50–60 % всего населения,

что коррелирует с широким распространением в северотаежной подзоне редкостойных и осветленных формаций тайги.

Степень заболоченности территории и развитие гидрографической сети. Высокая степень заболоченности территории и наличие крупных открытых болот, фрагментирующих лесные массивы, формируют особый микроклимат и облик ценозов ландшафта. Он заключается во взаимопроникновении и увеличении зон контакта лесных и болотных биотопов. От дренированности территории зависит развитие проточных и застойных типов экосистем, соотношение различных типов болот и заболоченных лесов. Указанные факторы влияют на птиц как опосредованно (через продуктивность древостоев), так и напрямую, через предоставление специфических станций для гидрофильных и болотных птиц. В распределении последних важную роль имеет принадлежность водных и болотных экосистем к олиго-, мезо- или эвтрофному типу, что в свою очередь определяется параметрами общей биологической продуктивности ландшафта.

В условиях монотонной плакорной тайги наличие болот и заболоченных лесов становится фактором, способствующим повышению видового разнообразия орнитофауны. Важное значение в биотопическом размещении птиц приобретают сосняки кустарничково-сфагновые и чернично-сфагновые, но в особенности – ельники логовые, сосняки травяно-сфагновые, березняки болотно-травяные, черноольшаники с проточным увлажнением. В сильно освоенных человеком регионах южной и средней тайги крупные естественные болотные массивы выполняют роль локальных и региональных убежищ (рефугиумов) для целого ряда редких и уязвимых видов птиц. Это болотные, водные и лесные виды, включая редких дневных хищников, сов и дятлов [Николаев, 2000].

Уровень антропогенной трансформации экосистем. Воздействие ведущих в таежной зоне антропогенных факторов – сплошных рубок и аграрного освоения – во многом сходно по своим последствиям для лесных экосистем и орнитофауны. Различия касаются длительности воздействия. Возможен единовременный эффект в случае рубок лесов (прекращение эксплуатации лесных массивов на оборот рубки древостоев). Перманентное влияние происходит в случае аграрного освоения (длительное в течение веков возделывание постоянной пашни, периодическое возобновление подсеки с оборотом в 30–40 лет в эпоху патриархального сельского хозяйства). С рубками тесно связано размещение комплекса видов птиц-экс-

плерентов (термин Л. Г. Раменского). К ним отнесены три ценотические группы – пионерные виды, птицы ранних стадий сукцессий лесных экосистем (обитатели лиственно-хвойных молодняков) и экологически пластичные виды, заселяющие вырубку со стадии сомкнутых молодняков [Сазонов, 1999; Волков и др., 2002].

Доля эксплерентных видов в составе населения птиц заметно возрастает в ландшафтах с максимальной сменой пород и образованием обширных массивов лиственных и лиственно-хвойных молодняков. Для ведения подсечного хозяйства выбирались фитоценозы самой высокой продуктивности, здесь эффект роста плотности птиц-эксплерентов был наибольшим.

Среди аборигенной таежной фауны насчитывается более 40 видов птиц, резко негативно реагирующих на сплошные рубки лесов и исчезающих в районах интенсивных лесозаготовок. Это виды, типичные для коренных хвойных древостоев и принадлежащие к группе птиц-индикаторов первобытной тайги, а также виды-кронники спелых хвойных лесов и виды высокоствольных лесных массивов. Наряду с настоящими дендрофильными птицами в данный перечень входят крупные дневные хищные птицы, совы и утки-дуплогнездки [Сазонов, 1999, 2004а, б; Сёренсен, 2004]. Целый ряд птиц из данного списка узкоспециализированных видов являются первоочередными кандидатами для занесения в новые издания Красной книги регионов Северо-Запада России: седой дятел, трехпалый дятел, кукушка, сероголовая гаичка, малая мухоловка, синехвостка, шур.

Особенности пожарного режима. В процессах формирования фауны и населения птиц на месте сплошных концентрированных рубок и на гарях, возникающих после крупных пожаров, имеется своя отчетливо выраженная специфика [Ahlén, 1975]. Последствия умеренных низовых пожаров в сомкнутых лесах благоприятны для птиц гипоарктической лесной группы и некоторых эксплерентных видов. Вековые циклы пожарных режимов в коренных лесах в ситуациях, приводящих к накоплению запасов отмершей и сухостойной древесины, способствуют поддержанию численности ряда древолазов и лесных дуплогнездников – трехпалый дятел, обыкновенная пищуха, мухоловка-пеструшка, пухляк, хохлатая синица и другие. В целом роль пирогенного фактора в распределении видов лесной орнитофауны изучена еще очень слабо [Ahlén, 1975; Козленко, 1987; Кулешова, 1992].

Аналізу воздействия на орнитофауну ведущих антропогенных факторов – сплошные рубки, аграрное освоение и урбанизация, с

учетом зонально-ландшафтной дифференциации таежного северо-запада России, посвящен целый ряд наших публикаций [Волков и др., 1990, 1993, 2002; Сазонов, 1997, 1999, 2000, 2003а, б, 2004а, б]. Наибольшие изменения в составе орнитофауны и, в частности, максимальные масштабы «оюжения» авифауны за последние 50 лет наблюдаются в пределах освоенной части тайги, т. е. в наиболее благоприятных по почвенно-климатическим условиям районах среднетаежной подзоны (17–22 % видов-южан с позитивными трендами изменений встречаемости и обилия). В северном зоогеографическом регионе, расположенном выше 64°30' с.ш., виды южного комплекса перестают занимать сколько-нибудь заметное место в биоценозах. Это происходит вследствие суровости климата и малой пригодности преобладающих эдафических условий, а также в силу общих особенностей их ареалогии (11–12 % видов-южан от общего числа гнездящихся, с позитивными трендами изменений). Районы переходного зоогеографического региона и некоторые среднетаежные территории полуостровного типа, находящиеся вне освоенной части карельской тайги (Внутренняя Карелия, Северное Водлозерье) занимают в этом отношении промежуточное положение [Сазонов, 2004а, б]. В ряде местностей средней Карелии, характеризующихся плодородными почвами и древостоями повышенной продуктивности (Сегозерский сельговый район), виды-новопоселенцы южного происхождения могут иметь сравнительно высокую долю участия в составе локальных фаун и в структуре орнитоценозов.

Охотничьи животные. Установлены довольно четкие, статистически достоверные различия между группами и даже отдельными типами ландшафта по подавляющему большинству ключевых показателей, характеризующих структуру местообитаний таежных животных. Кроме того, из 6 переменных, характеризующих размещение и плотность населения некоторых фоновых видов охотничьих животных по четырем показателям (показатель учета лося и глухаря, индекс следовой активности лося и зайца-беляка) все 14 сравниваемых типов ландшафта статистически достоверно различаются. Это дало основание оптимистически рассматривать перспективы использования ландшафтного районирования в зоологических исследованиях [Курхинен, Шелехов, 1989; Курхинен и др., 1989; Волков и др., 1990, 1993 и др.].

Был проведен анализ различных вариантов территорий с высокой (восточная часть Финляндии) и относительно низкой нарушенностью лесных экосистем (западная часть Карелии).

Выявлено несколько «критических уровней» сокращения представленности хвойных лесов в возрасте более 100 лет (*далее высоковозрастных*). Эти косвенные, но четкие показатели нарушения экосистем, переход через которые изменяет характер динамики индекса видового богатства охотничьих животных [Курхинен и др., 2006]. Например, сокращение представленности высоковозрастных лесов до уровня < 25 % от общей площади сначала вызывает некоторое увеличение, а затем (< 10–15 %) прогрессирующее сокращение видового разнообразия охотничьих животных. По-видимому, за этим следует деградация фаунистических комплексов. Характер изменений видового разнообразия охотничьих животных происходит в полном соответствии с «гипотезой промежуточного нарушения», которая была сформулирована для морских экосистем, совершенно других групп видов живых организмов и в иных географических зонах [Connell, 1978 и др.]. Эта классическая гипотеза в общей экологии, фактически уже ставшая теорией, получила неожиданное подтверждение на полученном нами материале по видовому разнообразию животных экосистем таежной зоны России.

Нами была выдвинута рабочая гипотеза, согласно которой последствия антропогенной трансформации лесного покрова для позвоночных животных (в том числе и для их видового разнообразия) должны наиболее отчетливо проявляться только при исследованиях (расчетах) в пределах территорий, имеющих те или иные естественные границы. Это может быть участок биома тайги, таежной подзоны, а также лесорастительный район или природно-территориальные комплексы более низкого ранга (например, ландшафты). При этом возможность интерпретации результатов и предсказуемость причинно-следственных связей должна быть значительно выше, чем при анализе ситуации в пределах хозяйственных или административных территориальных образований, даже на фоне сокращения объема наблюдений (выборок). И напротив, расчеты даже при крупных выборках в пределах административных районов, объединяющих несколько участков разных ландшафтов, ведет к ослаблению возможности получения корректных результатов.

В ходе исследований последних лет эта гипотеза оказалась фактически уже подтверждена для отдельных фоновых видов охотничьих животных, например, глухаря [Kurhinen et al., 2006, 2007a, b]. Так, проявление статистически достоверных корреляционных связей и результативных статистических моделей, ха-

рактеризующих территориальное распределение глухаря в трансформированном рубками ландшафте, зафиксировано только при анализе данных в пределах границ лесорастительных районов. Предварительно они были выделены на ландшафтной основе.

Мелкие млекопитающие. К настоящему времени наиболее «удобными» для изучения ландшафтной специфики динамики разнообразия видов и видовых группировок оказались мелкие млекопитающие (землеройки и мышевидные грызуны). Возможность подобного анализа на участках, сравнимых по площади с биогеоценозами, позволило связать изменения этой фауны с сукцессионными рядами растительности. Выявлен довольно широкий спектр вариантов изменений структуры биоценологических группировок млекопитающих после рубки лесов разных типов – от полной смены доминирующих видов до полного отсутствия такой смены лишь при незначительных изменениях соотношения видов [Курхинен и др., 2006].

В рамках этого широкого спектра можно выделить три главных варианта сукцессий мелких млекопитающих на вырубках, в основном группировок мышевидных грызунов. Факт доминирования на вырубках того или иного из трех фоновых видов полевок (темная, полевка-экономка, рыжая полевка) зависит от комплекса параметров. Они характеризуют как естественную структуру ландшафта (рельеф, соотношение и территориальную компоновку типов леса и земель и др.), так и особенности его хозяйственного освоения (способы рубок, степень очистки лесосек и др.).

Итак, может происходить полная смена видов-доминантов полевок, например, рыжая (спелые сосняки) – темная полевка или полевка-экономка (вырубки). В последующие 10–15 лет позиции рыжей полевки постепенно восстанавливаются. Доминирование того или иного представителя рода *Microtus* связано не только со спецификой экологических условий данной вырубки, но и с особенностями источников иммиграции (суходольные или пойменные леса, пойменные ивняки или обрабатываемые поля и т. д.). Этот вариант наблюдается чаще при рубке высокопроизводительных сосняков средней и южной тайги Восточной Финноскандии (сосняки и сосново-еловые черничные и чернично-травяные леса) с последующим формированием злаковых вырубков с мощным травянистым ярусом. Довольно часто он встречается в Скандинавии [Myllymäki, 1977; Henttonen et al., 1977; Larsson, 1977 et al.], несколько реже к востоку от Карелии – Республике Коми [Турьева, 1956] и Вятской области [Ельшин, Каратаев, 1988 и др.].

Такой вариант смены видов наиболее вероятен в ландшафтах, занимающих примерно 1/5 территории Карелии.

Полное отсутствие смены видов возможно приблизительно на 1/3 территории региона и наблюдается чаще в северной и средней тайге при рубке низкопродуктивных сосняков, а также сосняков зеленомошных, если она сопровождается формированием кустарничково-зеленомошных вырубок и их пирогенных вариантов. Этот вариант зафиксирован также в ряде пунктов к востоку от Карелии.

Промежуточный вариант характеризуется сохранением основных доминантов, но изменением соотношения на вырубках второстепенных видов (например, ростом представленности серых полевков). Характерен для вырубок ельников и сосняков зеленомошных при формировании кустарничково-зеленомошных вырубок и их пирогенных вариантов. Зафиксирован примерно на 1/10 территории региона, а вне его распространен довольно широко, особенно при рубке хвойных лесов таежной зоны Русской равнины.

Смены видов землероек в большинстве случаев не происходит (доминирует обыкновенная бурозубка), хотя соотношение видов на вырубках смещается в сторону увеличения представленности в уловах малой бурозубки. Но в отдельных, довольно редких случаях, фиксируется смена видов землероек-бурозубок: обыкновенная бурозубка – малая бурозубка (заболоченный сосняк – вырубка); средняя бурозубка – малая бурозубка (сосняк брусничной – вырубка).

В целом наиболее сильное влияние на территориальную изменчивость индекса видового богатства охотничьих животных оказывает «комплексный» показатель «ненарушенности» (представленность высоковозрастных хвойных лесов, неосушенных болот, редины и др. в сумме). Различия по этому показателю между Восточной Финляндией и Карелией достигают двукратных величин, а корреляция с индексом видового богатства охотничьих животных свыше +0,41 (в западной части региона, с дефицитом ненарушенных территорий – до +0,84). Это указывает на явную значимость и «нелесных» показателей структуры ландшафта.

Заключение

Представленные обобщения являются попыткой подвести основные итоги большого периода авторских исследований динамики разнообразия видов и сообществ в таежных ландшафтах европейской части России, в том числе с привлечением фонда литературных данных.

Следует подчеркнуть, что сделанные выводы не носят окончательный характер и даже содержат гипотетические элементы. Это связано с тем, что исследование закономерностей динамики разнообразия видов и сообществ под воздействием различных факторов является достаточно сложной в плане практического исполнения. Другими словами, на подавляющей части изучаемой территории последние сколько-нибудь значительные по площади фрагменты первобытной тайги вырублены уже много десятилетий назад, поэтому для сравнительной оценки нет исходного объекта (по принципу «что было и что стало»). С другой стороны, производные сообщества формируются, как правило, под влиянием сразу нескольких различных по масштабам и времени антропогенных факторов. В итоге они производят разнообразное по последствиям кумулятивное воздействие.

На наш взгляд, в методологическом плане ландшафтный подход закладывает постоянную системную основу для исследований и мониторинга разнообразия таежной биоты, в том числе с использованием в качестве эталонов ООПТ. Аксиомой является то, что именно ландшафтные особенности территории определяют структуру биоты (рельеф и его генезис, состав горных пород, состав и мощность четвертичных отложений, степень и характер заболоченности, особенности гидрографической сети, состав почвенного покрова и многие другие факторы). Каждый в отдельности ландшафтообразующий фактор обычно оказывает ограниченное влияние на формирование разнообразия сообществ и видов, однако в совокупности они производят «системообразующий» эффект. Без ландшафтной основы исследования биоразнообразия являются в определенной мере хаотическими и малоэффективными. Можно применять индивидуальный или типологический принципы к выделению ландшафтных единиц, при классификации использовать различные ландшафтообразующие признаки, расходиться в терминологии и т. д., но по сути безальтернативность подхода останется неизменной. Его очень важным преимуществом является также возможность экстраполяции данных, полученных на заранее определенной и репрезентативной сети объектов на любые территории, исходя из их ландшафтной структуры.

Работы проводились в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», Подпрограммы «Разнообразие и мониторинг лесных экосистем России» – проекта «Методы иденти-

фикации лесов на разных стадиях вторичных сукцессий и закономерности антропогенной трансформации флоры и фауны в условиях различных типов географического ландшафта северо-запада таежной зоны России» (рук. А. Н. Громцев).

Литература

Белик В. П. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 3. С. 298–316.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 8–19.

Березуцкий М. А., Панин А. В. Флора городов: структура и тенденции антропогенной динамики // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 10. С. 1481–1489.

Брунов В. В. О некоторых фаунистических группах птиц тайги Евразии // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 1980. С. 217–254.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наукова думка, 1991. 168 с.

Волков А. Д., Белоногова Т. В., Курхинен Ю. П. и др. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем северо-запада таежной зоны европейской части России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 223 с.

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура, динамика). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1990. 284 с.

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Экосистемы ландшафтов запада северной тайги (структура, динамика). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. 194 с.

Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 68 с.

Городков К. Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. // Энтотом. обозр. 1986. Т. 65, № 3. С. 81–95.

Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1697–1713.

Горчаковский П. Л., Коробейникова В. П. Синантропизация растительности в верхних поясах Уральских гор // Экология. 1997. № 5. С. 323–329.

Громцев А. Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 144 с.

Громцев А. Н. Наиболее уязвимые леса Карелии: характеристика, картирование, меры по сохранению. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001а. 62 с.

Громцев А. Н. Сравнительный анализ таежного ландшафта на разных стадиях антропогенной трансформации (на примере карельской части Национального парка «Водлозерский» и сопредельной территории) // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001б. С. 102–110.

Громцев А. Н. Современное состояние и проблемы сохранения коренных лесов на западе таежной зоны России // Лесоведение. 2002. № 2. С. 3–7.

Громцев А. Н. Оценка разнообразия лесных сообществ // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды / Ред. А. Н. Громцев, С. П. Китаев, В. И. Крутов, О. Л. Кузнецов, Т. Линдхольм, Е. Б. Яковлев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 49–54.

Громцев А. Н. Ландшафтный подход при исследовании структурного разнообразия таежных лесов. М.: ЦЭПЛ, 2007. С. 130–158.

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

Дегтева С. В. Флористические комплексы лиственных лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева / Материалы VI рабочего совещ. по сравнительной флористике (Сыктывкар, 2003). Сыктывкар: КомиНЦ УрО РАН, 2004. С. 78–84.

Ельшин С. В., Каратаев А. Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВГО. 1988. С. 275–276.

Жигунов А. В., Семакова Т. А., Шабунин Д. А. Массовое усыхание лесов на Северо-Западе России // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы. Матер. науч. конф., посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН (3–5 октября 2007 года). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 42–52.

Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1986. 184 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия / Ред. В. И. Крутов, А. Н. Громцев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. 167 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря / Ред. А. Н. Громцев, В. И. Крутов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. 140 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья / Ред. А. Н. Громцев, В. И. Крутов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 346 с.

Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории центральной Карелии / Ред. А. Н. Громцев, В. И. Крутов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 216 с.

Исаченко А. Г. Ландшафты СССР. Л.: ЛГУ, 1985. 320 с.

Исаченко Г. А., Пенин Р. Л. Динамика ландшафта за 40 лет: эколого-флористический анализ // Длительные изменения и современное состояние ландшафтов Приладожья. СПб.: Санкт-Петербургский ун-т, 1995. С. 36–48.

Кабанов В. В. О состоянии лесных ресурсов и перспективах лесопользования в Карельской АССР // Комплексное использование и воспроизводство лесных ресурсов Карельской АССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 132–140.

Камелин Р. В. Флора // БСЭ. Россия. М.: Изд-во «Энциклопедия», 2004. С. 84–88.

Кищенко Т. И. Обсеменители сплошных концентрированных вырубок в ельниках // Лесное хозяйство. 1954. № 8. С. 38–42.

Козленко А. Б. Смены населения птиц в ходе пирогенной сукцессии в Енисейской тайге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 23 с.

Кравченко А. В. Влияние сплошнолесосечных рубок на некоторые локальные флоры Беломорско-Балтийского водораздела // Экология таежных лесов: Тез. докл. междунар. конф., 14–18 сентября 1998 г., Сыктывкар. Сыктывкар, 1998. С. 185–186.

Кравченко А. В. Роль недорубов в сохранении биоразнообразия таежных регионов преимущественно лесопромышленного освоения // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: Тез. докл. междунар. конф. и выездной сессии отделения общей биологии РАН, г. Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г. Петрозаводск, 1999. С. 190–191.

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Антропогенная трансформация флоры в районах интенсивного лесопользования // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Матер. междунар. научно-практич. конф., Петрозаводск, 23–25 ноября 2004 г. Петрозаводск, 2004. С. 82–93.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. Об инвазии сосудистых растений в Карелии // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Матер. междунар. конф., Апатиты, 31 августа – 3 сентября 2004 г. Апатиты, 2004. Ч. 2. С. 64–66.

Красная книга Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1995. 286 с.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Крышень А. М. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки в Южной Карелии. 1. Видовой состав // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 4. С. 48–62.

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

Куваев В. В., Шеглунова М. Л., Константинов Л. К. Флора окрестностей Знаменского. Опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизируемой флоры Подмосковья. М.: Наука, 1992. 358 с.

Кузьмин И. Ф., Хахин Г. В., Челинцев Н. Г. Авиация в охотничьем хозяйстве. М.: Наука, 1984. 128 с.

Кузьмина Д. А. Анализ динамики вспышек массового размножения насекомых-вредителей леса на Се-

веро-Западе России и оценка их хозяйственной значимости: Автореф. дис. ... к. с.-х. н. СПб., 2006. 20 с.

Кулешова Л. В. Многолетние изменения сообщества птиц в ходе послепожарной сукцессии на территории Окского заповедника // Орнитологические исследования в заповедниках. М.: Наука, 1992. С. 200–216.

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

Курхинен Ю. П., Сазонов С. В., Шелехов А. М. К методике авиаучета тетеревиных птиц в таежной зоне // Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. Уфа, 1989. С. 129–130.

Курхинен Ю. П., Шелехов А. М. Использование ландшафтной карты при разработке кадастра охотничьих угодий таежной зоны // Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира: Тез. докл. Уфа, 1989. С. 391–392.

Кучерук В. В., Тупикова Н. В., Евсеева В. С., Заклинская В. А. Опыт критического анализа методики количественного учета грызунов и насекомых-ядных при помощи ловушко-линий // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. С. 52–62.

Литинский П. Ю. Трехмерное моделирование структуры и динамики таежных ландшафтов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 130 с.

Мартыненко В. А. Флора северной и средней подзоны тайги европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31 с.

Марьин Е. М. Лесохозяйственное значение недорубов, оставляемых при сплошных концентрированных рубках в условиях Карелии // Тр. КФАН СССР. Петрозаводск, 1957. Вып. 7. С. 26–45.

Мелехов И. С. Рубки главного пользования. 2 изд. М.: Гослесбумиздат, 1966. 375 с.

Морозова Р. М. Влияние концентрированных рубок еловых лесов на свойства почв // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Матер. междунар. научно-практич. конф., Петрозаводск, 23–25 ноября 2004 г. Петрозаводск, 2004. С. 182–184.

Николаев В. И. Болота Верхневолжья. Птицы. М.: Изд-во Рус. университет, 2000. 208 с.

Ниценко А. А. Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. 52 с.

Новиков Б. В., Ермолаев В. Т., Овчаров А. А., Уколов С. А. Опыт оценки численности глухаря в Карельской АССР // Вопросы охотничьей орнитологии. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. С. 128–131.

Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1985. 294 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Изд. «Мир», 1981. 400 с.

Приклонский С. Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне: Тр. Окского гос. заповедника. М., 1973. Вып. 9. С. 35–62.

Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. 375 с.

Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 288 с.

Равкин Ю. С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.

Равкин Е. С., Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г. и др. Влияние антропогенных преобразований тайги Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин на население птиц // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Матер. междунар. научно-практич. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 105–109.

Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды / Ред. А. Н. Громцев, С. П. Китаев, В. И. Крутов, О. Л. Кузнецов, Т. Линдхольм, Е. Б. Яковлев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 262 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Изд. «Мир», 1979.

Сазонов С. В. Орнитофауна заповедников и национальных парков северной тайги Восточной Финляндии и ее зоогеографический анализ. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1997. 116 с.

Сазонов С. В. Использование ценотической классификации птиц для сравнительного анализа орнитофауны коренных и трансформированных ельников южной Карелии // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения (матер. междунар. научно-практ. конф.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. С. 104–107.

Сазонов С. В. Характеристика локальных фаун птиц Заонежья // Инвентаризация и изучение биол. разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 149–156.

Сазонов С. В. Локальные фауны птиц // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003а. С. 150–159.

Сазонов С. В. Современные тенденции динамики орнитофауны на урбанизированных территориях в Карелии // Тр. Карельского научного центра РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003б. Вып. 4. С. 187–200.

Сазонов С. В. Орнитофауна тайги Восточной Финляндии: исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования. М.: Наука, 2004а. 391 с.

Сазонов С. В. Тенденции антропогенной динамики орнитофауны в таежных ландшафтах Северо-

Запада России // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Матер. междунар. научно-практич. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004б. С. 109–113.

Саковец В. И. Лесохозяйственная характеристика разрозненного лесозаготовительного фонда лесов южной Карелии // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1977. С. 136–140.

Сёрренсен О. Я. Антропогенное воздействие на сообщество птиц в таежных экосистемах, в особенности со стороны лесного хозяйства // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Матер. междунар. научно-практич. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 113–131.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.

Турьева В. В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменение под влиянием вырубок // Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1956. Вып. 4. С. 112–115.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 1. С. 69–83.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. 190 с.

Ярошенко А. Ю., Морозов А. С., Агафонова А. А. и др. Леса заповедника Басеги: естественная структурно-динамическая организация и ее изменение в результате рубок последнего столетия. М.: Диалог-МГУ, 1998. 52 с.

Ahlén J. Forestry and the bird fauna in Sweden // *Ornis Fennica*. 1975. Vol. 52, N 2. P. 39–44.

Connell J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs // *Science*. 1978. Vol. 199. P. 1302–1310.

Essen P. A., Ehnström B., Ericson L., Sjöberg K. Boreal forests – the focal habitats of Fennoscandia // *Ecological principles of nature conservation*. London; New-York, 1992. P. 252–325.

Gromtsev A. N. Retrospective analysis of natural fire regimes in landscapes of eastern Fennoscandia and problems of their anthropogenic transformation // *Fire in ecosystems of boreal Eurasia*. Dordrecht-Boston-London, Kluwer Academic Publishers, Forestry Sciences. 1996. Vol. 48. P. 45–54.

Gromtsev A. N. Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review // *Silva fennica*. 2002. Vol. 36, N 1. P. 41–55.

Hämet-Ahti L. Changes of the northern boreal vegetation and flora in Finland after the Second World War // *Vegetatio*. 1984. Vol. 12, N 2–3. P. 359–361.

Hämet-Ahti L. Human impact on closed boreal forests (taiga) // Men's impact on vegetation. Hague; Boston; London, 1983. P. 201–211.

Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems // *Oikos*. 1977. Vol. 29. P. 581–590.

Kravchenko A. V. Vanishing of vascular plants in Karelia: myths and reality // Biodiversity and conservation of boreal nature: Proc. of the 10 years anniversary symposium of the Nature Reserve Friendship / The Finnish Environment. Vantaa, 2003. Vol. 485. P. 150–154.

Kurhinen J., Danilov P., Gromtsev A. et al. Patterns of black grouse distribution in NW Russia at the turn of the Millennium // 4-th International Black Grouse Conference. 16–21st Sept. 2007, University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna, Austria. 2007a. P. 12.

Kurhinen J., Lindén H., Danilov P., Helle P. Impact of forestry on forest grouse species in East Fennoscandia // Proceeding of International Conference «Anthropogenic Dynamics of Natural Conditions», Perm University, 16–20 October 2006. Perm, 2006. P. 60–71.

Kurhinen, J., Lindén H., Danilov, P., Helle P. Impact of forestry in taiga ecosystems on forest grouse species

in Eastern Fennoscandia // Proceeding of International Scientific and Practical Conference dedicated to the 85-th anniversary of Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (May 22–25, 2007), SSI VNIIOZ RAAS. Kirov, 2007b. P. 513–515.

Larsson T. Small rodent abundance in relation to reforestation measures and natural habitat varieties in Northern Sweden // *Bull. OEPP*. 1977. N 2. P. 397–409.

Linkola K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in der Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Allgemeiner Teil // *Acta Soc. Fauna Flora Fennica*. 1916. T. 45, N 1. 424 s.

Myllymäki A. A program for control of damage by the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in seed orchards of forest trees // *Bull. OEPP*. 1977. N 2. P. 523–531.

Pankakoski E. The cone trap – a useful tool for index trapping of small mammals // *Ann. Zool. Fenn.* 1979. Vol. 16. P. 144–150.

Piirainen M. Wartime studies on the flora in the Porajarvi – Paatene Area, Russian Karelia by the late Jorma Soveri // *Norrlinia*. 1994. Vol. 5. 90 p.

Rödlistade arter i Sverige 2005. Uppsala, 2005. 496 s.
Suomen lajien uhanalaisuus 2000 (Rassi P., Alanen A., Kanerva T. & Mannerkoski I., toim.). Helsinki, 2001. 432 s.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Громцев Андрей Николаевич

зав. лаб. ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем, д. с.-х. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: gromtsev@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Кравченко Алексей Васильевич

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: forest@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Курхинен Юрий Павлович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: forest@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Сазонов Сергей Владимирович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: forest@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Gromtsev, Andrey

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

Kravchenko, Alexey

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

Kurhinen, Juri

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

Sazonov, Sergey

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

УДК 551.312.2(470.22)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ АККУМУЛЯЦИИ ОРГАНИКИ И УГЛЕРОДА В БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ КАРЕЛИИ

Г. А. Елина, П. Н. Токарев

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Среднемасштабные карты торфяного фонда и растительности болот Карелии впервые систематизированы и представлены в программах ГИС-технологий. Они основаны на многоплановой базе данных, которая характеризует торфяники общей площадью 2,6 млн га. Для получения реальных значений о площади болот проведена дополнительная их оцифровка по космоснимкам в эталонных квадратах (10 x 10 км), а затем выполнено их районирование. В результате принята новая оценка заболоченности территории и получены уточненные значения запасов углерода.

Ключевые слова: торфяные болота, заболоченность, пространственная гетерогенность, тематические электронные карты, запасы органики, аккумуляция углерода, пространственная и временная динамика.

G. A. Elina, P. N. Tokarev. REGULARITIES OF PEAT AND ORGANIC MATTER ACCUMULATION IN MIRE ECOSYSTEMS OF KARELIA

Mid-scale maps of peat deposits and mire vegetation of Karelia were for the first time systematized and presented in GIS environment. They were derived from the multidimensional database describing 2 600 000 hectares of peatland. To accurately determine the size of the mires the data were additionally digitized from recent satellite images in 10 x 10 km squares, whereupon they were divided into districts. As the result, the paludification degree and carbon pool of the territory were re-estimated.

Key words: peatlands, paludification degree, spatial heterogeneity, thematic digital maps, organic matter stores, carbon accumulation, spatial and temporal dynamics.

Изучение заболоченности территории связано с проблемой аккумуляции органического вещества и углерода в торфах и его круговорота в голоцене. Аккумуляция органики, как известно, зависит от целого ряда природных факторов: климата, геоморфологии, гидрологии, водно-минерального режима болот, закономерностей их развития и индивидуальных особенностей сукцессионных смен растительности каждого болотного массива. Особенно актуальным этот вопрос стал в последние десятилетия, когда антропогенный пресс возрос во много раз.

Сведений по количественным показателям аккумуляции углерода в литературе немного. В России получены такие данные для всей территории, но результаты имеют пока обобщенный, предварительный характер [Вомперский и др., 2005; Косов и др., 2007]. В региональной литературе приводятся расчеты запасов углерода для ряда разрезов низинных и верховых болот Финляндии, Швеции, Америки [Gorham, 1991; Crill et al., 2000; Mäkila et al., 2001; Turunen et al., 2002]. По данным этих авторов, углерод составляет около половины всего органического вещества.

Величина аккумуляции органического вещества в торфе рассчитывалась и для Карелии, но лишь для отдельного ее региона [Елина и др., 1994]. Учитывая малую разработанность этой проблемы в 1990-е годы, мы проверили, можно ли установить зависимость темпов аккумуляции от условий увлажнения болот и получить количественные значения ее в разных видах торфа. В основу наших расчетов были положены эталонные разрезы изученных болот заповедника «Кивач», обеспеченные палинологическими и радиоуглеродными данными, а также другие разрезы болот, в которых слои имеют только относительные датировки. Для расчетов аккумуляции использована единая оригинальная методика. Каждый стратиграфический разрез прежде всего разбивался на однотипные слои торфа, верхняя и нижняя границы которых приурочивались к датировке по радиоуглероду. При отсутствии датировки по ^{14}C , их возраст определялся или с помощью спорово-пыльцевых данных, или через величину прироста торфа, мм/год.

Проведенные исследования позволили установить ряд закономерностей:

1. Увеличение значений аккумуляции происходит от «молодых» торфов к более «старым», причем только в залежах с нормальными условиями накопления, т. е. в таких, где прирост торфа приближается к средним значениям по Карелии.

2. В пределах одних и тех же видов торфа аккумуляция всегда (или почти всегда) больше в «старых» торфах по сравнению с «молодыми».

3. Прослеживается четкая зависимость аккумуляции от прироста торфа. Отношение первого значения ко второму (коэффициент) в среднем составляет 1,3, с колебанием от 1,16 до 1,45. Отсюда следует, что, зная величину прироста торфа в каждом слое определенного разреза, можно получить близкие к истинным показатели аккумуляции.

Общий запас торфа для всей территории Карелии был рассчитан О. Л. Кузнецовым [Kuznetsov, 1996], исходя из площади болот, равной 26 500 км², и средней глубине – 1,97 м. С учетом мелкозалежных болот и болотных лесов он составит 56,8 млрд м³.

Настоящее исследование опирается на значительный по объему блок отдельных публикаций, перечисленных далее в тексте, нескольких монографий [Елина, 1981; Елина и др., 1984, 2000, 2005], а также инициативного проекта РФФИ⁴. При проведении этих исследований

использовался комплекс сопряженных методов (апробированных и оригинальных). Среди них были палеоклиматические, геоморфологические, палинологические, палеоботанические, стратиграфические, радиоуглеродные, палео-гидрологические методы [Елина и др., 2000; Филимонова, 2002]. Широко применялись методы географических информационных систем (ГИС), на которых основан авторский способ дешифрирования болот на космоснимках с использованием электронных версий планшетов дешифровки болотной растительности по аэрофотоснимкам. В настоящее время все картографические наработки прошлых лет переформлены в программе MapInfo. В изучении состояния и динамики болотных экосистем в пространственно-временном аспекте ГИС-технологии применяются впервые.

Работа выполнялась в несколько этапов. Прежде всего был сделан предметный анализ среднемасштабных («бумажных») карт тематического районирования Карелии: геоморфологического [Лукашов, 2003], болотного [Юрковская, 1971; Елина и др., 1984], ландшафтного [Громцев, 2000], а затем карт торфяного фонда [1957, 1979] и растительности болот [1967]. Но оказалось, что ни одна из этих карт не отражает в достаточной степени варьирование глубин и размеров болот, а также степени заболоченности (в пределах пространственных выделов).

В отличие от библиотечных каталогов (алфавитных или тематических), средства ГИС позволяют «мгновенно» упорядочивать объекты в зависимости от целей и задач пользователя. Но главное отличие – это использование операции геопозиционирования болотных объектов, т. е. их привязки к географическим координатам. Это позволяет наглядно представлять на карте все объекты такого Каталога. Причем делается это с необходимой степенью масштабирования. Все работы по регистрации картографической информации фондовых материалов выполнялись нами на единообразной картографической основе М 1 : 1 000 000 цифровой карты Карелии.

Являясь современным способом получения и обработки больших информационных массивов, ГИС-технологии позволили сформировать многоплановую базу данных (БД), систематизировать и наглядно, географически, представить электронные варианты карт торфяного фонда, растительности болот, запасов торфа и углерода в торфяных отложениях. В последние годы БД уточняется в соответствии с новыми разработками [Антипин и др., 2005; Антипин, Токарев, 2008].

⁴ Российский фонд фундаментальных исследований № 04-04-49013 (2005–2007): «Установление закономерностей пространственно-временной динамики болотных экосистем и аккумуляции органического вещества в голоцене на востоке Фенноскандии с применением ГИС-технологий».

Торфяной фонд республики в границах нулевой залежи был исчислен в 3,6 млн га [Лепин, 1957]. Но на первом этапе мы исходили из установленной по карте растительности болот площади болот, равной 2,9 млн га, а по карте Торфяного фонда – 2,6 млн га (при средней глубине торфа 2 м). Уже по этим данным можно получить предварительные сведения по запасам торфа, а затем содержанию в нем углерода.

Степень изученности торфяного фонда наземными методами в целом невысока (12 %), поэтому необходимо было внести поправки, детализировать обобщенные данные и выявить закономерности пространственного распределения торфяных болот и углерода, что можно было сделать только на современном уровне. Эти исследования постепенно увеличивали указанные выше цифры, приближая их к «гипотетической» величине в 3,6 млн га.

Для решения этой проблемы были разработаны специальные приемы, которые позволили установить уровень дробности территориальных выделов (контуров), принципы их выделения и оптимальный размер. Они включали:

1. Анализ электронных карт растительности болот и торфяного фонда.

2. Уточнение степени заболоченности в карте Торфяного фонда (в пределах ключевых участков и в лагунах⁵ и установление запасов органики и углерода в торфяных болотах в целом для Карелии и в отдельных природных выделах).

3. Выявление пространственно-временных закономерностей заболачивания территории в последние 8000 лет.

Далее в указанном порядке в аргументированном виде, с соответствующими иллюстрациями приводятся полученные наработки.

1. АНАЛИЗ ЭЛЕКТРОННЫХ КАРТ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ И ТОРФЯНОГО ФОНДА

Карта растительности болот, составленная в 1967 г. на бумажной основе Т. К. Юрковской, Р. П. Козловой и Г. А. Елиной (в М 1 : 600 000), хранится в виде рукописного макета в архиве лаборатории болотных экосистем ИБ КарЦН РАН. Материалом для ее составления послужили результаты многочисленных экспедиционных маршрутов и камеральное сплошное дешифрирование аэрофотоснимков на планшетах М 1 : 25 000 и 1 : 50 000. Таких планшетов было изготовлено

ручным способом свыше 1000 шт. [Елина, Кузнецов, 2006].

В первоначальной легенде к карте растительности болот приводятся 20 условных знаков. По каждому знаку легенды имеются данные не только полевых исследований, но и многочисленные публикации [Галкина, 1936; Юрковская, 1959, 1964; Елина, 1971, 1974; Елина, Кузнецов, 1977, 1982; Кузнецов, 1980, 1982; Елина, Антипин, 1992; Елина и др., 1998, 2003; Максимов, 2005; Кутенков, 2005, 2006 и мн. др.].

К настоящему времени карта растительности болот визуализирована Г. А. Елиной с помощью современных ГИС-технологий в программе MapInfo и дополнена с учетом всех вновь полученных материалов. Карта частично опубликована в цветовом варианте, где она сопровождается обновленной легендой [Юрковская, Елина, 2005], включающей 16 знаков, из которых типы болотных массивов (БМ) занимают 80 % площади, а их системы – 20 %.

Эта карта имеет самостоятельное научное значение, но она важна и тем, что существует прямая корреляция современной растительности болот с типами и группами торфяной залежи, а в определенной степени и с глубиной торфяной залежи. Кроме того, эти две карты (торфяного фонда и растительности болот) могут быть совмещены, что увеличивает объем информации. В статье Т. К. Юрковской и Г. А. Елиной [2005] было подчеркнuto, что типологическая среднemasштабная карта растительности болот Карелии может рассматриваться как модель растительного покрова, а принципы построения легенды карты основываются на представлении о болотах, как сложноорганизованных системах.

В обширной БД, составленной по 400 болотам⁶, исследованным наземными методами, представлены сведения по их растительности и типам БМ, стратиграфии залежи, площади болот, типам депрессий, глубине торфа и сапропеля, уклонам поверхности, абсолютном и относительном возрасте разрезов и их отдельных слоев в пределах периодов голоцена (всего по 18 показателям). Сформирована еще одна более подробная БД для 87 опорных разрезов, обеспеченных спорово-пыльцевыми диаграммами и 269 радиоуглеродными датировками. В ней приводятся также данные по приросту торфа (мм/год), которые использовались далее для реконструкции возраста торфа по периодам голоцена [Елина, 1981; Елина и др., 2000].

В сокращенной легенде далее приведены основные типы. Площади систем, образован-

⁵ Лагунами названы территории, где по данным «Торфяного фонда» болота практически отсутствуют.

⁶ Эта БД включает болота, изученные наземными методами за период с 1970 по 2000 гг. Позднее количество таких болот увеличилось примерно до 500.

ных 1–3 типами, добавлены к приведенным 10 типам (табл. 1). Типы болот различаются по растительности и трофности: дистрофные (**Д**), олиготрофные (**О**), мезоолиготрофные (**МО**), мезотрофные (**М**), евтрофно-мезотрофные (**ЕМ**) и евтрофные (**Е**).

Видно, что наибольшую значимость, как по занимаемой площади, так и количеству болотных массивов занимают типы 7 и 8, а затем типы 1–3 (в табл. 1 – выделено). Для первых характерна торфяная залежь низинная и переходная, для вторых – верховая.

Таблица 1. Легенда карты растительности болот с обозначением площади каждого типа (1–10) и количества очерченных массивов

Типы болотных массивов (БМ)		S, тыс. га	n
1	Кустарничково-лишайниковые Д с вторичными озерами и денудированными мочажинами в центре (<i>южноприбеломорский тип</i>)	480	233
2	Сфагновые с О грядово-мочажинным комплексом в центре и (кустарничково)-травяно-сфагновыми облесенными и безлесными ассоциациями по периферии	410	704
3	Сосново-кустарничково-сфагновые или кустарничково-сфагновые О	235	673
4	Пушицево-сфагновые МО с разреженной сосной по краю	146	172
5	Осоково-сфагновые М с редкой березой и сосной	89	208
6	Сфагновые с МО грядово-мочажинным центром и кустарничково-пушицево-сфагновой периферией	80	98
7	С травяно-моховым центром и с облесенной периферией, преимущественно М	667	1697
8	С грядово-мочажинным и грядово-озерковым ЕМ центром и сосново-кустарничково-травяно-сфагновой МО периферией (<i>аала тип</i>)	827	1372
9	Крупно- или мелкоосоковые Е , иногда с гипновым или слабо развитым сфагновым покровом	9	35
10	Лесные преимущественно сосновые с примесью березы и ели, иногда березовые или еловые Е , реже М	36	106
Сумма		2979	5298

Карта торфяного фонда

По цифровой карте торфяного фонда [Токарев, 1998, 2001] было выполнено районирование с учетом высотных уровней рельефа и геоморфологии [по: Лукашов, 2003], а также элементов гидрологии, что совместно и определяет степень заболоченности территории. Всего оцифровано 4697 контуров болот, суммарная площадь которых составляет 2,6 млн га. На карте выделены 4 типа торфяной залежи (табл. 2), установлена их площадь и процентное соотношение. Но для 20 % болот тип залежи не известен, поскольку наземных исследований на них не проводилось.

Таблица 2. Соотношение площади типов торфяной залежи

Тип залежи	Площадь, га	%
Верховой	401523	29
Переходный	435014	31
Смешанный	90136	7
Низинный	172914	13
Неизвестный	269776	20

Для составления обобщенной таблицы торфяных болот использованы конкретные данные по запасам торфа во всех выделенных 11 районах и подрайонах, а также средние глубины болот, которые колеблются от 1,6 до 4,07 м, а в среднем составляют 2,2 м (табл. 3).

В графическом виде четко заметно (рис. 1), сколь различна степень заторфованности районов и подрайонов, что является следствием прямого влияния как геоморфологического строения территории Карелии, так и других природных факторов.

Полученные на картах данные показывают высокую достоверность различий показателей в пределах территориальных выделов по всем параметрам: степени заболоченности (рис. 2, А), средней глубине болот (рис. 2, Б) и ряду других показателей, представленных в соответствующей БД.

Исходя из установленной ранее по Торфяному фонду [1957] площади торфяных болот (2,6 млн га) и средней глубины торфа, равной примерно 2,2 м, вначале рассчитали запас торфа естественной влажности и абсолютно сухого веса, а затем уже содержание в нем углерода (3 288 млн т). Но поскольку считается [Пьявченко, Коломыцев, 1980], что торфяные болота занимают площадь 3,6 млн га, то теоретически запас углерода должен равняться 4 622 млн т. Последнее еще предстоит обобщать.

В целом прослеживается достаточно четкая зависимость размеров и глубин болот от типа рельефа. Это отражено в обобщенном виде при характеристике геоморфологических районов [Елина и др., 2005, по: Лукашов, 2003] и интен-

Таблица 3. Характеристика торфяных районов, где торф: низинный (Н), переходный (П), верховой (В); коэффициент для пересчета на абсолютно сухой вес составляет в среднем 0,127

№ района	Площадь торфяного р-на, км ²	Площадь торфяников, га	Тип залежи	Заторфованность, %	Средняя глубина, м	Запас торфа естественной влажности, тыс. т	Запас углерода млн т
1	3 779,45	23 120	ПН	6,1	2,5	578 000	36,7
2	23 407,95	461 932	ПН	19,7	1,51	6 975 173	442,9
3	4 973,48	26 040	П	5,2	2,19	570 276	36,2
3,1	6 187,56	25 929	П	4,2	1,8	466 722	29,7
4	31 574,33	669 247	П	21,2	2,0	13 384 940	850,0
4,1	2 609,93	5 699	П	2,2	1,44	82 066	5,2
4,2	1 109,96	44 882	П	40,4	1,73	776 459	49,3
4,3	2 850,68	8 390	П	2,9	2,89	242 471	15,4
4,4	2 458,79	16 585	В	6,7	3,55	588 768	37,4
5	8 223,46	374 725	В	45,6	2,21	8 281 423	525,8
5,1	405,07	3 990	В	9,9	2,9	115 710	7,3
6	9 533,78	132 908	ВП	13,9	2,06	2 737 905	173,9
6,1	5 849,11	155 639	П	26,6	2,0	3 112 780	197,7
6,2	2 332,95	34 105	В	14,6	2,15	733 258	46,5
6,3	1 286,41	24 090	П	18,7	1,94	467 346	29,7
6,4	296,3	141	В	0,5	2,22	3 130	0,2
6,5	1 700,05	33 177	Н	19,5	1,82	603 821	38,3
6,6	2 997,68	29 827	П	10,0	2,16	644 263	40,9
7	4 714,39	37 578	Н	8,0	2,03	762 833	48,5
7,1	1 384,47	12 027	П	8,7	1,7	204 459	13,0
7,2	1 412,85	10 966	П	7,8	1,75	191 905	12,2
7,3	1 183,62	5 741	П	4,9	2,06	118 265	7,5
8	3 045,00	61 838	ПН	20,3	1,68	1 038 878	66,0
9	2 610,70	21 373	ВП	8,2	2,01	429 597	27,3
9,1	855,04	1 431	Н	1,7	2,36	33 772	2,1
9,2	824,29	18 338	В	22,2	2,41	441 946	28,1
9,3	1 076,03	4 177	ВП	3,9	2,17	90 641	5,7
9,4	395,84	7 377	Н	18,6	1,6	118 032	7,5
10	3 230,69	37 509	Н	11,6	2,05	768 935	48,8
10,1	6 317,77	199 852	В	31,6	2,61	5 216 137	331,2
10,2	6 596,15	56 888	ВП	8,6	2,45	1 393 756	88,5
10,3	1 681,00	6 849	П	4,1	4,07	278 754	17,7
11	4 801,00	14 747	В	3,1	2,21	325 909	20,7
		2 567 177		0,5–45,6	2,19	51 778 330	3 288

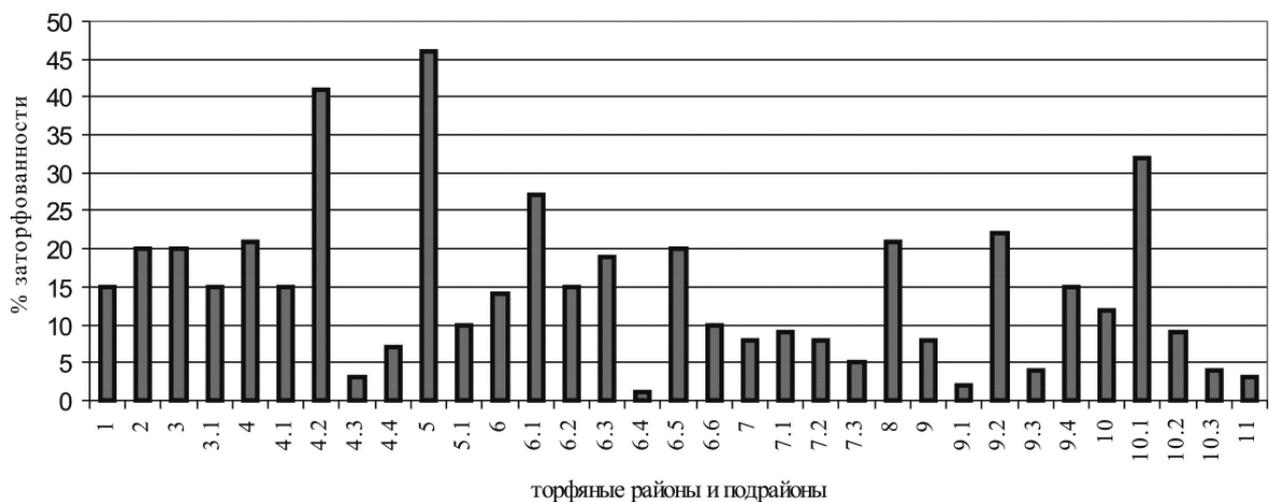


Рис. 1. Степень заболоченности торфяных районов и подрайонов, %

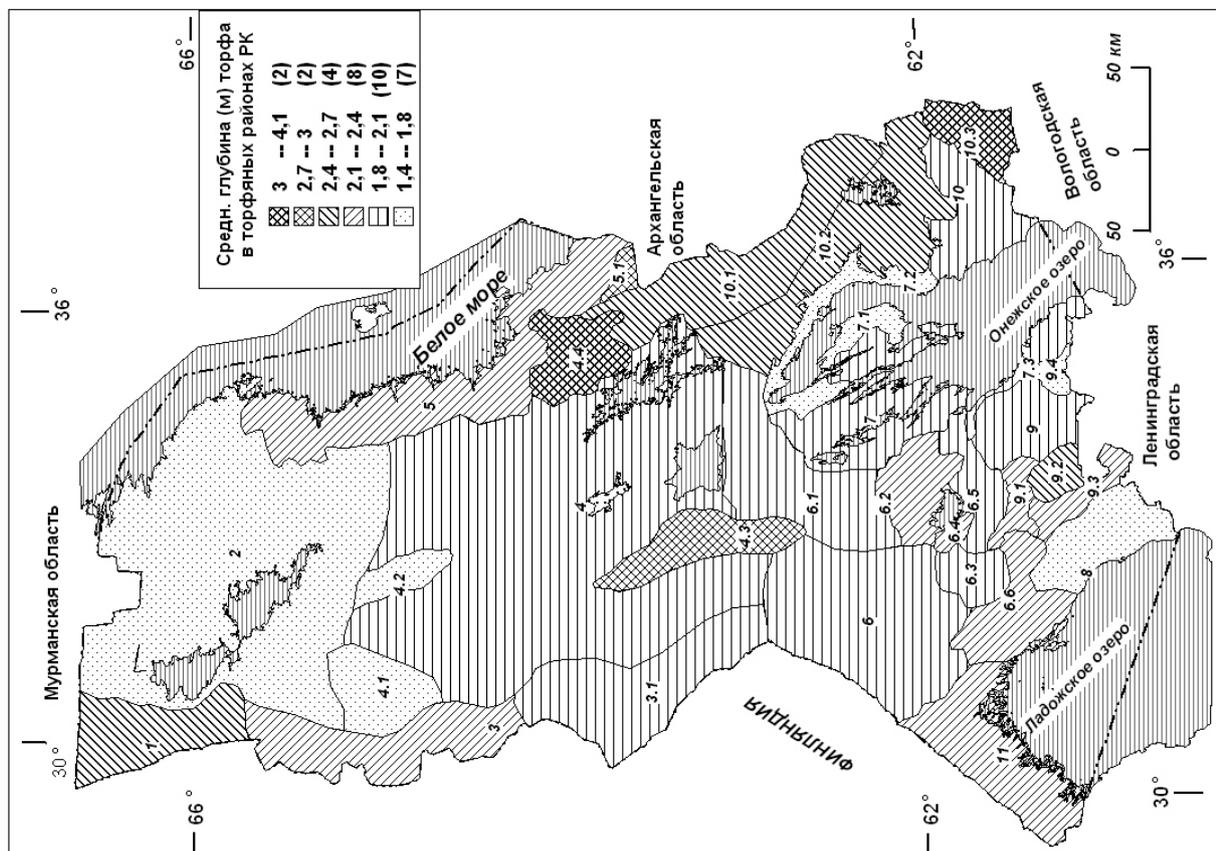
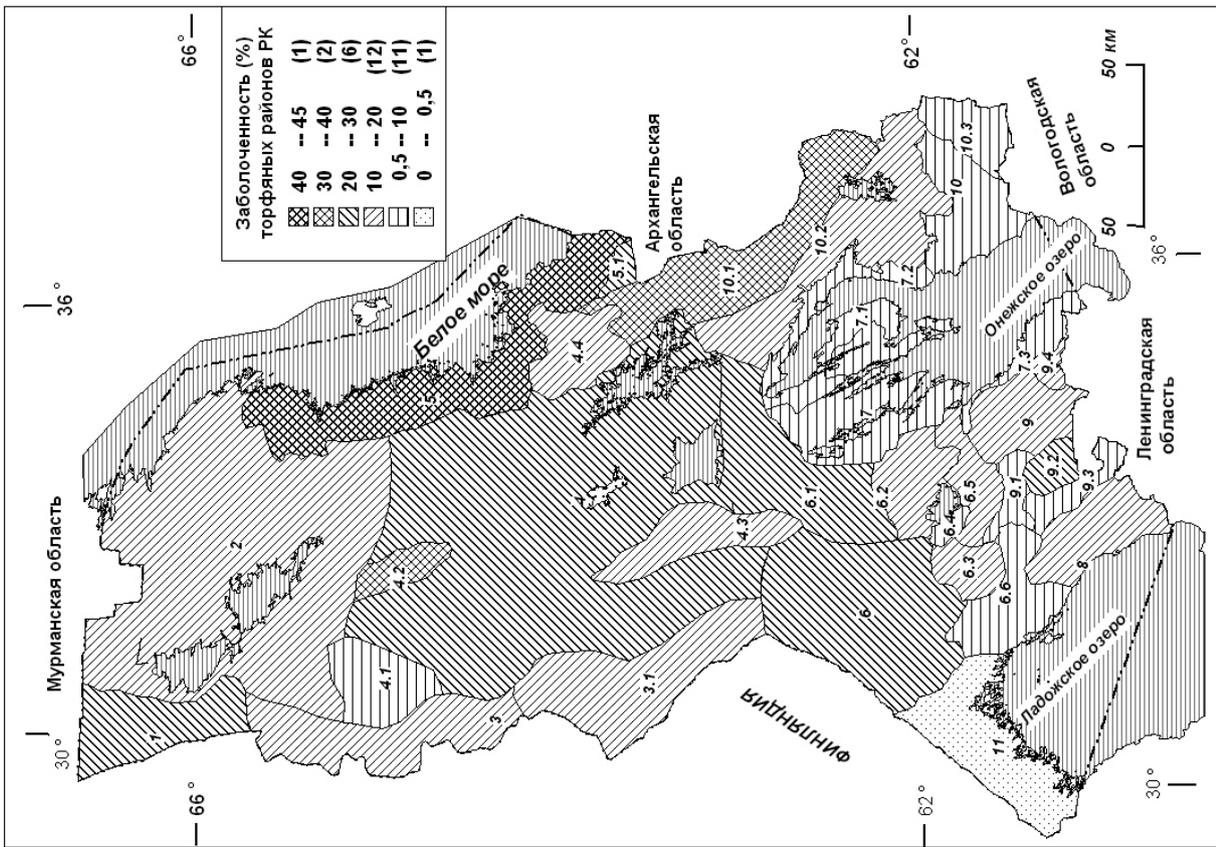


Рис. 2. Районирование торфяных болот по глубине торфа, м (слева) и показателям заторфованности, % (справа)

сивности заболачивания [Елина, 1994]. Болота в грядовых ландшафтах более глубокие, чем на моренных и водно-ледниковых и морских равнинах. Такая же зависимость отмечается и в отношении степени заболоченности территории. Так, в пределах грядового рельефа она колеблется от 12 до 20 % [Елина, Кузнецов, 1977]. На морской равнине заболоченность в среднем составляет 45 %, достигая местами 66–70 % [Елина и др., 2005].

Карты растительности болот (КРб) и торфяного фонда (КТф) составлялись разными методами и особенно различались в принципах генерализации контуров [Токарев, 2001; Юрковская, Елина, 2005]. Однако все это почти не отразилось на значении площади болот в обеих картах (КРб – 2,9; КТф – 2,6 млн га) и достаточно четко видно на рис. 3. На фрагменте, соответствующем равнине морского генезиса (А), заболоченность на карте КРб составляет 46 %, а на том же фрагменте КТф (Б) – 45 %. Столь же близка она и во втором случае, на моренной равнине (В и Г): 19 и 21 %. В дальнейшем при рассмотрении материала мы сочли возможным опираться только на карту торфяного фонда, поскольку анализ ее более многогранен [Токарев, 1998, 2001; Антипин и др., 2005; Антипин, Токарев, 2008].

2. УТОЧНЕНИЕ СТЕПЕНИ ЗАБОЛОЧЕННОСТИ В КАРТЕ «ТОРФЯНОГО ФОНДА»

Для дальнейшего уточнения степени заторфованности карты торфяного фонда П. Н. Токарев [1998] впервые составил электронную карту распределения болот в системе регулярных равновеликих квадратов: 10 x 10 км [по: Коросов А. В., Коросов А. А., 2006] с использованием метода крикинга [Дэвис, 1990]. В таком варианте эта карта отражает как самые общие закономерности процессов заболачивания, так и частные – в пределах отдельных пространственных выделов. Эти данные без особого труда могут преобразовываться в другие тематические карты, в частности, карты глубины торфяной залежи и запасов органики.

Итак, задача этого этапа настоящего исследования заключается в оценке массы аккумулярованного в торфе углерода, сначала в целом за голоцен для всей территории Карелии, а затем – для отдельных торфяных районов. Задача такого исследования состоит в том, чтобы документально приблизиться к показанной ранее площади торфяных болот, приравненной к 3,6 млн га.

Поэтому мы посчитали необходимым внести в карту торфяного фонда поправки: по данным

количества и суммарным значениям площадей болот, в пределах наиболее представленных геоморфологических выделов. Такие поправки сделать возможно, поскольку при генерализации выделов, при уменьшении масштаба от 1 : 25 000 до 1 : 600 000, исключаются объекты менее 100 га. Особенно важны уточнения для грядовых денудационных и флювиогляциальных форм рельефа, в которых преобладают мелкие болота. Столь же важно уточнить, в плюсовую или минусовую сторону изменились площади болот на равнинах разного генезиса. Решение этой проблемы стало возможным при использовании космических снимков Landsat7 с разрешением 30 м.

Установление степени заболоченности выполнялось нами на полигонах или модельных территориях (МТ)⁷, где имеются данные наземных исследований [Юрковская, 1959, 1964; Елина, 1971, 1977, 1982; Елина, Кузнецов, 1977, 2003; Кузнецов, 1980, 1982; Елина и др., 1984; Елина, Антипин, 1992 и мн. др.].

Визуальный анализ распределения болот по территории выявил наличие белых пятен или лакун, где болота на карте торфяного фонда практически отсутствовали. В основном это участки вблизи границы с Финляндией и ряд территорий грядового и холмистого рельефа с небольшими по площади болотами.

Уточнение степени заболоченности в пределах лакун проводилось как на наземно изученных ключевых участках, так и в пределах эталонных квадратов (по космоснимкам). На полигоне, расположенном в пределах МТ «Костомукша», показано, что по карте торфяного фонда заболоченность в среднем составляет 12–25 %. Но если посмотреть на космоснимок, то видим, что в лакуне также много и небольших болот, которые занимают до 20 % (рис. 4). Подобные исследования были проведены и в других выделах, где составлялись крупномасштабные карты. Оказалось, что площадь болот в грядовом рельефе, определенная по методике П. Н. Токарева [2001, 2005], превышает данные торфяного фонда в 3,5 раза.

Был проанализирован еще ряд выделов, в которых выполнялся всесторонний анализ параметров, необходимых для решения поставленной задачи. Сравнивались данные из модельных территорий, а также эталонных квадратов (ЭК), выделенных на космических снимках [Токарев, 1998, 2001] площадью 10 x 10 км. Анализ всех этих данных показал, что заболоченность на территории Карелии в их пределах может колебаться от 15 до 60 %.

⁷ Полигоны – места скопления болот, изученных наземными методами, МТ – то же, но в очерченных границах.

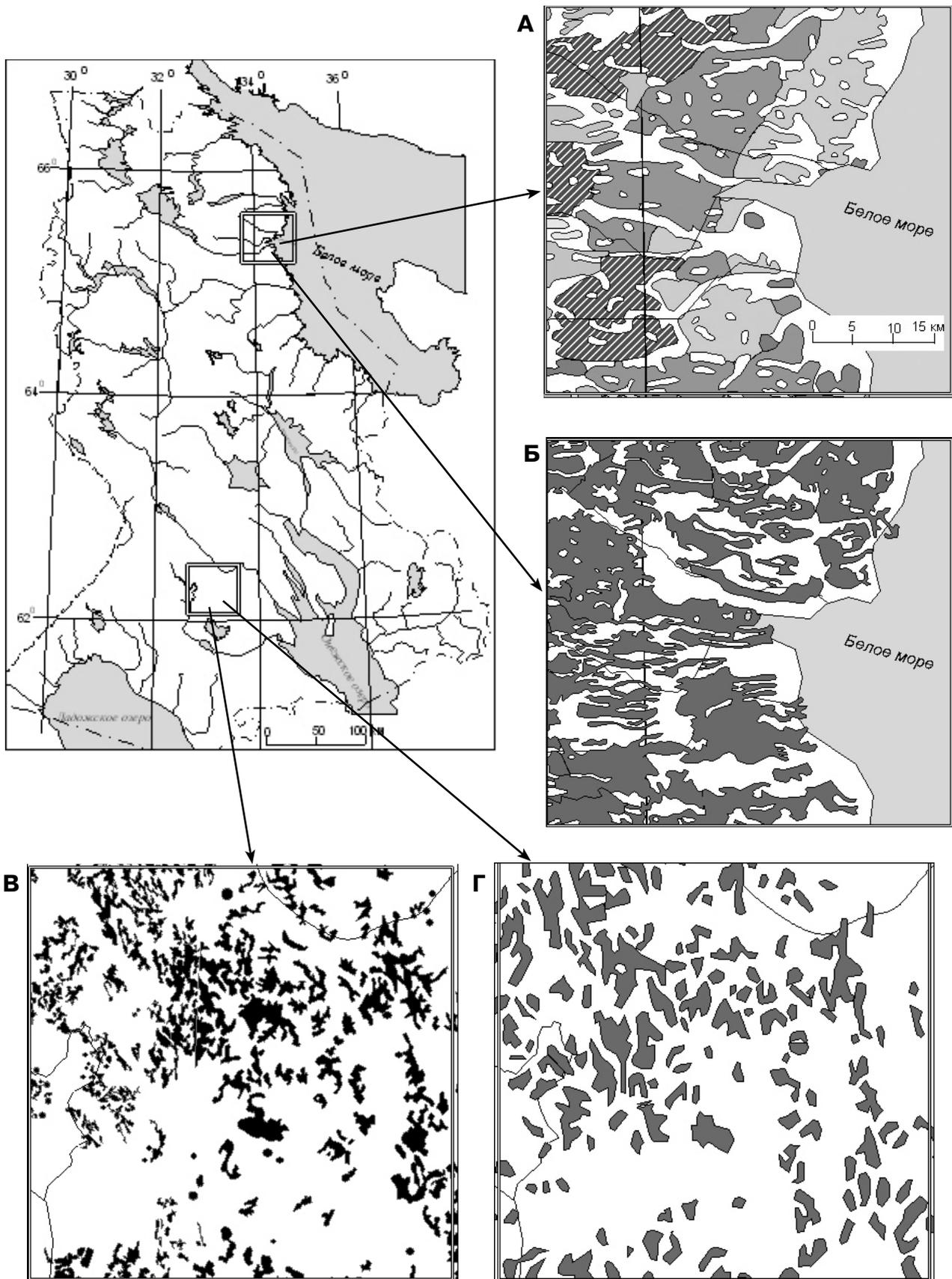


Рис. 3. Местоположение крупномасштабных фрагментов карт.

Справа – Прибеломорской низменности: А – растительности болот, Б – торфяного фонда. Внизу – моренной равнины: В – растительности болот, Г – торфяного фонда

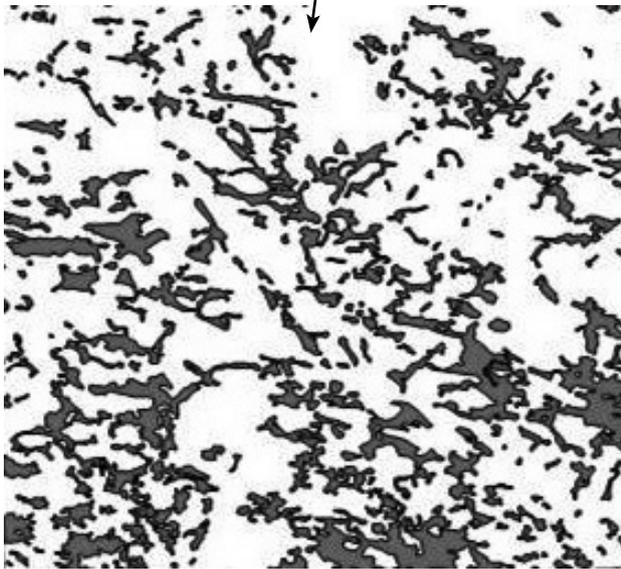


Рис. 4. Фрагмент карты торфяного фонда северо-запада Карелии (наверху), где черным квадратом показана лагуна.

Внизу – тот же квадрат в более крупном масштабе с оцифрованными болотами по космическому снимку

В результате удалось ответить на вопрос: в каких формах рельефа необходимо уточнять площадь болот и главное – в плюсовую или минусовую сторону. Установлено, что эти показатели наиболее существенно отличаются в пределах высоких уровней рельефа, которые расположены преимущественно вдоль западных границ Карелии. Так, по карте торфяного фонда заболоченность отдельных контуров здесь составляет 5 %, а по новой карте – до 40 %. Эти

данные, а также сведения, полученные в сетке квадратов 10 x 10 км, выявили площадь болот около 3,0, вместо 2,6 млн га (см. ранее).

3. УСТАНОВЛЕНИЕ ЗАПАСОВ ОРГАНИКИ И УГЛЕРОДА В ТОРФЯНЫХ БОЛОТАХ

Прежде всего была создана БД по аккумуляции органики в геопозиционированных показателях, и разработаны приемы пересчета содержания

Таблица 4. Характеристика торфяных районов по цифровой карте болот Карелии, где торф: низинный (Н), переходный (П), верховой (В)

№ района	Площадь торфяного р-на, км ²	Площадь торфяников, га	Тип залежи	Заболоченность, %	Средняя глубина, м	Запас торфа естественной влажности, тыс. т	Запас углерода, млн т
1	3 779,45	84 316	ПН	22,3	2,5	2 107 900	138,1
2	23 407,95	439 518	ПН	18,8	1,51	6 636 722	434,7
3	4 973,48	93 103	П	18,7	2,19	2 038 956	129,5
3,1	6 187,56	93 950	П	15,2	1,8	1 691 100	107,4
4	31 574,33	804 057	П	25,5	2	16 081 140	1 021,2
4,1	2 609,93	21 141	П	8,1	1,44	304 430	19,3
4,2	1 109,96	44 043	П	39,7	1,73	761 944	48,4
4,3	2 850,68	37 550	П	13,2	2,89	1 085 195	68,9
4,4	2 458,79	44 973	В	18,3	3,55	1 596 542	100,6
5	8 223,46	367 370	В	44,7	2,21	8 118 877	511,5
5,1	405,07	9 775	В	24,1	2,9	283 475	17,9
6	9 533,78	191 331	ВП	20,1	2,06	3 941 419	250,3
6,1	5 849,11	137 836	П	23,6	2	2 756 720	175,1
6,2	2 332,95	37 800	В	16,2	2,15	812 700	51,2
6,3	1 286,41	22 340	П	17,4	1,94	433 396	27,5
6,4	296,30	2 439	В	8,2	2,22	54 146	3,4
6,5	1 700,05	26 817	Н	15,8	1,82	488 069	32,0
6,6	2 997,68	26 403	П	8,8	2,16	570 305	36,2
7	4 714,39	30 183	Н	6,4	2,03	612 715	40,1
7,1	1 384,47	7 025	П	5,1	1,7	119 425	7,6
7,2	1 412,85	10 976	П	7,8	1,75	192 080	12,2
7,3	1 183,62	4 169	П	3,5	2,06	85 881	5,5
8	3 045,00	32 558	ПН	10,7	1,68	546 974	34,7
9	2 610,70	29 650	ВП	11,4	2,01	595 965	37,8
9,1	855,04	5 047	Н	5,9	2,36	119 109	7,8
9,2	81 940	19 950	В	24,2	2,41	480 795	30,3
9,3	1 076,03	8 372	ВП	7,8	2,17	181 672	11,5
9,4	395,84	4 829	Н	12,2	1,6	77 264	5,1
10	3 230,69	20 389	Н	6,3	2,05	417 975	27,4
10,1	6 317,77	205 351	В	32,5	2,61	5 359 661	337,7
10,2	6 596,15	77 570	ВП	11,8	2,45	1 900 465	120,7
10,3	1 681,00	11 600	П	6,9	4,07	472 120	30,0
11	4 801,00	2 092	В	0,4	2,21	46 233	2,9
	151 706	2 954 523		0,4–44,7	2,2	60 971 370	3 885

углерода по отдельным выделам. На электронной карте Карелии в каждой ячейке электронной сети (100 км²), по зарегистрированным в географических координатах растром карт М 1 : 100 000, проводился подсчет доли болот (в %), а затем и запасов углерода. Так был сформирован массив из 1702 ячеек⁸, обладающих разной величиной показателя заболоченности. Этим приемом была достигнута генерализация изображения распределения болот по территории Карелии.

Анализ материала выполнен по квадратам в пределах районов (подрайонов): по степени заболоченности, средней глубине торфяной залежи, запасу торфа естественной влажности и запасу углерода (табл. 4). Увеличение запасов углерода, как было сказано выше, отмечено в торфяных районах с расчлененным рельефом – чаще на западе Карелии. В таблице эти цифры выделены. Уменьшение показателей углерода характерно для районов, где болота трансформированы в сельхозугодья.

⁸ Что примерно равно площади Карелии 172,4 тыс. км².

На рис. 5 показаны две карты запасов углерода: А – по материалам карты торфяного фонда (табл. 3) и Б – по уточненным данным цифровой карты болот (табл. 4). Во многих контурах, на карте Б заметно увеличение запасов. Наибольший запас углерода сосредоточен в северной Карелии: на Прибеломорской низменности и моренной равнине северной Карелии (400–1 022 млн т) и моренных равнинах средней Карелии (200–400 млн т). Эти контуры находятся в пределах торфяных районов 5, 4 и 10. Итак, на уточненной площади болот (2,954 млн га) запас углерода составляет 3,9 млрд т.

4. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАБОЛАЧИВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ В ПОСЛЕДНИЕ 8000 ЛЕТ

При подключении программ ГИС-технологий к решению проблемы удалось получить представление о динамике заболачивания за последние 8000 лет. На первом этапе анализ

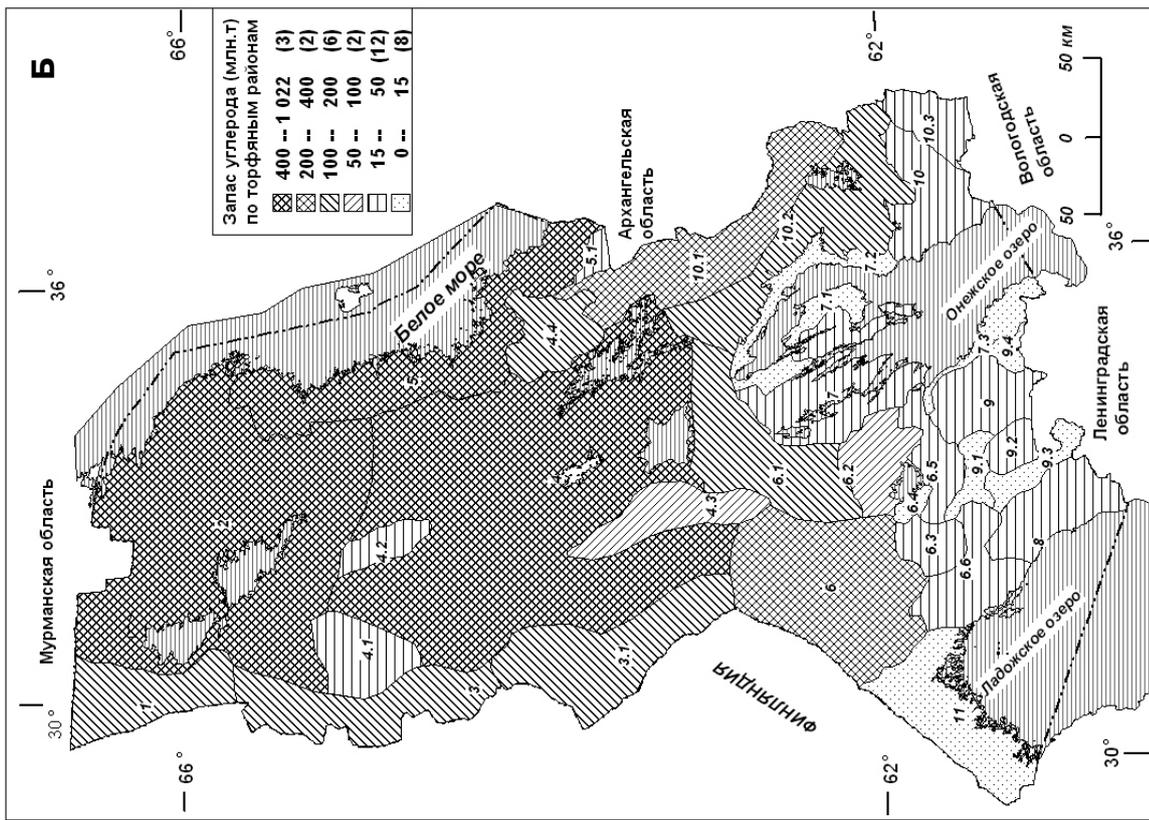
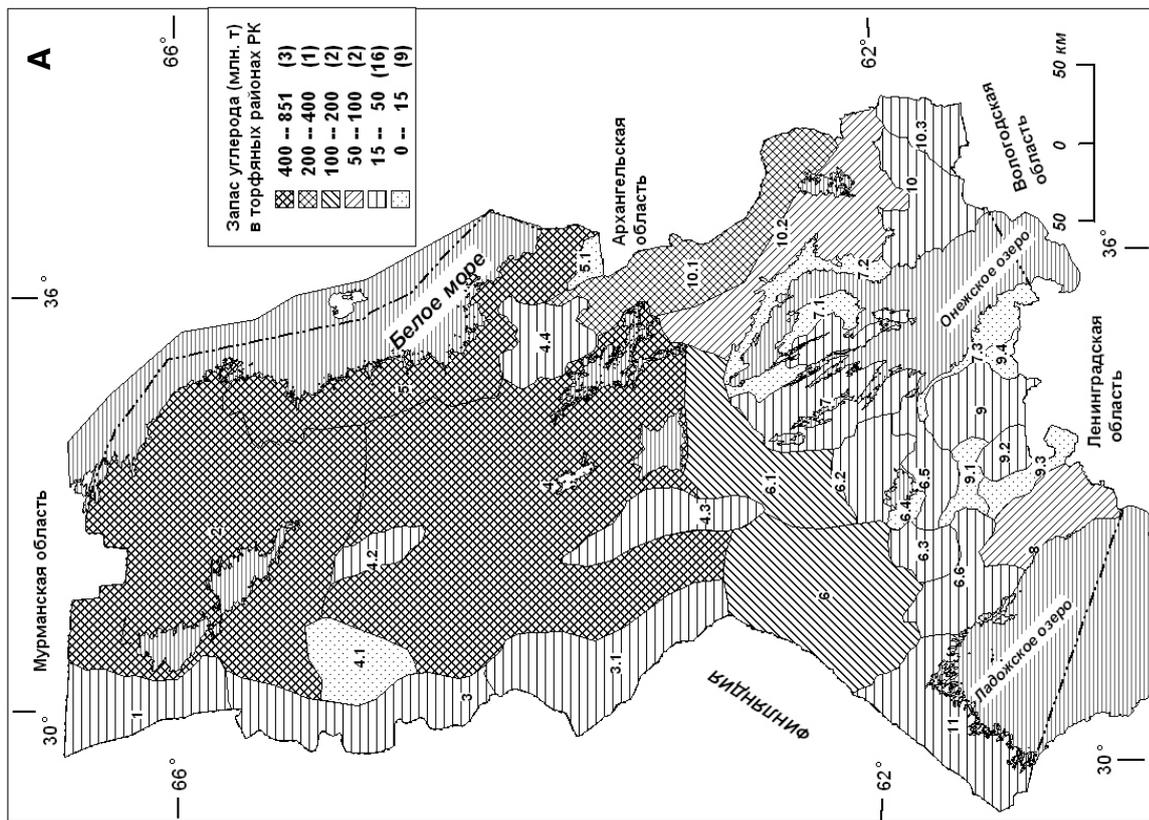


Рис. 5. Карта пространственного распределения запасов углерода:

А – по карте торфяного фонда, Б – по цифровой карте болот Карелии. Выделено 6 градаций районов по запасам углерода. Количество однотипных районов приведено в скобках

проводился в пределах модельных территорий и на полигонах, достаточно хорошо обеспеченных крупномасштабными планами и с подробно изученными болотами. Для этого разработаны специальные приемы и впервые составлены карты для четырех временных срезов голоцена, отражающие динамику торфяных болот в пространстве и времени.

На основе распределения болот по территории Карелии была построена методом крикинга [Дэвис, 1990] карта пространственных выделов болот, отражающая самые общие закономерности процессов заболачивания и содержания углерода. Она представляет собой систему изолиний, отражающих изломы атрибутивного рельефа, т. е. величин статистической доли болот в некоторой совокупности ячеек картограммы заболоченности. Все приведенные ранее данные позволили рассчитать поправочные коэффициенты, позволяющие делать определенные обобщения в отношении запасов торфа и углерода в контурах.

В наших предыдущих исследованиях [Елина, 1981; Елина и др., 1984] были получены основные закономерности заболачивания территории Карелии в голоцене. Созданная тогда расчетная модель имитировала интенсивность вертикального роста, горизонтального наступления болот и накопления торфа в голоцене. Значения заболоченности были получены для каждого тысячелетия.

Установлено, что заболачивание территории Карелии шло с различной скоростью: от 190 до 755 га/год, в среднем 400 га/год. Наибольшей интенсивности оно достигало в период 7000–5000 л. н.; резкий спад процессов болотообразования отмечался в начале суббореала (4500–4000 л.н.), затем – подъем (3500 л.н.). Ближе к современности, после 2000 л.н., этот процесс опять несколько активизировался. В целом по Карелии было рассчитано [Елина и др., 1984] увеличение заболоченности территории (в среднем) в периодах голоцена. Так, в ВО она составляла 4 %, в АТ₁ – 7,5 %, в АТ₂ – 14 %, в АТ₃ – 20 %, в СВ – 24 %, в СА₁ – 28 %, в настоящее время – 30 %. Плавное повышение заболоченности продолжалось с 8000 до 6000 л.н., заметный «скачок» произошел 5500 л.н. Причиной такого скачка было увеличение показателей влажности и температуры [Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005].

Рассчитаны также значения прироста торфа (мм/год) для разных типов торфа и залежи [Елина и др., 1984], а отсюда и значения средней глубины торфа в разные периоды голоцена. Для этого пропорционально сравнивали их с конкретными значениями из 13-ти СПД, обес-

печенных 3 и более (до 40) датировок по С¹⁴. Получились такие цифры: при среднем значении глубины, равной 2,2 м в настоящее время (см. табл. 2), 2500 л.н. она составляла 2,1 м, 5000 – 1,3 м, 8000 – 0,2 м.

Материалы по интенсивности заболачивания (ИЗ) основаны на авторских данных [Елина, 1994; Елина и др., 2000]. Динамика ИЗ рассчитывалась на основании прямых (спорово-пыльцевые диаграммы и ¹⁴С) и косвенных методов (зависимость вертикального прироста торфа от характера торфяной залежи). Было показано, что оценку показателей заболачивания и накопления торфа рациональнее всего проводить на полигонах, репрезентативно отражающих степень заболоченности, набор типов болот и торфяных залежей в пределах определенных форм рельефа. Определение ИЗ проведено по двум показателям: степени заболоченности территории и возрасту торфяных болот. Сравнимость всех полученных данных достигалась через использование определенной единицы площади (П) – 1000 га.

Изучены пять полигонов из разных типов рельефа: 1. «Нюхча», рельеф – морская равнина (заболоченность – 63 %); 2. «Калгалакша» – сочетание денудационно-тектонических гряд с моренными равнинами (45 %); 3. «Лоухи» – рельеф грядовой денудационно-тектонический (30 %); 4. «Костомукша» – рельеф тот же (16–25 %); 5. «Маанселькя» – рельеф крупный грядовой (10 %). Полученные данные показывают достоверную картину зависимости ИЗ от типа рельефа. Наибольшую ИЗ имеют слабоволнистые низменные сильно заболоченные равнины, сравнительно недавно освободившиеся от морских вод (в среднем 2300–740 м²/год). Наименьший показатель ИЗ присущ крупно-грядовому рельефу с малой степенью заболоченности (115 м²/год). В условиях волнистых равнин и мелкого грядового (сельгового) рельефа возвышенных равнин ИЗ средняя, и она достаточно близка в двух полигонах (486–226 м²/год).

На приведенные данные можно опираться и в современных исследованиях по оценке динамики заболачивания в голоцене территории Карелии, уточняя их в соответствии с новыми данными по картированию конкретных МТ [Елина и др., 2005].

Для примера приводятся исследования по двум МТ. Так, на **Шуйской равнине** озерно-ледникового генезиса подробно изучены болота стационара Киндасово [Елина, 1977; Елина, Чачхиани, 1978; Елина, Лак, 1979, 1980]. Полученные значения заболоченности в разные временные срезы преломлены в картографические

изображения [Елина и др., 2005]. Объективность полученных данных обеспечивалась многочисленными стратиграфическими профилями и достаточным количеством буровых скважин. На верхнем уровне рельефа (выше 100 м над у.м.) преобладают болота с мощностью залежи 5 м и более, а их возраст достигает 8000 лет. На нижнем – глубины не превышают 2 м, а возраст составляет примерно 2000 лет. Заболоченность на верхних уровнях рельефа постепенно увеличивалась: 8000 л.н. – 5 % и 1,0 м → 6000 л.н. – 11 % и 2,0 м → 3500 л.н. – 17 % и 1,0 м → 2000 л.н. – 24 % и 1,0 м → настоящее время – 39 %. В нарастающем измерении глубины соответствовали: 1,0 → 3,0 → 4,0 → 5,0 м.

Подобная работа была проведена также для сильно заболоченного полигона Колежма, расположенного на юго-востоке **Прибеломорской** низменности; заболоченность в настоящее время на морской равнине достигает 60–70 %, а дальнейшие расчеты также основаны на конкретных стратиграфических профилях [Елина, 1971, 1994]. По мере углубления в прошлое каждый контур становился все меньше. Так, было установлено, что 6000 и 3500 л.н. заболоченность была довольно низкой, причем не только за счет меньшей площади болот, но и из-за более высокого уровня моря, которое заполняло нижние террасы низменности (рис. 6). Кроме того, были привлечены и другие данные по изученным полигонам (табл. 5).

Таблица 5. Динамика заболоченности в разных типах рельефа

Регион	Заболоченность (%) л.н.					
	8000	7000	6000	3500	2000	н. в.
1. МТ «Сямозеро»	2	3	3–8	3–11	5–22	22–37
2. МТ «Костомукша»	1	2	4	8–12	20	30
3. Полигон «Колежма»	0,5	1	4	7	11	13
4. МТ «Прибеломорье»	0	5	15	25	35	45–60
Средние по Карелии	4	7–8	14–20	24	28	30

Примечание. 1 – моренная равнина; 2 – грядовый рельеф; 3 – флювиогляциальный рельеф; 4 – морская равнина

Дальнейший анализ пространственно-временного распределения торфяных болот выполнялся на картограммах регулярных квадратов. Если вместе с пространственными координатами рассматривать и время, то можно создать карты, отражающие поступательный процесс заболачивания. В настоящей работе расчеты сделаны для четырех временных срезов: 8000, 6000, 4000 и 2000 л.н. (рис. 7). Доля болот при составлении этой серии карт рассчитывалась по сети равновеликих квадратов [по: Токарев, 1998] и по литературным данным, приведенным выше [Елина, 1981; Елина и др.,

1984]. Такие подходы нами впервые использованы для наглядного представления динамики заболачивания территории Карелии. На фоне общего возрастания заболоченности четко видна пространственная ее гетерогенность, обусловленная геоморфологическими условиями территории Карелии. Отчетливо видно, как увеличивалась заболоченность территории от 8000 к 2000 л.н. (см. рис. 7, табл. 6).

Как видно, 2000 л.н. преобладали выделы со средней степенью заболоченности, 4000 л.н. – со средней и малой, 6000 л.н. – с малой, 8000 л.н. – с очень малой. Если сравнить положение выделов на картах голоцена, увидим достаточно четкую связь их с типами рельефа. Таким образом, хорошо прослеживается во времени тенденция более раннего заболачивания территории с расчлененным рельефом.

Таблица 6. Степень заболоченности и количество соответствующих выделов на картах 4-х временных срезов (рис. 7)

Заболоченность, %	Количество выделов			
	2000 л.н.	4000 л.н.	6000 л.н.	8000 л.н.
40–50	2	0	0	0
30–40	3	2	1	0
20–30	10	11	2	0
10–20	12	9	14	2
5–10	8	10	13	13
0–5	1	4	6	21
контур	Σ = 36			

Опираясь на приведенные данные, вполне можно рассчитать запасы органики и углерода в отдельные периоды голоцена. Но мы не ставили такой цели в настоящей статье, стремились лишь показать пути возможных дальнейших исследований с применением ГИС-технологий.

Заключение

Стратегия исследований основана на учете всех достижений, полученных авторами за последние 40 лет. Все это время развивались представления о динамике природных процессов. В настоящем исследовании новым является использование ГИС-технологий для анализа огромного фактического материала по «болотно-торфяной» тематике с интерпретацией его в тематические карты разного масштаба и разного содержания.

Созданная нами компьютерная БД является открытой для обновления сведений и постоянно пополняется, что и позволяет сделать более объективными карты по запасам углерода, с детальной проработкой по отдельным торфяным районам. Последнее обеспечивается введением новой информации, полученной по космо-

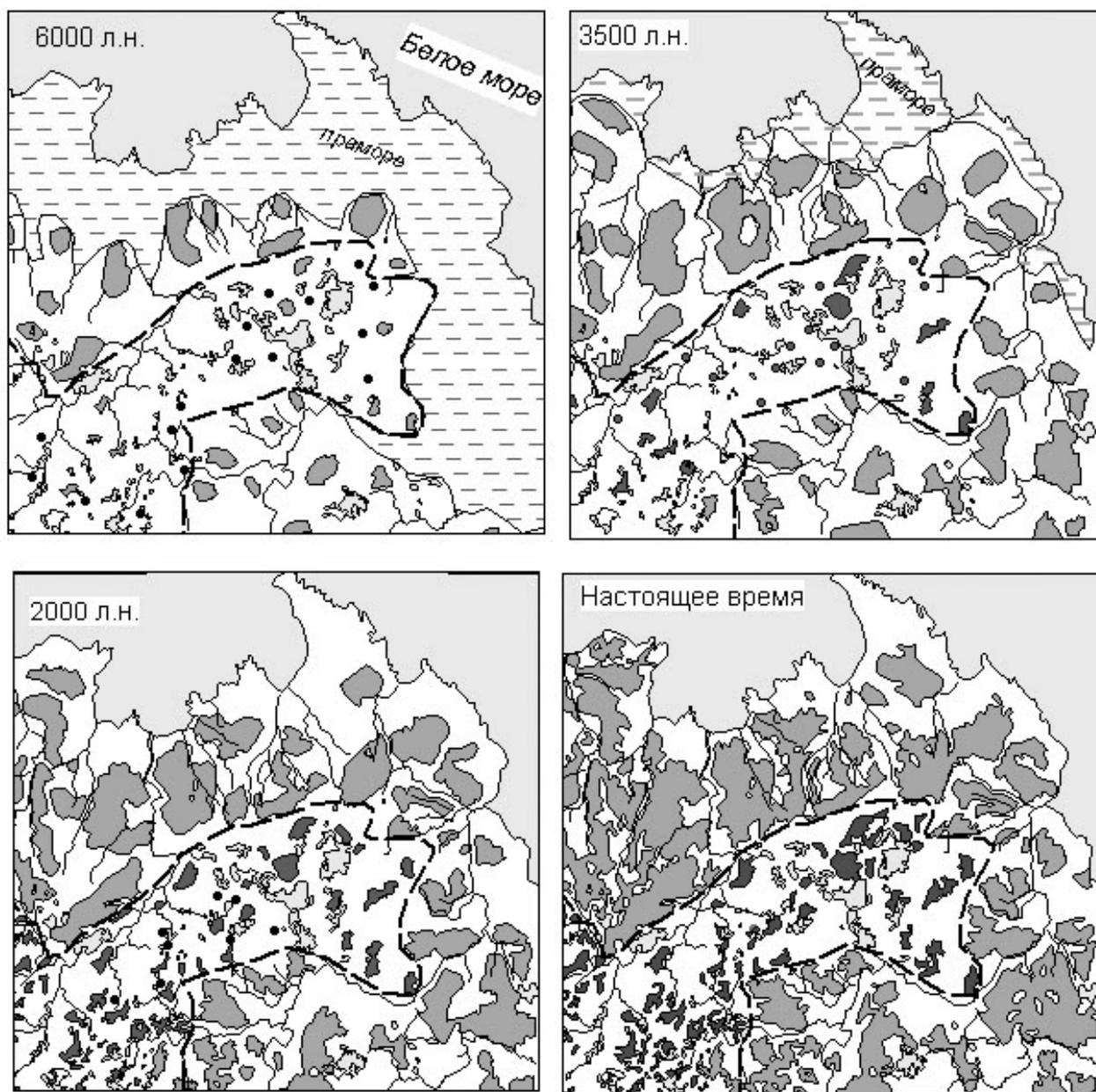


Рис. 6. Динамика заболачивания полигона «Колезма» (юго-восток Прибеломорской низменности).

Заболоченность 6000 л.н. на морской равнине составляла 15 %, на аккумулятивной возвышенности – 4 %; 3500 л.н. – 25 и 7 %; 2000 л.н. – 35 и 11 %; в настоящее время 45 – 60 и 13 % соответственно. Контуром показаны болота площадью более 100 га, бесконтурные (менее 100 га) – точками. Штриховая линия разделяет Прибеломорскую низменность и аккумулятивную возвышенность

снимкам, аэрофотоснимкам и планшетам, а также обширным данным наземных исследований.

Наши же разработки направлены на пространственно-временное отражение накопления запасов углерода в обобщенных и тематических картах. Предложенная нами методология, несомненно, дает высокорепрезентативный результат по аккумуляции органики и углерода, значительно превосходящий по доказательной базе известные из современной литературы сведения. Кроме того, проводится уточнение заторфованности и заболоченности террито-

рии с помощью космо- и аэроснимков. В результате, запасы углерода устанавливаются в пределах торфяных районов и геоморфологических выделов, что представляется полностью оригинальным и новым. Этому способствуют и рассчитанные поправочные коэффициенты, позволяющие делать определенные обобщения в отношении запасов торфа и углерода в отдельных контурах.

Процесс депонирования углерода с начала голоцена идет с различной интенсивностью в зависимости от геоморфологических условий.

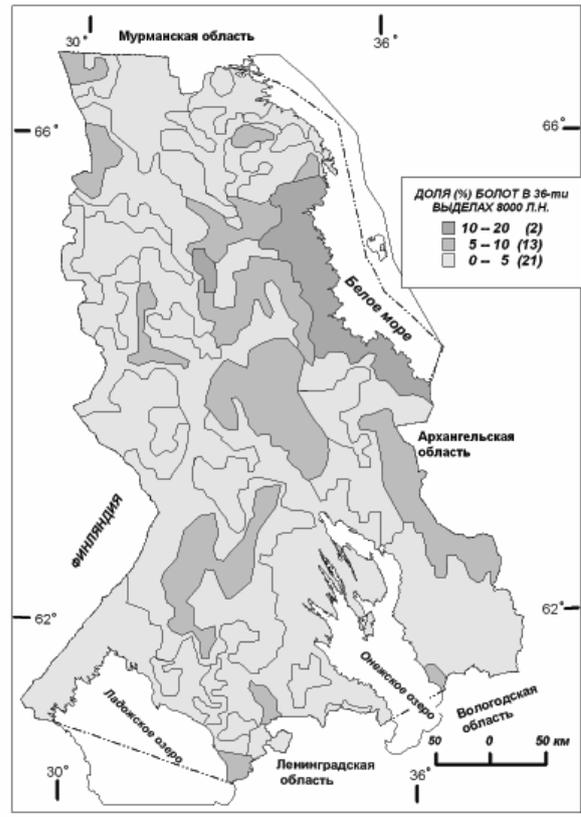
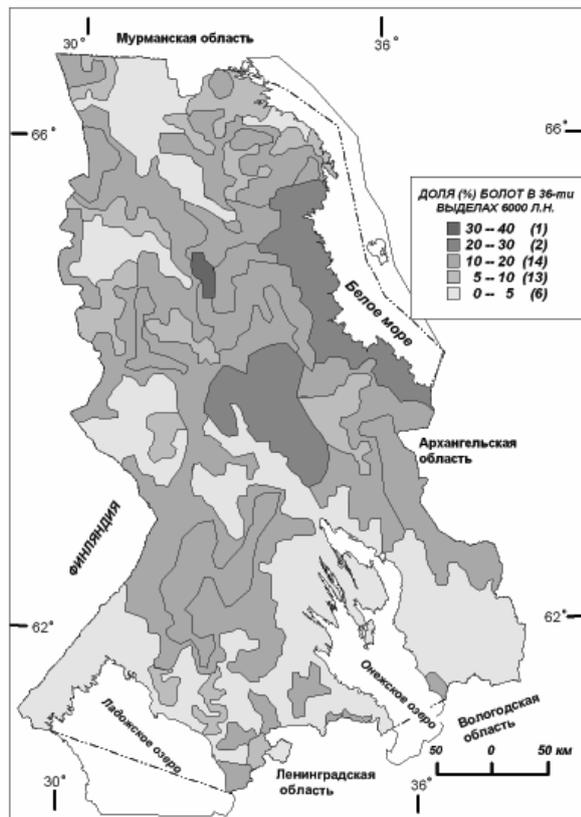
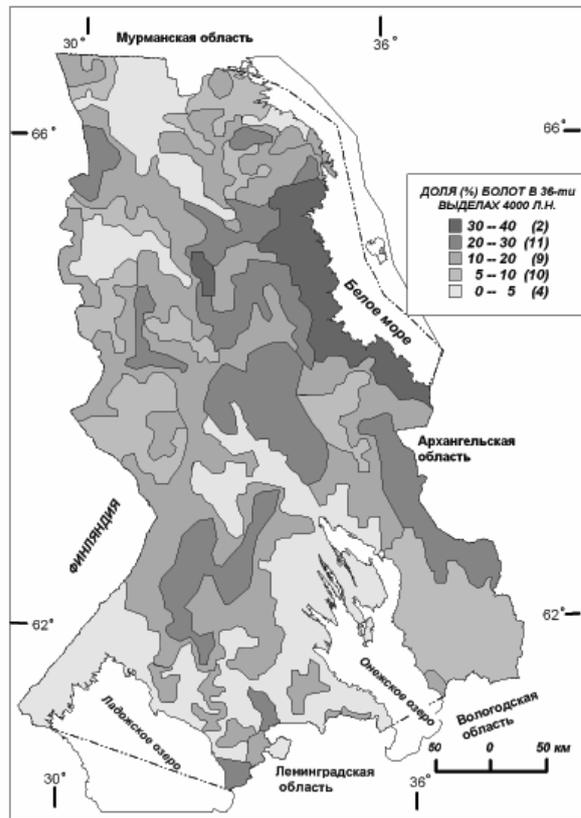
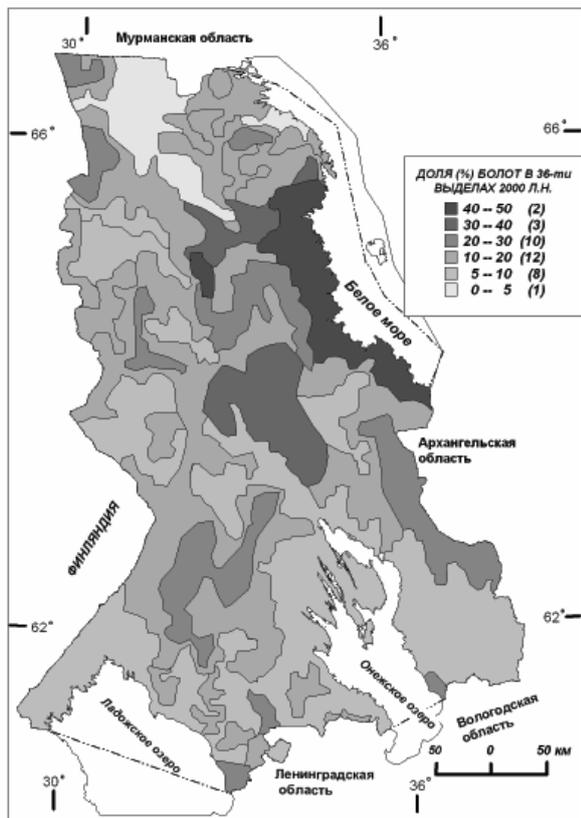


Рис. 7. Серия карт, показывающая изменение степени заболоченности по временным срезам: 2000, 4000, 6000, 8000 л.н.

Карта заболоченности для 8000 л.н. наиболее проблематична, так как, по данным геологов [Девятова, 1976; Лукашов, 2000], в это время значительную часть Прибеломорской низменности занимало море (бореальная трансгрессия)

Показано, что на фоне общего возрастания заболоченности от начала голоцена до настоящего времени четко выделяется пространственная ее гетерогенность, обусловленная геоморфологическими условиями территории Карелии.

Все перечисленные выше данные позволили установить, что содержание углерода в торфяниках Карелии составляет около 1 % от общего содержания углерода в северных торфяниках Земли [Gorham et al., 1991].

Самостоятельное научное значение имеют электронные карты торфяного фонда и растительности болот, которые могут использоваться так же и в виде интерпретации в другие тематические карты. Кроме того, впервые использован метод динамического картографирования экосистем.

Литература

- Антипин В. К., Елина Г. А., Токарев П. Н., Бразовская Т. И. Болотные экосистемы Национального парка «Водлозерский»: прошлое, настоящее, будущее // Ботан. журн. 1996. Т. 81, вып. 1. С. 21–37.
- Антипин В. К., Тарасенко В. В., Токарев П. Н. Тематическая база данных «болотные экосистемы» Геоинформационной системы Национального парка «Водлозерский» // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии: Тр. КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 79–93.
- Антипин В. К., Токарев П. Н. Разработка методики составления электронных картографических баз данных растительных ресурсов болот Карелии // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеография. Вып. 12. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 3–8.
- Вомперский С. Э., Сирин А. А., Валяева Н. А., Майков Д. А. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Известия РАН. 2005. Сер. Географ. № 5. С. 39–50.
- Дэвис Дж. С. Статистический анализ данных в геологии. Т. 1. М.: Недра, 1990. 319 с.
- Галкина Е. А. Типы болот Тунгудского района АКССР // Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 307–344.
- Громцев А. Н. Ландшафтная экология таежных лесов. Теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 143 с.
- Елина Г. А. Типы болот Прибеломорской низменности Карелии // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск, 1971. С. 51–79.
- Елина Г. А. Типы болотных массивов северной Карелии // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. С. 69–77.
- Елина Г. А. Типы болот Шуйской равнины // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 5–18.
- Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 159 с.
- Елина Г. А. Динамика болотообразования на северо-западе России в голоцене // Биогеоэкологические особенности болот и их рациональное использование: Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. Т. XI. М.: Наука, 1994. С. 61–84.
- Елина Г. А., Антипин В. К. Эндо- и экзогенные сукцессии растительности болот бассейна Онежского озера в голоцене // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 3. С. 16–29.
- Елина Г. А., Кузнецов О. Л. Типы болот, их использование и охрана // Биологические ресурсы района Костомукши, пути освоения и охраны. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 5–23.
- Елина Г. А., Кузнецов О. Л. Растительный покров Паанаярвского национального парка и его динамика в позднеледниковье-голоцене // Природа и экосистемы Национального парка «Паанаярви». Тр. КарНЦ РАН. Сер. Б. «Биология». Вып. 3. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 20–29.
- Елина Г. А., Кузнецов О. Л. История и современное состояние исследований болот Карелии (55 лет лаборатории болотных экосистем) // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы, охрана. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 11–34.
- Елина Г. А., Лак Г. Ц. Происхождение и развитие болот Шуйской равнины (южная Карелия) в голоцене // Исследование торфяных месторождений. Калинин: Калининский политех. институт, 1979. С. 18–24.
- Елина Г. А., Лак Г. Ц. Развитие болот и лесов в Шуйской равнине в голоцене // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. С. 18–24.
- Елина Г. А., Чачхиани В. Н. Динамика растительности болот Шуйской равнины // Генезис и динамика болот. М.: МГУ, 1978. Вып. 1. С. 55–59.
- Елина Г. А., Янковская В., Кузнецов О. Л. Реконструкции растительности и природных условий голоцена Паанаярвского национального парка (Карелия) по данным палинологического и планктонного (Algae, Fungi, Rhizopoda, Rotatoria) анализов // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 7. С. 23–35.
- Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимова А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.
- Елина Г. А., Лукашов А. Д., Юрковская Т. К. Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 242 с.
- Елина Г. А., Лукашов А. Д., Токарев П. Н. Картографирование растительности и ландшафтов на временных срезах голоцена таежной зоны восточной Фенноскандии. СПб.: Наука, 2005. 112 с.
- Елина Г. А., Филимонова Л. В., Кузнецов О. Л. и др. Влияние палеогидрологических факторов на динамику растительности болот и аккумуляцию торфа // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 1. С. 53–69.
- Елина Г. А., Токарев П. Н., Лукашов А. Д. Палеоландшафты таежной зоны в голоцене: картографирование с использованием ГИС-технологий // Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана. Матер. междунар. конф., посв. 50-летию ИБ КарНЦ РАН (Петрозаводск, 8–11

сентября 2003 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 47–54

Климанов В. А., Елина Г. А. Изменение климата на северо-западе Русской равнины в голоцене // ДАН СССР. 1984. Т. 274. № 5. С. 1164–1167.

Коросов А. В., Коросов А. А. Техника ведения ГИС: приложение в экологии: Учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. 186 с.

Косов В. И., Беляков А. С., Белозеров О. В., Гогин Д. Ю. Торф. Ресурсы, технологии, геоэкология. СПб.: Наука, 2007. 451 с.

Кузнецов О. Л. О развитии аапа болот северной Карелии // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980. С. 92–113.

Кузнецов О. Л. Структура и динамика грядово-мочажинных комплексов аапа болот // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 10. С. 1394–1400.

Кузнецов О. Л., Елина Г. А. Болота северо-западной Карелии и история их формирования // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 13–29.

Кутенков С. А. Классификация болотных лесов среднетаежной подзоны Карелии // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Тр. КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 47–64.

Кутенков С. А. Растительность болотных лесов среднетаежной подзоны Карелии // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана. Матер. междунар. симпозиум. Петрозаводск, 2006. С. 145–171.

Лепин Л. Я. Торфяной фонд Карельской АССР // Торфяной кадастр РСФСР: Карельская АССР. М.: Гл. управление торфяного фонда при СМ РСФСР и Ин-т биологии Карельского филиала АН СССР, 1957. С. 5–25.

Лукашов А. Д. Новейшая тектоника Карелии. Л.: Наука, 1976. 108 с.

Лукашов А. Д. Геоморфологические особенности территории // Биоразнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 16–27.

Максимов А. И. Содержание макро- и микроэлементов в торфяных залежах болотных экосистем вблизи месторождения Падма // Экологические проблемы освоения месторождения Средняя Падма. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 72–81.

Пьявченко Н. И., Коломыцев В. А. Влияние осушительной мелиорации на лесные ландшафты Карелии // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л.: Наука, 1980. С. 52–77.

Токарев П. Н. Разработка методики составления «Карты распределения болот Карелии» в системе регулярных квадратов 10 x 10 км // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 132–134.

Токарев П. Н. Разработка методики компьютерного выявления типов болотных участков по наземным (геоботаническим) и дистанционным признакам на основе современных геоинформационных технологий // Актуальные проблемы геоботаники.

Современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов: школа-конференция. Петрозаводск, 2001. С. 185–186.

Токарев П. Н. Разработка методики дешифрирования на космоснимках основных типов болотных участков Карелии с использованием материалов наземных дистанционных исследований на основе ГИС-технологий // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Тр. КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 65–78.

Торфяной фонд Карельской АССР. М.: Гл. управление торфяного фонда при СМ РСФСР и Ин-т биологии Карельского филиала АН СССР, 1957. 200 с.

Торфяные месторождения Карельской АССР. М.: Мин. геологии РСФСР, 1979. 464 с.

Филимонова Л. В. Комплексное использование различных методов при реконструкции палеогеографии позднеледниковья и голоцена среднетаежной подзоны Карелии // Методические аспекты палинологии: материалы X Всерос. палинологической конф. М.: Ин-т геологии и разработки горючих ископаемых, 2002. С. 264–266.

Филимонова Л. В., Климанов В. А. Изменение количественных показателей палеоклимата в среднетаежной подзоне Карелии за последние 11000 лет // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Вып. 2. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 112–120.

Юрковская Т. К. Краткий очерк растительности болот средней Карелии // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. С. 108–124.

Юрковская Т. К. Типы болот Лоухского района КАСР // Болота и заболоченные земли Карелии. Петрозаводск, 1964. С. 34–71.

Юрковская Т. К. Схема болотного районирования северной Карелии // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 1971. С. 177–193.

Юрковская Т. К., Елина Г. А. Картографический анализ болот северо-востока Карелии // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Фенноскандии. Тр. КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 6–14.

Crill P., Hargreaves K., Korhola A. The Role of Peat in Finnish Greenhouse Gas Balances. Helsinki, 2000. 71 p.

Gorham E. Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. Ecological Applications. 1991. Vol. 1. P. 182–195.

Mäkälä M., Saarnisto M., Kankainen T. Aapa mires as a carbon sink and source during the Holocene // Journal of Ecology. 2001. Vol. 89. P. 589–599.

Kuznetsov O. L. Mires and peat resources in the republic of Karelia, Russia // Global peat resources. 1996. P. 133–136.

Turunen J., Tomppo E., Tolonen K., Reinikainen A. Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland – application to boreal and subarctic regions // The Holocene. 2002. Vol. 12, N 1. P. 69–80.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Елина Галина Андреевна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: elina@bio.krc.karelia.ru
тел.: (8142) 561679

Токарев Павел Никандрович

главный биолог
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: tokarevnp@mail.ru
тел.: (8142) 561679

Elina, Galina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: elina@bio.krc.karelia.ru
tel.: (8142) 561679

Tokarev, Pavel

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: tokarevnp@mail.ru
tel.: (8142) 561679

УДК 581:526 (470.22)

РЕЛИКТОВЫЕ ТОРФЯНИКИ ОСТРОВОВ БЕЛОГО МОРЯ

С. А. Кутенков, Н. В. Стойкина

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Полигональные структуры, покрывающие вершины и верхние пологие части склонов некоторых безлесных скальных островов Белого моря, представляют собой реликтовые торфяники. Они сложены верховым торфом мощностью до 80 см. Первоначально торф был отложен пушицевыми сообществами, сходными с ценозами современных болот-плащей Северной Европы. Впоследствии торфяники высохли, были заселены кустарничковыми сообществами и в результате эрозионных процессов приобрели современную полигональную структуру.

Ключевые слова: растительность, торфяная залежь, вороничники, болота-плащи, голоцен, острова Белого моря.

S. A. Kutenkov, N. V. Stojkina. RELICT PEATLANDS OF THE WHITE SEA ISLANDS

The polygonal structures covering the tops and upper slopes of some treeless rocky islands in the White Sea are relic peatlands. They are composed of raised bog peat up to 80 cm thick. Originally, the peat was deposited by cotton grass communities similar to those of modern blanket bogs of Northern Europe. Later on, the peatlands grew dry and were colonized by dwarf shrub communities. Weathering rendered them their present-day polygonal structure.

Key words: vegetation, peat deposit, crowberry communities, blanket bogs, Holocene, White Sea islands.

На островах Белого моря находятся уникальные для Карелии реликтовые торфяники. Покров торфа следует за формой рельефа, и центральные выпуклые части небольших скальных островов иногда целиком покрыты торфяником. Торф пересохший, верхового типа, глубина залежи достигает в отдельных случаях 80 см. Внешний облик торфяников сходен с обликом полигональных болот тундровой зоны [Боч, Мазинг, 1979] – пологовыпуклые торфяные блоки размером 4–20 кв. м, разделяемые канавками шириной до полуметра (рис. 1). Иногда канавки прорезают торфяник до поверхности скалы. В отличие от криогенного характера настоящих полигональных бо-

лот, здесь данная структура связана с усыханием торфа и его эрозией.

В современном покрове доминируют кустарнички – прежде всего вороника (*Empetrum hermaphroditum* Hagerup) до 80 %, кроме того, голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), брусника (*V. vitis-idaea* L.), подбел (*Andromeda polifolia* L.), арктоус (*Arctous alpina* (L.) Niedenzu), багульник (*Ledum palustre* L.), а также морошка (*Rubus chamaemorus* L.), редко единично пушица (*Eriophorum vaginatum* L.). Мохово-лишайниковый ярус подавляется кустарничками и представлен разреженными лишайниками рода кладония (*Cladonia* Hill ex Browne), мхами рода дикранум (*Dicranum* Hedw.) и печоночниками



Рис. 1. Реликтовый торфяник на острове Терроиха, высота ок. 20 м над у.м.

(*Mylia anomala* (Hook.) S. Gray, *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe и др.). Растительные сообщества сходного состава встречаются и на не покрытых торфом пологих скалах островов, их принято относить к «тундроидам» или «приморским вороничникам» [Бреслина, 1971; Кравченко, 2007]. Также они близки по составу к некоторым сообществам зональных тундр Европейского Севера России [Королева, 2006], органогенный горизонт почвы которых слабо развит или почти отсутствует.

Покров торфяников гетерогенен, центральные части блоков часто с обнажениями сухого торфа, обилием лишайников, низкими угнетенными кустарничками или погибшим растительным покровом, канавки – с густыми зарослями кустарничков.

С целью выявления истории развития данных торфяников на трех из них была изучена стратиграфия залежи. Несмотря на то, что скважины отбирались на отдельных, достаточно удаленных друг от друга островах и на разных высотных отметках, они обладают очень сходной стратиграфией (рис. 2, 3, 4). Древесные остатки в залежах практически не встречаются, что указывает на то, что болотные участки всегда

оставались открытыми. Придонный слой залежи (нижние 5–40 см) сложен пушицевым верховым торфом с незначительным содержанием сфагнов секции *Cuspidata* (вероятно, *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C.Jens или *S. lindbergii* Schimp). Степень разложения 40 % и более. Верхняя часть залежи сложена пересохшим кустарничковым верховым торфом со степенью разложения до 35 %. Содержание пушицы в данном слое составляет 5–15 %. Данный торф образует большую часть залежи, однако следует отметить, что в торфе сохраняются корни кустарничков, которые проникают вглубь залежи с поверхности, т. е. происходит «загрязнение» ранее отложенного торфа более современным материалом. Известно [Елина и др., 2000а], что в кустарничковых и кустарничково-лишайниковых сообществах болот торфонакопление замедляется, что еще более способствует данному процессу. Таким образом, слой торфа, отложенный пушицевыми коврами, мог быть толще, чем демонстрируют графики, но верхняя его часть преобразована современными сообществами. В любом случае выявляются две стадии формирования торфяников: первая, когда обнаженные

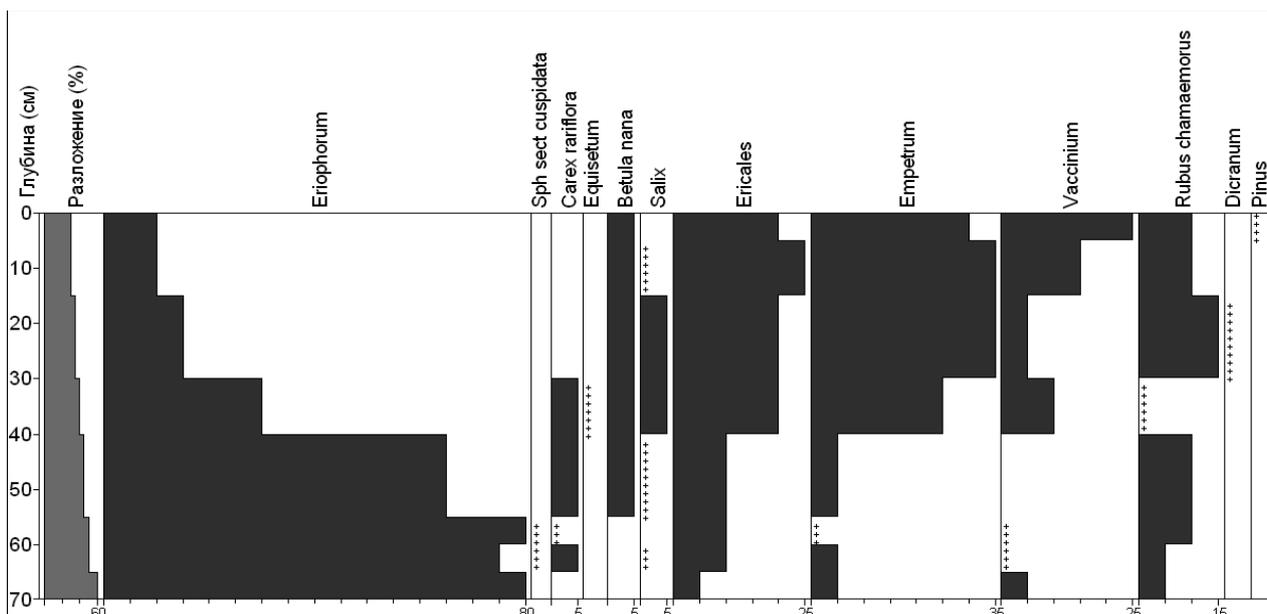


Рис. 2. Ботанический состав торфа реликтового торфяника с острова Шарапиха, высота 25–30 м над у.м.

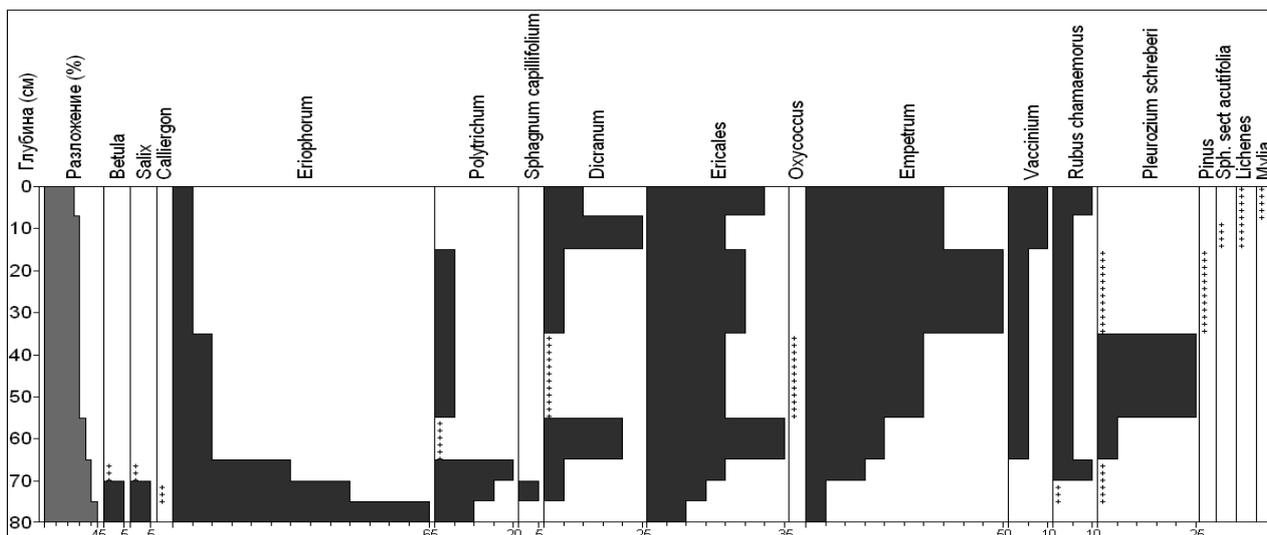


Рис. 3. Ботанический состав торфа реликтового торфяника с острова Зеленая Луда (у п. Рабочеостровск), высота 11 м над у.м.

скалы были покрыты влажными пушицево-сфагновыми коврами, повторяющими форму рельефа, и вторая, когда эдификаторная роль перешла к кустарничкам и лишайникам.

Необходимым условием для формирования пушицевых ковров по скалам является более влажный климат. Пушицевые ценозы с незначительной ролью сфагнов, подобные отложившим торф на островах Белого моря, в настоящее время встречаются на олиготрофных болотах-плащах (blanket bog), характерных для территорий с океаническим климатом – Англии, Ирландии и прилегающих островов [Кац, 1948; Moore et al., 1984], юго-запада Норвегии [Моеп, 1999] и др. В Норвегии, в частности, болота-плащи

доминируют в крайне океанических условиях климата западного побережья, они следуют за формой рельефа, заходя по холмам на склоны крутизной до 20° [Моеп, 1999]. На удалении от берега, в менее океанических условиях, они не отмечены, а по склонам распространены только склоновые евтрофные болота, требующие богатого грунтового питания.

Распространение кустарничков и лишайников по торфу и его эрозия связаны со снижением влажности субстрата. Сходный процесс наблюдается на мерзлотных буграх северных бугристых болот [Елина и др., 2006; Seppälä, 2006], где в результате пучения пушицево-сфагновый ковер отрывается от уровня грун-

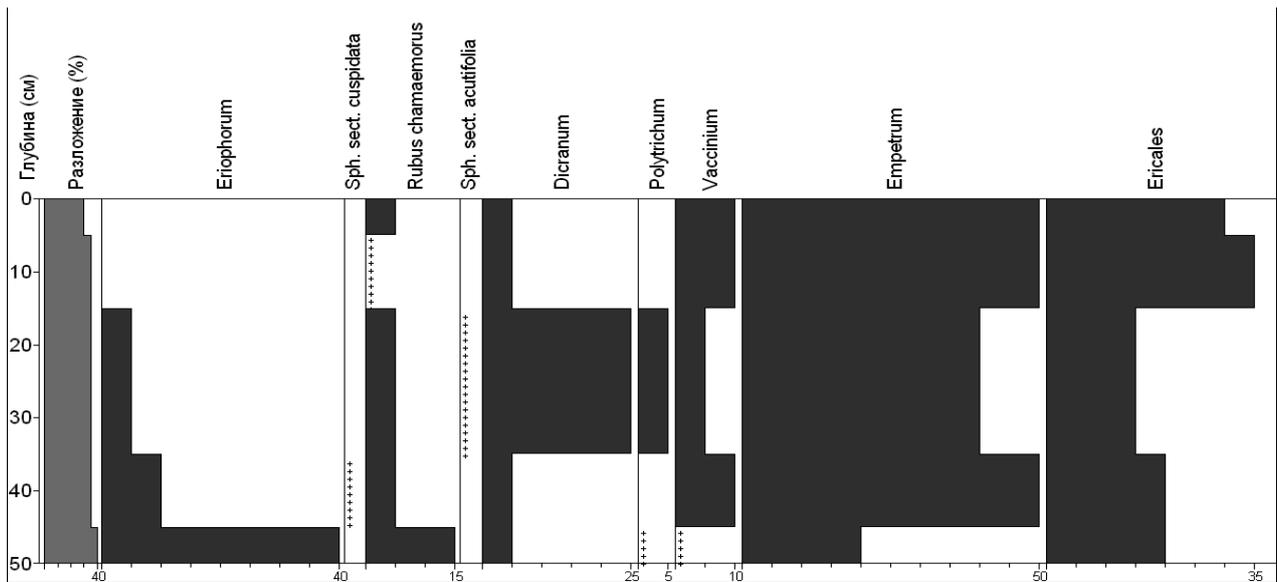


Рис. 4. Ботанический состав торфа реликтового торфяника с острова Большой Ровьяк, высота 16 м над у.м.

товых вод и зарастает кустарничками и лишайником, при этом торф имеет те же выраженные слои, что и на описываемых здесь реликтовых торфяниках. В случае островов Белого моря такие преобразования могут быть объяснены только изменением климата. Известно, что на протяжении голоцена климат неоднократно изменялся, а наиболее влажные и теплые условия – голоценовый оптимум датируется в Карелии в конце атлантического (АТ) периода около 5–6 тыс. л.н. [Елина и др., 1984, 2000а]. В это время начинают формироваться многие болота-плащи Британских островов [Moore, 1984].

При отсутствии радиоуглеродных датировок придонных слоев торфа сложно определить точное время начала развития торфяников на островах Белого моря, однако, имеющиеся данные о скорости регрессии моря и колебаниях климата в голоцене позволяют определить примерный возраст их возникновения. Исследованные нами торфяники занимают отметки от 10 до 30 м над уровнем моря (над у.м.), что дает основания предполагать разное время начала их формирования. Так, торфяник на острове Шарапиха, на высоте около 25 м над у.м., мог начать формироваться в конце АТ периода, море к тому времени уже находилось ниже данной отметки [Елина и др., 2000а; Олюнина, Романенко, 2007; Елина, 2008]. Пушицевая стадия на нем была довольно продолжительной, поскольку в разрезе нижние 30 см слагает пушицевый торф, много остатков пушицы и в верхних слоях (см. рис. 2).

Торфяники на островах Б. Ровьяк (16 м над у.м.) и Зеленая луда (11 м над у.м.) значительно моложе, поскольку Белое море отступило до абсолютной отметки 10 м над у.м. только 2000 лет

назад. Данная регрессия сопровождалась достаточно сильным похолоданием и уменьшением осадков [Елина и др., 2000а]. Вероятнее всего, к этому времени успели сформироваться торфяники на самых низких уровнях, после чего началась их деградация. Слой пушицевого торфа в них тонкий и с большим содержанием остатков корней кустарничков, а основная толща залежи сложена кустарничковым торфом (см. рис. 3, 4).

Сходные торфяники отмечены и на острове Харлов в Баренцевом море [Г. А. Елина, А. И. Максимов, устное сообщение]. На удалении от моря они встречаются на безлесных возвышенностях севера Фенноскандии – в НП «Паанаярви» и на возвышенностях Финской Лапландии. Последние были исследованы М. Luoto и М. Seppälä [2000]. Они целиком сложены кустарничковым торфом и рассматриваются авторами как недоразвившиеся болота-плащи и также начали формироваться после АТ периода, менее 4000 л.н., а в настоящий момент они разрушаются.

Сохранившиеся на островах Белого моря до настоящего времени остатки болот-плащей являются достаточно уникальными образованиями. К настоящему моменту они практически прекратили свое развитие, торфонакопление замедлилось или совсем остановилось, идут процессы эрозии. Данное исследование дает лишь поверхностное представление об истории их развития и современном состоянии. Реликтовые торфяники островов Белого моря, несомненно, требуют дальнейшего изучения с закладкой стратиграфических профилей, их нивелировкой и радиоуглеродным датированием придонных слоев торфа.

Авторы выражают благодарность А. И. Максимова и О. Л. Кузнецову за помощь и ценные советы в ходе подготовки статьи.

Литература

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 188 с.

Бреслина И. П. Приморские вороничники – особые тундрообразные экстразональные ценозы // Природа и хозяйство Севера. Апатиты, 1971. Вып. 3. С. 89–91.

Елина Г. А. Болота // Скальные ландшафты Карельского побережья Белого моря: природные особенности, хозяйственное освоение, меры по сохранению. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 29–41.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.

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

Елина Г. А., Похилько А. А., Бойчук М. А. Болотные экосистемы полуострова Рыбачий (Мурманская область) // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Материалы симпозиума. Петрозаводск, 2000б. С. 38–48.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: Наука, 1948. 319 с.

Королева Н. Е. Безлесные растительные сообщества побережья Восточного Мурмана (Кольский полуостров, Россия) // Растительность России. СПб., 2006. № 9. С. 20–42.

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

Олюнина О. С., Романенко Ф. А. К вопросу о распространении морских отложений на Карельском берегу Белого моря // Геология морей и океанов: материалы XVII Междунар. науч. конф. (школы) по морской геологии (Москва, 12–16 ноября 2007 г.). М., 2007. С. 257–259.

Luoto M., Seppälä M. Summit peats ('peat cakes') on the fells of Finnish Lapland: continental fragments of blanket mires? // The Holocene. 2000. Vol. 10, N 2. P. 229–241.

Moen A. Vegetation // National Atlas of Norway. Hønefoss: Norwegian Mapping Authority, 1999. 200 p.

Moore P. D., Merryfield D. L., Price M. D. R. The vegetation and development of blanket mires. In European Mires / Ed. P. D. Moore. London: Acad. Press, 1984. P. 203–235.

Seppälä M. Palsa mires in Finland // Finland – land of mires. Helsinki: Finnish Environment Institute, 2006. P. 155–162.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кутенков Станислав Анатольевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: effort@krc.karelia.ru
тел.: +7911 4012678

Стойкина Наталья Васильевна

главный биолог
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: biology@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Kutenkov, Stanislav

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: effort@krc.karelia.ru
tel.: +7911 4012678

Stojkina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: biology@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

УДК 581.9 (470.230)

ФЛОРА РЕЗЕРВАТА «КАРБОНОВЫЕ ОТТОРЖЕНЦЫ» (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ, ПРИРОДНЫЙ ПАРК «ВЕПСКИЙ ЛЕС»)

А. Ю. Доронина

Санкт-Петербургский государственный университет

В статье приводятся данные о 296 видах сосудистых растений, найденных в резервате «Карбоновые отторженцы» (1774 га), входящем в региональный природный парк «Вепский лес». Два вида (*Cyripedium calceolus* и *Epipogium aphyllum*) внесены в «Красную книгу Российской Федерации. Растения и грибы» [2008], 5 видов (*Trisetum sibiricum*, *Cyripedium calceolus*, *Epipogium aphyllum*, *Neottia nidus-avis*, *Ligularia sibirica*) включены в «Красную книгу природы Ленинградской области. Растения и грибы» [2000]. *Trisetum sibiricum* – новый вид для Тихвинского района Ленинградской области и для природного парка «Вепский лес». *Trisetum sibiricum*, *Epipogium aphyllum*, *Ligularia sibirica* – новые виды для резервата «Карбоновые отторженцы». Флористическое богатство небольшой по площади территории обусловлено присутствием дерново-карбонатных почв.

Ключевые слова: сосудистые растения, редкие виды, красные книги, Ленинградская область, региональный природный парк «Вепский лес», резерват «Карбоновые отторженцы».

A. Yu. Doronina. FLORA OF THE «CARBONIFEROUS OUTLIERS» AREA (LENINGRAD REGION, «VEPSKY LES» NATURE PARK)

Information about 296 vascular plant species found in the strictly protected zone Karbonovye ottorzhenstsy (carboniferous outliers) (1774 hectares) («Vepssky Forest» nature park) is presented. *Cyripedium calceolus* and *Epipogium aphyllum* are included in the Red Data Book of the Russian Federation. Plants and fungi section [2008]. *Cyripedium calceolus*, *Epipogium aphyllum*, *Ligularia sibirica*, *Neottia nidus-avis*, *Trisetum sibiricum* are listed in the Red Data Book of the Leningrad Region. Plants and fungi [2000]. *Trisetum sibiricum* is a new finding for the Tikhvin District of the Leningrad Region. The floristic richness of this small territory is due to the presence of rich carbonaceous soddy soils.

Key words: vascular plants, rare species, Red Data Books, «Vepssky Forest» nature park, strictly protected zone «Carboniferous Outliers».

Введение

Региональный природный парк «Вепский лес» (189,1 тыс. га), созданный в 1999 г., расположен на крайнем востоке Ленинградской области на границе с Вологодской областью. Резерват

«Карбоновые отторженцы» – один из 7 резерватов природного парка – находится в северо-восточной части Тихвинского района на границе с Подпорожским районом (рис.), его площадь составляет 1774 га. Резерват выделен для сохранения таежных лесов и уникального геологиче-



Местоположение резервата «Карбоновые отторженцы» (природный парк «Вепсский лес») на карте особо охраняемых природных территорий Ленинградской области

ского образования – карбоновых отторженцев со своеобразными почвами и растительностью. В резерватах парка установлен наиболее строгий режим охраны, где запрещается любая хозяйственная деятельность, включая рекреацию.

Сведения о флоре, в частности, о видовом составе сосудистых растений природного парка «Вепсский лес», далеко не полные, что в последнее время подтвердили многочисленные находки на этой территории редких в Ленинградской области видов [Доронина, Носкова, 2007; Доронина, 2008, 2009а, б; Doronina, 2009а, б]. Инвентаризация флоры и фауны резервата «Карбоновые отторженцы» авторами недавно вышедшей книги «Природный парк „Вепсский лес“» определена как первое перспективное направление в изучении резервата. Детальное исследование видового состава сосудистых растений резервата «Карбоновые отторженцы» до полевых исследований в 2004 и 2007–2008 гг. не проводилось.

Первые краткие сведения о видовом составе сосудистых растений резервата можно найти в очерке Т. А. Поповой «Карбоновые отторженцы» в «Красной книге природы Ленинградской области. Особо охраняемые природные терри-

тории» [1999]. В разделе «Особо охраняемые объекты» очерка из растений упоминаются *Daphne mezereum*, *Actaea erythrocarpa* и *Aconitum lycoctonum*. В разделе «Краткое описание» приводится еще несколько видов: *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Actaea spicata*, *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus sylvestris* и др. [Красная книга..., 1999].

В книге «Природный парк „Вепсский лес“» [2005] в очерке «Резерват „Карбоновые отторженцы“» при описании растительности из довольно редких видов отмечены *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Gymnadenia conopsea*, *Goodyera repens*, *Salix rosmarinifolia*, *Betula nana* и др., из редких видов упоминается *Neottia nidus-avis*, но *Actaea erythrocarpa* отсутствует (резерват «Карбоновые отторженцы» не приводится также в аннотации к этому виду в сводном списке «Сосудистые растения», помещенном в конце книги и составленном по материалам ее авторов с учетом опубликованных данных), а *Aconitum lycoctonum* указан как часто встречающийся вид, что соответствует действительности. Таким образом, даже при кратком перечислении некоторых видов сосудистых растений резервата имеется ряд несоответствий.

Нельзя не отметить, что в целом список «Сосудистые растения», приводимый в этой книге, является очень неполным. В нем отсутствуют, например, такие нередко встречающиеся на данной территории виды как *Trifolium medium*, *Carum carvi* и многие др. Местообитания для большого числа видов приводятся не конкретно для территории природного парка «Вепсский лес», а часто даны дословно по сводке Н. Н. Цвелёва [2000], в которой местообитания указаны в общем для Ленинградской, Псковской и Новгородской областей. Для некоторых нередких в Ленинградской области видов, таких как *Dryopteris carthusiana*, *Lycopodium annotinum*, *Carex nigra*, *Thyselium palustre*, *Namburgia thyrsoflora* и др. авторы книги указывают в аннотациях конкретные местонахождения, в то же время для очень редких видов: *Agrostis clavata*, *Jovibarba globifera* и др., конкретные местонахождения не приводятся.

Во втором томе «Красной книги природы Ленинградской области. Растения и грибы» [2000] сведения о наличии охраняемых видов в резервате «Карбоновые отторженцы» отсутствуют. Сведения о первых находках на этой территории в 2004 г. *Cypripedium calceolus* – вида, нового для природного парка «Вепсский лес» и Тихвинского района Ленинградской области, опубликованы позднее [Доронина, Носкова, 2007].

Природные условия парка, в том числе его резерватов, наиболее подробно описаны в книге «Природный парк „Вепсский лес“». Ниже остановимся лишь на том самом главном, что определяет своеобразие флоры резервата «Карбоновые отторженцы».

Климат на крайнем востоке Ленинградской области умеренно континентальный с довольно коротким летом и продолжительной суровой зимой; характерны поздние весенние и ранние осенние заморозки, частые летние осадки, высокая влажность воздуха. Резерват расположен на северо-западной окраине Карбонового плато, сложенного в основном известняками с небольшими прослоями глин каширского горизонта среднего отдела каменноугольной системы и является типичным примером геолого-геоморфологической аномалии. На эту основу наложен массив чуждых пород, перенесенных ледником в виде отторженцев, самый крупный из которых имеет площадь около 3 км². Отторженцы представлены толщей переслаивающихся песков, алевролитов нижнего карбона, их поверхность расчленена эрозией. Абсолютные высоты составляют 270–280 м. Гидрографическая сеть на территории резервата представлена небольшими реками, ручьями и озерцами. Наиболее крупные реки – Мяргоч и Гарбошка –

имеют молодые, слабообработанные долины. Для почвенного покрова резервата характерно преобладание почв подзолистого типа, но на вершинах и склонах гряд на элювии известняков с близким залеганием к поверхности известняков или на сильно карбонатизированном делювии формируются дерново-карбонатные почвы. На таких почвах произрастают растительные сообщества с богатой флорой [Красная книга..., 1999; Природный парк..., 2005].

На территории резервата преобладает лесная растительность, занимающая 1650,4 га. Большая часть лесов этой территории была сведена в результате сплошных рубок еще до организации природного парка «Вепсский лес» в 1970–1980-х гг. (в настоящее время леса восстанавливаются естественным путем или в посадках). Площадь, находящаяся под лесными культурами, составляет 1174,2 га [Природный парк..., 2005]. Видовой состав травяно-кустарничкового яруса под лесными культурами сильно обеднен и представлен лишь широко распространенными видами сосудистых растений. В березняках, произрастающих на месте вырубок и восстанавливающихся естественным путем, видовой состав богаче: нередки неморальные виды – *Carex digitata*, *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Aegopodium podagraria*, *Actaea spicata*; на опушках и полянах здесь нередко встречаются луговые виды: *Vicia sepium*, *Campanula rotundifolia*, *Leucanthemum vulgare*, *Knautia arvensis*.

Нетронутые рубками леса сохранились лишь на крутых склонах и на вершинах высоких холмов, в переувлажненных межхолмных котловинах, заболоченных долинах водотоков и по берегам мелких озер, которые были недоступны для тяжелой техники. Именно с этими местообитаниями связано большинство обнаруженных редких охраняемых видов сосудистых растений.

Интересны ельники с ключевым питанием в северной части резервата к северу от лесной дороги. Они отличаются своеобразным видовым составом: здесь нередко встречаются виды различной экологии: *Phragmites australis*, *Oxycoccus palustris*, *Empetrum nigrum*, *Paris quadrifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Cirsium palustre*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Rubus saxatilis*, *R. arcticus* и многие др.

Болота занимают всего 96,5 га, т. е. около 5 % общей площади резервата [Природный парк..., 2005]. Вдоль лесных дорог встречаются своеобразные болота, состоящие из мезотрофной и эвтрофной частей. Эвтрофная часть возникла, вероятно, в связи с подтоплением при прокладке лесовозных дорог в прошлом. Флора верховых и переходных болот не отличается

разнообразием: здесь произрастают типичные виды трав и кустарничков.

Лесные ключевые болота в резервате «Карбоновые отторженцы» до исследований 2008 г. не отмечались. Эти болота интересны прежде всего тем, что на них встречаются виды различной экологии, как типичные болотные виды: *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Drosera rotundifolia*, *Carex lasiocarpa*, *Betula nana*, так и луговые виды: *Anthoxanthum odoratum*, *Ranunculus acris*, *Knautia arvensis*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia sepium*, *Alchemilla acutangula* и лесные виды: *Angelica sylvestris*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Lathyrus vernus*, *Geranium sylvaticum*, *Melampyrum sylvaticum*, *Paris quadrifolia*, *Pyrola rotundifolia*, *Luzula pilosa*.

Видовой состав водоемов не отличается богатством. В запрудах, образовавшихся из-за бобровых плотин, нередко произрастают *Lemna minor*, *Callitriche palustris* и некоторые другие широко распространенные водные виды.

Материалы и методы

В 2007–2008 гг. автором статьи было проведено флористическое обследование резервата маршрутным методом, подробно охарактеризован флористический состав сообществ, в которых были обнаружены сосудистые растения, внесенные в «Красную книгу природы Ленинградской области. Растения и грибы» [2000]. Подсчитана численность этих видов и оценена площадь, занимаемая каждым из них. Полученные данные в дальнейшем могут быть использованы при переиздании «Красной книги природы Ленинградской области. Растения и грибы», при планировании и проведении мониторинговых работ на территории резервата.

Результаты и обсуждение

Несмотря на небольшую площадь, флора резервата «Карбоновые отторженцы» богата и разнообразна. Здесь зарегистрировано 296 видов сосудистых растений, относящихся к 65 семействам (аннотированный список приводится ниже).

В резервате «Карбоновые отторженцы» произрастает много редких для Ленинградской области видов сосудистых растений. Большинство из них обнаружено на крутых склонах оврагов, а также на ключевых болотах у подножий крутых склонов. Дерново-карбонатные почвы определяют богатый видовой состав сосудистых растений резервата по сравнению

с прилегающими территориями. Среди кальцефильных видов зарегистрированы прежде всего редкие виды семейства *Orchidaceae* – *Cypripedium calceolus* и *Neottia nidus-avis*. Всего в небольшом по площади резервате найдено 14 видов из этого семейства. Столько же видов из семейства *Orchidaceae* отмечено, например, во флоре Кургальского полуострова [Глазкова, Бубырева, 1997], расположенного на западе Ленинградской области и имеющего площадь больше примерно в 30 раз. В резервате встречаются редкие на востоке Ленинградской области широколиственные древесные породы – *Tilia cordata* и *Acer platanoides*, обильны их травянистые спутники – *Carex digitata*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*, *Actaea spicata*, *Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*, *Stellaria holostea* и др.

Резерват «Карбоновые отторженцы» находится вдали от населенных пунктов (ближайший населенный пункт – пос. Курба расположен в 18 км к северо-востоку, а располагавшаяся в 4-х км к югу дер. Ребов Конец в настоящее время нежилая), редко посещается (в основном охотниками и проезжими рыбаками), рубки на его территории в настоящее время не ведутся, поэтому флора практически не подвержена влиянию хозяйственной деятельности человека. В связи с этим многие широко распространенные в Ленинградской области рудеральные виды растений здесь отсутствуют или представлены небольшим числом экземпляров. Например, не встречено ни одного рудерального вида из семейства *Brassicaceae*, а семейство в целом представлено лишь одним видом – *Rorippa palustris*.

В северной, восточной и юго-восточной частях резервата проходят две старые лесовозные дороги. На лесных опушках по обочинам этих дорог в 2004 г. найдено 4 местонахождения *Cypripedium calceolus* [Доронина, Носкова, 2007]. Еще 2 местонахождения этого вида на лесных опушках у обочин дороги в восточной части резервата обнаружено в 2007 г. Исключительно на лесных дорогах обнаружены такие довольно редкие в Ленинградской области виды, как *Malaxis monophyllos*, *Botrychium lunaria*, *Campanula cervicaria*.

Далее более подробно остановимся на редких охраняемых видах, обнаруженных в резервате в 2007–2008 гг.

В еловом лесу с осинкой и березой неморально-нотравном на крутом склоне оврага, в восточной части резервата, к востоку от лесной дороги зарегистрированы такие редкие охраняемые виды, как *Cypripedium calceolus* (на площади около 10 м² произрастает не менее 20 экземпляров) и *Neottia nidus-avis* в верхней части склона

оврага. Эти виды внесены в «Красную книгу природы Ленинградской области. Растения и грибы» [2000], а *Cypripedium calceolus* – в «Красную книгу Российской Федерации. Растения и грибы» [2008]. *C. calceolus* подлежит также охране согласно Бернской конвенции 1979 г. [Bern Convention, 1979] и Директиве сохранения естественных местообитаний и дикой фауны и флоры 1992 г. [Council Directive., 1992]. *C. calceolus* является специализированным видом, предпочитающим леса преимущественно на карбонатных почвах, а *N. nidus-avis* – специализированный вид мест, давно занятых лесом [Выявление..., 2009]. Ранее *N. nidus-avis* указывался для резервата «Карбоновые отторженцы» [Природный парк., 2005], но без точного указания местонахождений. Главные лимитирующие факторы для *C. calceolus* в Ленинградской области в целом – вырубка лесов, сбор цветущих растений на букеты. Примечательным фактом является наличие здесь в подросте широколиственных пород: *Tilia cordata*, произрастающей полосой протяженностью около 100 м, и *Acer platanoides*. Высота отдельных деревьев *T. cordata* достигает 18 м, а диаметр – 9 см. *T. cordata* является индикатором влажных мест, давно занятых лесом и никогда не подвергавшихся распашке [Выявление..., 2009].

Epipogium aphyllum (обнаружено 4 цветущих побега) произрастает рядом с описанным выше местообитанием *Cypripedium calceolus* и *Neottia nidus-avis*, но на вершине холма, в еловом лесу с березой кисличником. *E. aphyllum* – специализированный вид влажных мест, давно занятых лесом и не подвергавшихся распашке, предпочитающий почвы, обогащенные кальцием [Выявление..., 2009]. Редчайший в Ленинградской области вид. Несмотря на то, что *E. aphyllum* имеет обширный ареал, – это один из наиболее редких видов орхидных Российской Федерации [Красная книга..., 2000]. *E. aphyllum* – новый вид для резервата «Карбоновые отторженцы». Ближайшее местонахождение известно примерно в 6 км к юго-западу от резервата и датируется 1894 г.: дер. Нюрговичи, к юго-востоку, берег оз. Сарозеро, лес, в рыхлом влажном мхе, 19 VII 1894, А. Колмовский, ЛЕСВ. Главный лимитирующий фактор для *E. aphyllum* – вырубка лесов.

Neottia nidus-avis, кроме уже упомянутого местонахождения с *Cypripedium calceolus*, найден еще в двух местонахождениях в восточной части резервата к востоку от лесной дороги на склонах оврагов в рябинниках (высота *Sorbus aucuparia* достигает 10–12 м).

Очень флористически богатыми оказались лесные ключевые болота, одно из которых с ред-

ким охраняемым видом *Ligularia sibirica* расположено в восточной части резервата к востоку от лесной дороги, а другое – с редкими охраняемыми видами *Trisetum sibiricum* и *L. sibirica* – тоже в восточной части резервата, но к западу от лесной дороги. Оба вида внесены в «Красную книгу природы Ленинградской области. Растения и грибы» [2000]. *T. sibiricum* – новый вид для резервата «Карбоновые отторженцы», природного парка «Вепсский лес» в целом и для Тихвинского района Ленинградской области. Исчез из ряда местонахождений на Ижорской возвышенности. В Ленинградской области ранее охранялся только на территории памятника природы «Истоки реки Оредеж в урочище Донцо» [Красная книга..., 2000]. *L. sibirica* – новый вид для резервата «Карбоновые отторженцы». В «Красной книге природы Ленинградской области. Растения и грибы» [2000] отсутствуют данные о нахождении этого вида в природном парке «Вепсский лес». В книге «Природный парк „Вепсский лес“» имеется указание на нахождение *L. sibirica* в бассейне р. Урья, однако это местонахождение не подкреплено гербарным материалом. Г. Ю. Коначная ранее указывала, что во всех сохранившихся местонахождениях *L. sibirica* представлен небольшим (5–30) числом экземпляров и имеет тенденцию к вымиранию. На других утвержденных особо охраняемых природных территориях Ленинградской области этот вид зарегистрирован не был [Красная книга..., 2000]. На территории природного парка «Вепсский лес» в каждом из двух местонахождений *L. sibirica* найдено по несколько десятков экземпляров, в том числе цветущих. И для *T. sibiricum*, и для *L. sibirica* главный лимитирующий фактор – осушение ключевых болот, но на территории резервата эти виды исчезновению не подвержены. На обоих ключевых болотах отмечен и другой довольно редкий в Ленинградской области вид – *Carex appropinquata*, а на ключевом болоте к западу от лесной дороги – такие довольно редкие в области виды, как *Epipactis palustris*, *Eriophorum latifolium*, *Trichophorum alpinum*, *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Salix lapponum*, *S. rosmarinifolia*. Первые из 3-х перечисленных видов обнаружены в резервате только здесь. *Eriophorum latifolium* – не охраняемый, но на востоке Ленинградской области известный из единичного числа местонахождений вид, в частности, в Тихвинском районе ранее был известен из одного местонахождения [Иллюстрированный определитель..., 2006].

В еловых лесах с осинкой в южной части резервата произрастают довольно редкие в Ленинградской области виды сосудистых растений: *Listera cordata* – в еловом лесу чернично-сфагновом – индикатор сырых мест, давно

занятых лесом и не подвергавшихся распашке, *Galium triflorum* – индикатор старовозрастных еловых лесов с оконной динамикой [Выявление..., 2009], а также *Corallorhiza trifida*, найденный в еловом хвощово-сфагновом лесу.

На территории резервата «Карбоновые отторженцы» выявлено большое число видов, рекомендованных для использования при оценке биологической ценности леса на уровне выделов [Выявление..., 2009]. Кроме уже упомянутых видов – *Cypripedium calceolus*, *Epipogium aphyllum*, *Listera cordata*, *Neottia nidus-avis*, *Tilia cordata*, *Galium triflorum* – это *Matteuccia struthiopteris*, *Aconitum lycoctonum*, *Carex disperma*, *C. loliacea*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Galium odoratum*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes spicatum*, *Rosa acicularis*, *Viburnum opulus*.

Заключение

Несмотря на небольшую площадь, флора резервата «Карбоновые отторженцы» богата и разнообразна. Здесь зарегистрировано 296 видов сосудистых растений, относящихся к 65 семействам (аннотированный список приводится ниже).

На территории резервата произрастает 5 видов, внесенных в «Красную книгу природы Ленинградской области. Растения и грибы» [2000] – *Trisetum sibiricum*, *Cypripedium calceolus*, *Epipogium aphyllum*, *Neottia nidus-avis*, *Ligularia sibirica*, из которых 2 вида – *Cypripedium calceolus* и *Epipogium aphyllum* внесены в «Красную книгу Российской Федерации. Растения и грибы» [2008]. *Trisetum sibiricum* на территории природного парка «Вепсский лес» обнаружен только в резервате «Карбоновые отторженцы». *Ligularia sibirica* также достоверно известна лишь в данном резервате. *Cypripedium calceolus* в природном парке зарегистрирован только в резервате «Карбоновые отторженцы» и в его ближайших окрестностях. Таким образом, резерват играет важную роль в сохранении сосудистых растений природного парка в целом. В настоящее время на территории резервата редким видам сосудистых растений при соблюдении существующего строгого охранного режима ничто не угрожает.

Аннотированный список сосудистых растений резервата «Карбоновые отторженцы»

Семейства расположены по системе А. Энглера, виды в пределах семейств – в алфавитном порядке. Принятые сокращения: РФ – «Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы» [2008]; ЛО – «Красная книга природы Ленинградской области. Растения и грибы» [2000].

Сем. **Athyriaceae Alst.**

Athyrium filix-femina (L.) Roth – Еловые и мелколиственные леса, ельники с ключевым питанием, берега лесных рек и ручьев. Очень часто.

Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. – Еловые и мелколиственные леса. Часто.

Сем. **Dryopteridaceae Ching**

Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P. Fuchs – Еловые и мелколиственные леса. Очень часто.

D. cristata (L.) A. Gray – Заболоченные березняки, окраины переходных болот, лесные ключевые болота. Довольно редко.

D. expansa (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy – Еловые и мелколиственные леса. Очень часто.

D. filix-mas (L.) Schott – Еловые леса. Довольно редко.

Сем. **Hypolepidaceae Pichi Sermolli**

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn – Сосновые леса. Довольно редко.

Сем. **Onocleaceae Pichi Sermolli**

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. – Сырой еловый лес в южной части резервата. Редко.

Сем. **Thelypteridaceae Pichi Sermolli**

Phegopteris connectilis (Michx.) Watt – Еловые и мелколиственные леса. Очень часто.

Сем. **Botrychiaceae Horan.**

Botrychium lunaria (L.) Sw. – Опушка мелколиственного леса вдоль лесной дороги в северной части резервата. Единственное местонахождение.

Сем. **Equisetaceae Rich. ex DC.**

Equisetum arvense L. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

E. fluviatile L. – Переходные и лесные ключевые болота, иногда сырые и заболоченные мелколиственные леса и ельники с ключевым питанием, бобровые запруды, заболоченные участки вдоль лесных дорог. Очень часто.

E. hyemale L. – Вдоль лесной дороги в северной части резервата. Довольно редко.

E. palustre L. – Сырые и заболоченные участки лесных дорог. Довольно редко.

E. pratense Ehrh. – Опушки и поляны мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог. Довольно часто.

E. sylvaticum L. – Еловые и мелколиственные леса. Очень часто.

Сем. **Huperziaceae Rothm.**

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et C. Mart. – Еловые и мелколиственные леса. Довольно редко.

Сем. **Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb.**

Diplazium complanatum (L.) Holub – Сосновые, реже еловые леса, березняки. Довольно редко.

Lycopodium annotinum L. – Хвойные и мелколиственные леса. Часто.

L. clavatum L. – Сосновые леса. Довольно редко.

Сем. **Pinaceae Lindl.**

Picea abies (L.) Karst. – Одна из основных лесообразующих пород. Очень часто.

Pinus sylvestris L. – Одна из основных лесообразующих пород. Очень часто.

Сем. **Cupressaceae Bartl.**

Juniperus communis L. – Сосновые леса, ельники с ключевым питанием и лесные ключевые болота, иногда мелколиственные леса. Часто.

Сем. **Typhaceae Juss.**

Typha latifolia L. – Переходные болота (эвтрофная часть). Часто.

Сем. Sparganiaceae Rudolphi

Sparganium natans L. – Обводненные участки переходных болот. Довольно часто.

Сем. Potamogetonaceae Dumort.

Potamogeton alpinus Balb. – Бобровая запруда к востоку от лесной дороги в восточной части резервата. Довольно редко.

P. berchtoldii Fieb. – Водоём, образовавшийся на участке подтопления лесной дороги в восточной части резервата. Единственное местонахождение.

P. natans L. – Обводненные участки переходных болот, бобровая запруда у лесной дороги в восточной части резервата. Довольно часто.

Сем. Scheuchzeriaceae Rudolphi

Scheuchzeria palustris L. – Мочажины верховых и переходных болот. Довольно редко.

Сем. Alismataceae Vent.

Alisma plantago-aquatica L. – Сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Часто.

Сем. Poaceae Barnhart

Alopecurus geniculatus L. – Сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Довольно часто.

A. pratensis L. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

Agrostis canina L. – Сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Довольно часто.

A. capillaris L. – Опушки хвойных и мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог. Часто.

A. stolonifera L. – Сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Anthoxanthum odoratum L. – Вдоль лесных дорог, лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Довольно часто.

Avenella flexuosa (L.) Drej. – Хвойные леса, вдоль лесных дорог. Часто.

Calamagrostis arundinacea (L.) Roth – Хвойные и мелколиственные леса, иногда лесные ключевые болота вдоль лесных дорог. Очень часто.

C. canescens (Web.) Roth – Сырые и заболоченные мелколиственные леса, ельники с ключевым питанием и лесные ключевые болота, переходные болота, берега бобровых запруд. Очень часто.

C. epigeios (L.) Roth – Разреженные хвойные леса вдоль лесных дорог. Довольно часто.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. – Переходные болота. Довольно часто.

C. phragmitoides Hartm. – Сырые и заболоченные мелколиственные леса. Часто.

Dactylis glomerata L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. – Заболоченные березняки, сырые участки вдоль лесных дорог. Часто.

Elymus caninus (L.) L. – Мелколиственные леса (преимущественно сероольшаники), иногда лесные ключевые болота. Довольно редко.

Festuca ovina L. – Сосновые леса. Довольно часто.

F. pratensis Huds. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

F. rubra L. – Опушки сосновых лесов, вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Glyceria notata Chevall. – Сырые и заболоченные участки на лесных дорогах. Довольно часто.

Milium effusum L. – Мелколиственные леса, иногда лесные ключевые болота. Довольно часто.

Melica nutans L. – Еловые (иногда ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Довольно часто.

Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert – Берега лесных рек и ручьев. Довольно часто.

Phleum pratense L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. – Сырые и заболоченные хвойные и мелколиственные леса, ельники с ключевым питанием и лесные ключевые болота. Очень часто.

Poa annua L. – Сырые участки лесных дорог. Часто.

P. nemoralis L. – Еловые и мелколиственные леса. Довольно часто.

P. palustris L. – Сырые еловые и мелколиственные леса. Довольно часто.

P. pratensis L. – Ельники с ключевым питанием, вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Trisetum sibiricum Rupr. – Лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Единственное местонахождение. ЛО.

Сем. Cyperaceae Juss.

Carex acuta L. – Сырые еловые и мелколиственные леса, края переходных болот, берега лесных рек и ручьев, канавы. Часто.

C. appropinquata Schum. – Лесное ключевое таволговое болото к востоку от лесной дороги в восточной части резервата; лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Очень редко.

C. cespitosa L. – Ельники с ключевым питанием и лесные ключевые болота, сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Часто.

C. chordorrhiza Ehrh. – Верховые и переходные болота. Часто.

C. cinerea Poll. – Заболоченные хвойные и мелколиственные леса, переходные болота. Очень часто.

C. diandra Schrank – Переходные болота, ельники с ключевым питанием. Часто.

C. digitata L. – Еловые и мелколиственные леса вдоль лесных дорог. Часто.

C. dioica L. – Лесное ключевое болото в восточной части резервата к западу от лесной дороги. Единственное местонахождение.

C. disperma Dew. – Ельник сфагново-хвощовый в южной части резервата. Редко.

C. echinata Murr. – Верховые болота. Довольно часто.

C. ericetorum Poll. – Сосновые леса. Довольно часто.

C. globularis L. – Заболоченные хвойные леса и березняки, сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Часто.

C. hirta L. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

C. lasiocarpa Ehrh. – Переходные и лесные ключевые болота. Очень часто.

C. leporina L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

C. limosa L. – Верховые и переходные болота. Довольно часто.

C. loliacea L. – Еловые леса в южной части резервата. Редко.

C. nigra (L.) Reichard – Сырые и заболоченные участки лесных дорог. Довольно часто.

C. pallescens L. – Еловые и мелколиственные леса вдоль лесных дорог. Довольно часто.

C. pauciflora Lightf. – Верховые и переходные болота. Довольно часто.

C. paupercula Michx. – Верховые и переходные болота, иногда ельники с ключевым питанием. Часто.

C. rhynchophysa C.A. Mey. – Канавы вдоль лесной дороги у переходного болота в восточной части

- резервата, берег бобровой запруды в восточной части резервата. Довольно редко.
- C. rostrata* Stokes – Переходные болота. Очень часто.
- C. vesicaria* L. – Края переходных болот. Довольно редко.
- Eleocharis mamillata* H. Lindb. – Сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог в северной и восточной частях резервата. Редко.
- E. palustris* (L.) Roem. et Schult. – Обводненные участки переходных болот, заболоченные участки вдоль лесных дорог. Довольно часто.
- Eriophorum angustifolium* Honck. – Переходные болота. Довольно часто.
- E. latifolium* Hoppe – Лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Единственное местонахождение.
- E. vaginatum* L. – Верховые, переходные и лесные ключевые болота, заболоченные сосновые леса, реже заболоченные березняки. Очень часто.
- Rhynchospora alba* (L.) Vahl – Верховые и переходные болота. Довольно редко.
- Scirpus sylvaticus* L. – Сырые и заболоченные еловые и мелколиственные леса, сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Часто.
- Trichophorum alpinum* (L.) Pers. – Лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Единственное местонахождение.
- Сем. Araceae Juss.**
- Calla palustris* L. – Переходные болота, каналы, бобровые запруды. Часто.
- Сем. Lemnaceae S.F. Gray**
- Lemna minor* L. – На участке подтопления лесной дорогой, в пруду и в бобровых запрудах в восточной части резервата. Довольно редко.
- Сем. Juncaceae Juss.**
- Juncus articulatus* L. – Сырые и заболоченные участки лесных дорог. Довольно часто.
- J. bufonius* L. – Сырые участки лесных дорог. Довольно часто.
- J. effusus* L. – Сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог, иногда переходные болота. Часто.
- J. filiformis* L. – Переходные болота, сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Очень часто.
- Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.
- L. pallescens* L. – Еловые и мелколиственные леса. Довольно редко.
- L. pilosa* (L.) Willd. – Хвойные (в том числе ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Очень часто.
- Сем. Convallariaceae Horan.**
- Convallaria majalis* L. – Хвойные и мелколиственные леса, иногда лесные ключевые болота. Очень часто.
- Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt – Еловые и мелколиственные леса, иногда на переходных болотах (на кочках), на лесных ключевых болотах у стволов деревьев. Очень часто.
- Сем. Trilliaceae Lindl.**
- Paris quadrifolia* L. – Еловые (иногда с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Часто.
- Сем. Orchidaceae Juss.**
- Corallorhiza trifida* Châtel – Ельник хвощово-сфагновый в южной части резервата. Единственное местонахождение.
- Cypripedium calceolus* L. – Обочины лесной дороги в восточной части резервата, на опушке березняка; на опушке ельника-черничника у лесной дороги в восточной части резервата; на опушке елово-березового леса у лесной дороги в северной части резервата [Доронина, Носкова, 2007]; опушка молодого елово-березового леса в понижении у лесной дороги в северо-восточной части резервата; обочина лесной дороги в восточной части резервата на опушке березняка с ольхой серой; ельник неморальнотравный в верхней части склона оврага к востоку от лесной дороги в восточной части резервата. Редко. РФ; ЛО.
- Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó – Хвойные (в том числе ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса. Довольно часто.
- D. maculata* (L.) Soó – Сырые и заболоченные хвойные (в том числе ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Довольно часто.
- Epipactis helleborine* (L.) Crantz – Березняк к северу от лесной дороги в северной части резервата; опушка березняка у лесной дороги в северной части резервата; опушка елового леса к востоку от лесной дороги в восточной части резервата; склон оврага на опушке ельника к востоку от лесной дороги в восточной части резервата; вдоль лесной дороги в восточной части резервата; сероольшаник к востоку от лесной дороги в восточной части резервата; вдоль лесной дороги в северной части резервата. Редко.
- E. palustris* (L.) Crantz – Лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Единственное местонахождение.
- Epipogium aphyllum* (F.W. Schmidt) Sw. – Ельник-кисличник на вершине холма к востоку от лесной дороги в восточной части резервата. Единственное местонахождение. РФ; ЛО.
- Goodyera repens* (L.) R. Br. – Еловый лес на юго-западной границе резервата. Довольно редко.
- Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. – Вдоль лесных дорог в северной, восточной и юго-восточной частях резервата; лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Довольно часто.
- Listera cordata* (L.) R. Br. – Ельник чернично-сфагновый с *Vaccinium vitis-idaea*, *Sphagnum girgensohnii* в южной части резервата. Единственное местонахождение.
- L. ovata* (L.) R. Br. – Разреженные мелколиственные леса, опушки мелколиственных и еловых лесов, лесные ключевые болота, вдоль лесных дорог. Довольно часто.
- Malaxis monophyllos* (L.) Sw. – На перекрестке лесных дорог в северо-восточной части резервата; лесная дорога в юго-восточной части резервата; лесная дорога в восточной части резервата; вдоль лесной дороги в северной части резервата. Редко.
- Neottia nidus-avis* (L.) Rich. – Рябинники на склонах оврага к востоку от лесной дороги в восточной части резервата; елово-березово-осиновый лес с липой и кленом на северном склоне оврага к востоку от лесной дороги в восточной части резервата. Очень редко. ЛО.
- Platanthera bifolia* (L.) Rich. – Опушки и поляны еловых и мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог. Довольно редко.

Сем. Salicaceae Mirb.

- Populus tremula* L. – Одна из основных лесообразующих пород. Очень часто.
- Salix aurita* L. – Сырые и заболоченные хвойные и мелколиственные леса, переходные и лесные ключевые болота. Очень часто.
- S. caprea* L. – В подлеске хвойных и мелколиственных лесов. Очень часто.
- S. cinerea* L. – В подлеске хвойных и мелколиственных лесов. Часто.
- S. myrsinifolia* Salisb. – В подлеске хвойных и мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог, края переходных болот, лесные ключевые болота. Очень часто.
- S. myrtilloides* L. – Верховое болото в южной части резервата. Единственное местонахождение.
- S. lapponum* L. – Верховое болото в южной части резервата; лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Очень редко.
- S. pentandra* L. – Еловые и мелколиственные леса, края переходных болот, лесные ключевые болота. Часто.
- S. phylicifolia* Willd. – Опушки хвойных и мелколиственных лесов вдоль лесных дорог. Довольно часто.
- S. rosmarinifolia* L. – Лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата; на лесной дороге в юго-восточной части резервата. Очень редко.
- S. triandra* L. – Заболоченные мелколиственные леса. Довольно редко.

Сем. Betulaceae S.F. Gray

- Alnus incana* (L.) Moench – Одна из основных лесообразующих пород. Очень часто.
- Betula nana* L. – Верховое болото в южной части резервата; лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Редко.
- B. pendula* Roth – Одна из основных лесообразующих пород. Очень часто.
- B. pubescens* Ehrh. – Одна из основных лесообразующих пород. Очень часто.

Сем. Urticaceae Juss.

- Urtica dioica* L. – Мелколиственные леса вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Сем. Polygonaceae Juss.

- Bistorta major* S.F. Gray – Ельники с ключевым питанием и лесные ключевые болота. Часто.
- Persicaria hydropiper* (L.) Spach – Сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Довольно редко.
- Rumex acetosa* L. – Ельники с ключевым питанием и лесные ключевые болота. Довольно часто.
- R. acetosella* L. – Опушки сосновых лесов. Довольно часто.
- R. longifolius* DC. – Вдоль лесных дорог. Редко.

Сем. Caryophyllaceae Juss.

- Cerastium holosteoides* Fries – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.
- Coccyanthe flos-cuculi* (L.) Fourr. – Сырые и заболоченные еловые и мелколиственные леса, лесные ключевые болота, сырые участки вдоль лесных дорог. Часто.
- Sagina procumbens* L. – На лесных дорогах. Довольно редко.
- Scleranthus annuus* L. – У развилки лесных дорог в юго-восточной части резервата. Редко.

- Stellaria alsine* Grimm – На сыром участке лесной дороги в южной части резервата. Довольно редко.
- S. graminea* L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.
- S. holostea* L. – Еловые и мелколиственные леса, иногда вдоль лесных дорог. Часто.
- S. media* (L.) Vill. – Тенистые участки мелколиственных лесов. Довольно редко.
- S. nemorum* L. – Сырые еловые и мелколиственные леса, берега лесных рек и ручьев, иногда вдоль лесных дорог. Часто.

Сем. Ranunculaceae Juss.

- Aconitum lycoctonum* L. – Еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса. Очень часто.
- Actaea spicata* L. – Еловые и мелколиственные леса. Довольно часто.
- Anemonoides nemorosa* (L.) Holub – Еловые и мелколиственные леса. Часто.
- Caltha palustris* L. – Заболоченные еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса, переходные болота. Очень часто.
- Ranunculus acris* L. – Вдоль лесных дорог, иногда лесные ключевые болота. Часто.
- R. repens* L. – Сырые еловые и мелколиственные леса, берега лесных рек и ручьев. Очень часто.
- Trollius europaeus* L. – Еловые и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Часто.

Сем. Brassicaceae Burnett

- Rorippa palustris* (L.) Bess. – Сырые и заболоченные участки лесных дорог. Довольно часто.

Сем. Droseraceae Salisb.

- Drosera rotundifolia* L. – Верховые и переходные болота, лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Довольно редко.

Сем. Saxifragaceae Juss.

- Chrysosplenium alternifolium* L. – Сырые еловые и мелколиственные леса, берега лесных рек и ручьев. Часто.

Сем. Parnassiaceae S.F. Gray

- Parnassia palustris* L. – Сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог в северной и восточной частях резервата, лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Довольно редко.

Сем. Grossulariaceae DC.

- Ribes nigrum* L. – В подлеске сырых еловых и мелколиственных лесов. Довольно часто.
- R. spicatum* Robson – В подлеске еловых и мелколиственных лесов. Довольно часто.

Сем. Rosaceae Juss.

- Alchemilla acutangula* Bus. – Вдоль лесных дорог, лесное ключевое болото к востоку от лесной дороги в восточной части резервата. Довольно часто.
- A. monticola* Opiz – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.
- Comarum palustre* L. – Переходные и лесные ключевые болота, заболоченные хвойные (в том числе ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса. Очень часто.
- Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch – Сырые еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота, иногда переходные болота, берега лесных рек и ручьев. Очень часто.

F. ulmaria (L.) Maxim. – Сырые еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота, иногда переходные болота, берега лесных рек и ручьев. Очень часто.
Fragaria vesca L. – Опушки и поляны хвойных и мелколиственных лесов вдоль лесных дорог. Очень часто.

Geum rivale L. – Сырые еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота вдоль лесных дорог. Очень часто.

Padus avium Mill. – В подлеске еловых и мелколиственных лесов. Очень часто.

Potentilla erecta (L.) Raeusch. – Опушки и поляны березняков, лесные ключевые болота. Часто.

P. intermedia L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Rosa acicularis Lindl. – В подлеске еловых (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственных лесов. Довольно редко.

R. majalis Herrm. – В подлеске еловых и мелколиственных лесов. Довольно часто.

Rubus arcticus L. – Ельники с ключевым питанием. Довольно редко.

R. chamaemorus L. – Верховые болота, заболоченные сосновые леса, иногда ельники с ключевым питанием. Часто.

R. idaeus L. – В подлеске еловых и мелколиственных лесов. Очень часто.

R. saxatilis L. – Еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса. Очень часто.

Sorbus aucuparia L. – В подлеске хвойных и мелколиственных лесов. Очень часто.

Сем. Fabaceae Lindl.

Chrysaspis spadicea (L.) Greene – Вдоль лесных дорог в северной и восточной частях резервата. Довольно редко.

Lathyrus pratensis L. – Вдоль лесных дорог, иногда лесные ключевые болота. Довольно часто.

L. sylvestris L. – Вдоль лесных дорог в северной и восточной частях резервата. Довольно часто.

L. vernus (L.) Bernh. – Еловые и мелколиственные леса, лесные ключевые болота, иногда вдоль лесных дорог. Часто.

Trifolium arvense L. – Вдоль лесной дороги в северной части резервата. Довольно редко.

T. medium L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

T. pratense L. – Вдоль лесных дорог, опушки и поляны мелколиственных лесов. Часто.

Vicia cracca L. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

V. sepium L. – Опушки и поляны еловых и мелколиственных лесов, иногда ельники с ключевым питанием вдоль лесных дорог. Довольно редко.

V. sylvatica L. – Еловые и мелколиственные леса вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Сем. Geraniaceae Juss.

Geranium sylvaticum L. – Еловые и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Очень часто.

Сем. Oxalidaceae R. Br.

Oxalis acetosella L. – Еловые (в том числе с ключевым питанием, на кочках) и мелколиственные леса, иногда вдоль лесных дорог. Очень часто.

Сем. Callitrichaceae Link

Callitriche palustris L. – Бобровые запруды вдоль лесных дорог, сырые и заболоченные участки лесных дорог, реже заболоченные березняки. Часто.

Сем. Empetraceae S.F. Gray

Empetrum nigrum L. – Верховые болота, ельники с ключевым питанием. Часто.

Сем. Aceraceae Juss.

Acer platanoides L. – Еловые и мелколиственные леса (высота отдельных экземпляров до 16 м). Довольно редко.

Сем. Rhamnaceae Juss.

Frangula alnus Mill. – В подлеске хвойных и мелколиственных лесов. Очень часто.

Сем. Tiliaceae Juss.

Tilia cordata Mill. – Склон оврага в еловом лесу к востоку от лесной дороги в восточной части резервата (14 стволов деревьев с максимальной высотой 18 м и диаметром ствола 10 см, нередко поросль); еловый лес к востоку от лесной дороги в восточной части резервата, склон оврага (не менее 100 экземпляров, отдельные экземпляры высотой до 18 м и до 26 см в диаметре, нередко поросль, полоса тянется на протяжении 100 м по склону оврага). Редко.

Сем. Hypericaceae Juss.

Hypericum maculatum Crantz – Опушки и поляны хвойных и мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Сем. Violaceae Batsch

Viola canina L. – Еловые и мелколиственные леса. Часто.

V. epipsila Ledeb. – Сырые и заболоченные хвойные и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Очень часто.

V. mirabilis L. – Еловые и мелколиственные леса. Довольно часто.

V. nemoralis Kütz – Еловые и мелколиственные леса. Часто.

V. palustris L. – Сырые и заболоченные хвойные (в том числе ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса, переходные и лесные ключевые болота, сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Часто.

V. riviniana Reichenb. – Еловые и мелколиственные леса и их опушки. Довольно часто.

V. tricolor L. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

Сем. Thymelaeaceae Juss.

Daphne mezereum L. – В подлеске еловых и мелколиственных лесов. Довольно редко.

Сем. Onagraceae Juss.

Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. – Опушки и поляны мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог, иногда в хвойных лесах (в том числе в ельниках с ключевым питанием), на переходных и лесных ключевых болотах. Довольно часто.

Circaea alpina L. – Еловые леса вдоль лесной дороги в южной части резервата. Довольно редко.

Epilobium montanum L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

E. palustre L. – Переходные болота. Довольно часто.

Сем. Apiaceae Lindl.

Aegopodium podagraria L. – Еловые и мелколиственные леса, иногда вдоль лесных дорог. Часто.

Angelica sylvestris L. – Еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота, иногда вдоль лесных дорог. Очень часто.

Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

Heracleum sibiricum L. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

Pimpinella saxifraga L. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

Thyselium palustre (L.) Raf. – Переходные болота, сырые и заболоченные хвойные и мелколиственные леса. Часто.

Сем. Pyrolaceae Dumort.

Pyrola chlorantha Sw. – Еловый лес на вершине холма. Единственное местонахождение.

P. minor L. – Хвойные и мелколиственные леса. Довольно часто.

P. rotundifolia L. – Хвойные и мелколиственные леса, иногда лесные ключевые болота, вдоль лесных дорог. Очень часто.

Orthilia secunda (L.) House – Хвойные (в том числе ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса. Очень часто.

Сем. Monotropaceae Nutt.

Hypopitys monotropa Crantz – Еловые и мелколиственные леса. Довольно редко.

Сем. Ericaceae Juss.

Andromeda polifolia L. – Верховые, реже лесные ключевые болота, заболоченные сосновые леса. Часто.

Calluna vulgaris (L.) Hull – Сосновые леса. Довольно часто.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench – Верховые болота, заболоченные сосновые леса. Часто.

Ledum palustre L. – Верховые болота, заболоченные сосновые леса. Часто.

Oxycoccus palustris Pers. – Верховые, переходные и лесные ключевые болота, заболоченные сосновые леса, ельники с ключевым питанием. Очень часто.

Vaccinium myrtillus L. – Хвойные и мелколиственные леса, иногда на верховых болотах (на кочках) и на лесных ключевых болотах у стволов деревьев. Очень часто.

V. uliginosum L. – Заболоченные сосновые леса, верховые болота, края переходных болот. Часто.

V. vitis-idaea L. – Хвойные (в том числе ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса, иногда на верховых и переходных болотах (на кочках). Очень часто.

Сем. Primulaceae Vent.

Androsace filiformis L. – Вдоль лесных дорог. Редко.

Lysimachia vulgaris L. – Сырые еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса. Часто.

Naumburgia thyrsoiflora (L.) Reichenb. – Переходные болота. Часто.

Trientalis europaea L. – Еловые (иногда с ключевым питанием) и мелколиственные леса, переходные болота, на лесных ключевых болотах у стволов деревьев. Очень часто.

Сем. Menyanthaceae Dumort.

Menyanthes trifoliata L. – Переходные и лесные ключевые болота, заболоченные еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса. Очень часто.

Сем. Boraginaceae Juss.

Myosotis cespitosa K.F. Schultz – Сырые и заболоченные еловые и мелколиственные леса, сырые и заболоченные участки лесных дорог. Часто.

M. palustris (L.) L. – Сырые и заболоченные еловые и мелколиственные леса, сырые и заболоченные участки лесных дорог. Часто.

Pulmonaria obscura Dumort. – Еловые и мелколиственные леса. Часто.

Сем. Lamiaceae Lindl.

Ajuga reptans L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Galeopsis tetrahit L. – Опушки и поляны мелколиственных лесов. Редко.

Lycopus europaeus L. – Края переходных болот. Часто.

Mentha arvensis L. – Берега лесных рек и ручьев. Довольно часто.

Prunella vulgaris L. – Опушки и поляны мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Сем. Scrophulariaceae Juss.

Euphrasia brevipila Burn. et Gremli – Вдоль лесных дорог. Часто.

E. vernalis List – На лесной дороге в северной части резервата; на перекрестке лесных дорог в северо-восточной части резервата. Довольно редко.

Melampyrum nemorosum L. – Опушки хвойных и мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог. Довольно часто.

M. pratense L. – Хвойные леса (в том числе заболоченные сосновые леса, иногда ельники с ключевым питанием), верховые и переходные болота. Очень часто.

M. sylvaticum L. – Хвойные и мелколиственные леса, лесные ключевые болота, вдоль лесных дорог. Очень часто.

Rhinanthus serotinus (Schoenh.) Oborny – Вдоль лесных дорог. Очень часто.

Scrophularia nodosa L. – Березняки. Довольно редко.

Veronica beccabunga L. – Вдоль сырого участка у лесной дороги в восточной части резервата. Редко.

V. chamaedrys L. – Опушки и поляны хвойных и мелколиственных лесов вдоль лесных дорог. Часто.

V. officinalis L. – Еловые и мелколиственные леса. Очень часто.

V. serpyllifolia L. – Лесные дороги. Довольно часто.

Сем. Lentibulariaceae Rich.

Utricularia minor L. – Обводненные участки переходных болот. Очень редко.

Сем. Plantaginaceae Juss.

Plantago major L. – Лесные дороги. Довольно часто.

Сем. Rubiaceae Juss.

Galium album Mill. – Опушки и поляны мелколиственных лесов. Довольно часто.

G. boreale L. – Еловые и мелколиственные леса. Часто.

G. odoratum (L.) Scop. – Сырой березняк в северной части резервата к северу от лесной дороги. Единственное местонахождение.

G. palustre L. – Сырые и заболоченные еловые и мелколиственные леса, переходные и лесные ключевые болота, берега лесных рек и ручьев, сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Очень часто.

G. triflorum Michx. – Осинник, в окне на границе с ельником в южной части резервата; хвойно-мелколиственный лес в южной части резервата; опушка березняка у бобровой запруды в восточной части резервата; рябинник на склоне оврага к востоку от лесной дороги в восточной части резервата; склон оврага на опушке ельника с липой; рябинник на северном склоне оврага к востоку от лесной дороги в восточной части резервата; еловый

лес к востоку от лесной дороги в восточной части резервата. Редко.

G. uliginosum L. – Лесные ключевые болота. Часто.

Сем. Caprifoliaceae Juss.

Linnaea borealis L. – Хвойные и мелколиственные леса, на лесных ключевых болотах у стволов деревьев. Очень часто.

Lonicera xylosteum L. – В подлеске еловых и мелколиственных лесов. Часто.

Сем. Viburnaceae Rafin.

Viburnum opulus L. – В подлеске еловых и мелколиственных лесов. Довольно часто.

Сем. Dipsacaceae Juss.

Knautia arvensis (L.) Coult. – Опушки и поляны мелколиственных лесов, лесные ключевые болота. Часто.

Сем. Campanulaceae Juss.

Campanula cervicaria L. – У лесной дороги в восточной части резервата; у развилки лесных дорог в юго-восточной части резервата; вдоль лесной дороги в юго-восточной части резервата. Очень редко.

C. patula L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

C. rotundifolia L. – Опушки и поляны мелколиственных лесов. Довольно часто.

Сем. Asteraceae Dumort.

Antennaria dioica (L.) Gaertn. – Сосновые леса. Довольно часто.

Bidens tripartita L. – Сырые и заболоченные хвойные и мелколиственные леса, края переходных болот, сырые и заболоченные участки вдоль лесных дорог. Часто.

Centaurea phrygia L. – Вдоль лесных дорог. Часто.

C. scabiosa L. – Вдоль лесной дороги в северной части резервата. Очень редко.

Cirsium heterophyllum (L.) Hill – Опушки и поляны еловых и мелколиственных лесов, иногда лесные ключевые болота. Очень часто.

C. oleraceum (L.) Scop. – Сырые еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Очень часто.

C. palustre (L.) Scop. – Сырые хвойные (в том числе ельники с ключевым питанием) и мелколиственные леса. Часто.

C. vulgare (Savi) Ten. – На лесной дороге в юго-восточной части резервата. Единственное местонахождение.

Crepis paludosa (L.) Moench – Сырые и заболоченные еловые (в том числе с ключевым питанием) и мелколиственные леса, лесные ключевые болота. Очень часто.

Erigeron acris L. – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

Gnaphalium uliginosum L. – Сырые участки лесных дорог. Довольно часто.

Hieracium incurrens Norrl.⁹ – Опушка березняка. Единственное местонахождение.

H. karelorum (Norrl.) Norrl. – Вдоль лесной дороги в восточной части резервата. Вдоль лесной дороги в северной части резервата. Очень редко.

H. lateriflorum Norrl. – Опушка березняка. Единственное местонахождение.

H. oistophyllum Pugsl. – Опушка березняка; вдоль лесной дороги в восточной части резервата. Очень редко.

H. pellucidum Laest. – Вдоль лесной дороги в восточной части резервата. Единственное местонахождение.

H. praetenerum (Almq. ex Dahlst.) Dahlst. – Опушка березняка. Единственное местонахождение.

H. umbellatum L. – Хвойные леса, опушки и поляны мелколиственных лесов, вдоль лесных дорог, единично на переходных болотах. Очень часто.

H. vulgatum Fries – Хвойные и мелколиственные леса. Часто.

Leontodon autumnalis L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

L. hispidus L. – Вдоль лесных дорог. Довольно часто.

Leucanthemum vulgare Lam. – Вдоль лесных дорог, реже опушки и поляны мелколиственных лесов. Часто.

Ligularia sibirica (L.) Cass. – Лесное ключевое таволговое болото к востоку от лесной дороги в восточной части резервата; лесное ключевое болото к западу от лесной дороги в восточной части резервата. Очень редко. ЛО.

Omalotheca sylvatica (L.) Sch. Bip. et F. Schultz – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

Picris hieracioides L. – Вдоль лесных дорог, реже опушки и поляны мелколиственных лесов. Часто.

Pilosella x floribunda (Wimm. et Grab.) Arv.-Touv. [*P. lactucella* x *P. caespitosa*] – Вдоль лесных дорог. Довольно редко.

P. officinarum F. Schultz et Sch. Bip. – Сосновые леса, вдоль лесных дорог. Часто.

Solidago virgaurea L. – Еловые и мелколиственные леса. Очень часто.

Tanacetum vulgare L. – Вдоль лесных дорог. Редко.

Taraxacum officinale Wigg. s.l. – Лесные дороги. Довольно редко.

Tussilago farfara L. – Вдоль лесных дорог, реже опушки и поляны мелколиственных лесов. Часто.

Литература

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов / под ред. Л. Андерссона, Н. М. Алексеевой. СПб.: «Победа», 2009. 258 с.

Глазкова Е. А., Бубырева В. А. Флора Кургальского полуострова. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. 164 с.

Доронина А. Ю. О распространении *Lathyrus laevigatus* (Fabaceae) в связи с новым местонахождением на востоке Ленинградской области (Подпорожский район, природный парк «Вепсский лес») // Вестник С.-Петербург. ун-та. 2008. Сер. 3. Вып. 3. С. 150–157.

Доронина А. Ю. Новые данные к уточнению границ ареалов некоторых видов сосудистых растений, найденных в 2008 г. на востоке Ленинградской области (Подпорожский и Тихвинский районы, природный парк «Вепсский лес») // Вестник ПГПУ им. С. М. Кирова. 2009а. Вып. 8. С. 3–12.

Доронина А. Ю. Новые данные о распространении сосудистых растений на востоке Ленинградской области (Подпорожский и Тихвинский

⁹ Виды родов *Hieracium* L. и *Pilosella* Vaill. определены А. Н. Сенниковым.

районы) // Вестник С.-Петербург. ун-та. 2009б. Сер. 3. Вып. 2. С. 22–33.

Доронина А. Ю., Носкова М. Г. Новые местонахождения охраняемых видов сосудистых растений в резерватах природного парка «Вепсский лес» (Ленинградская область) // Вестник С.-Петербург. ун-та. 2007. Сер. 3. Вып. 1. С. 49–55.

Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / под ред. А. Л. Буданцева, Г. П. Яковлева. М.: КМК, 2006. 799 с.

Красная книга природы Ленинградской области Т. 1. Особо охраняемые природные территории / под ред. Г. А. Носкова, М. С. Боч. СПб.: Акционер и К, 1999. 352 с.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы / под ред. Н. Н. Цвелева. СПб.: АНО НПО «Мир и Семья», 2000. 672 с.

Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы / под ред. Л. В. Бардунова, В. С. Новикова. М.: КМК, 2008. 854 с.

Природный парк «Вепсский лес» / под ред. Т. А. Поповой, И. А. Бычковой, Д. Н. Ковалева. СПб.: ГП ИПК «Вести», 2005. 344 с.

Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во С.-Петербург. госуд. химико-фармацевт. академии, 2000. 781 с.

Bern Convention / Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitat 19.9.1979.

Council Directive on the Conservation of Natural Habitats and of Wild Fauna and Flora 92/43/EEC of May 1992 // Official Journal of the European Communities L 206 (22/7/92). P. 0007–0050.

Doronina A. Flora of the Vepssky Forest nature park // 2nd European Congress of Conservation Biology «Conservation biology and beyond: from science to practice». Prague, 2009a. P. 165.

Doronina A. Lathyrus laevigatus (Waldst. et Kit.) in the Leningrad Region (Russian Federation) // 5th International Conference «Research and Conservation of Biological Diversity in Baltic Region». Daugavpils, 2009b. P. 38.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Доронина Анна Юрьевна

старший преподаватель, к. б. н.
ГОУ ВПО Санкт-Петербургский государственный университет, биолого-почвенный факультет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, Россия, 199034

эл. почта: baccador@mail.ru
тел.: (812)5244608, (921)3009248

Doronina, Anna

Botany Department, Faculty of Biology and Pedology,
St. Petersburg State University
7/9 Universitetskaya Nab., 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: baccador@mail.ru
tel.: (812)5244608, (921)3009248

УДК 582.32 : 552.2 (1-924.14/.16)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МХОВ НА ГОРНЫХ ПОРОДАХ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ФИНЛЯНДИИ

М. А. Бойчук¹, В. Я. Горьковец², М. Б. Раевская²

¹ *Институт биологии Карельского научного центра РАН*

² *Институт геологии Карельского научного центра РАН*

На территории восточной части Центральной Финляндии на различных по генезису и химизму горных породах выявлено 99 видов мхов. Приводятся геологические особенности района исследований и распределение видов мхов по группам пород. Наибольшим видовым разнообразием мхов отличаются эффузивные породы ультраосновного состава (68 видов), наименьшим – метасадочные кварциты (26). Почти все виды мхов имеют широкое географическое распространение на Земле.

Ключевые слова: виды, мхи, горные породы.

M. A. Boychuk, V. Ya. Gorkovets, M. B. Raevskaya. THE SPECIES DIVERSITY OF MOSSES ON ROCKS IN THE EASTERN PART OF CENTRAL FINLAND

99 moss species were found on the genetically and chemically diverse rocks in the eastern part of Central Finland. The geological characteristics of the study area, and the distribution of moss species by rock groups are presented. The highest moss species diversity was found on ultramafic effusive rocks (68 species), the poorest – on metasedimentary quartzites (26 sp.). Nearly all moss species are widely distributed over the Earth.

Key words: species, mosses, rocks.

Введение

В геологическом отношении территория восточной части Центральной Финляндии располагается в пределах Фенноскандинавского (Балтийского) щита – выступа докембрийского кристаллического фундамента в северо-западной части Восточно-Европейской платформы. В его строении принимают участие древние (от 3,5 до 1,2 млрд лет) метаморфические породы. Кристаллический фундамент часто перекрыт рыхлыми четвертичными отложениями, но местами выходит на дневную поверхность. Горные породы фундамента имеют раз-

личное происхождение и состав (минеральный и соответственно химический), что не может оказывать влияние на видовой состав различных организмов, в том числе и мхов, обитающих на их поверхности.

В бриологической литературе имеются сведения о приуроченности некоторых видов мхов Восточной Фенноскандии к скально-каменистому субстрату [Kotilainen, 1944; Абрамов, Волкова, 1998; Белкина, Лихачев, 1999; Laaka-Lindberg et al., 2009 и др.], но о конкретной связи «порода – мхи» известно немного [Pesola, 1928; Koronen, Suominen, 1965 и др.]. Целью данной работы явилось изучение видового

разнообразия мхов на различных горных породах восточной части Центральной Финляндии.

Материалы и методы

Полевые геологические и бриологические исследования проводились в 2005–2008 гг. на приграничной с Россией территории восточной части Центральной Финляндии на 6 участках (рис. 1): I – *Келлоярви* (Kellojärvi), II – *Типасъярви* (Tirasjärvi), III – *Сивакка-Лусиккаваара* (Sivakka-Lusikkavaara), IV – *Ямасъярви* (Jamasjärvi), V – *Онтоярви* (Ontojärvi), VI – *Валтимо* (Valtimo). По биогеографическому районированию Финляндии [Cajander, 1906] участки I, II, IV, V относятся к провинции *Ostrobotnia kajanensis* (Kainuu); III, VI – *Karelia borealis* (Pohjois-Karjala).

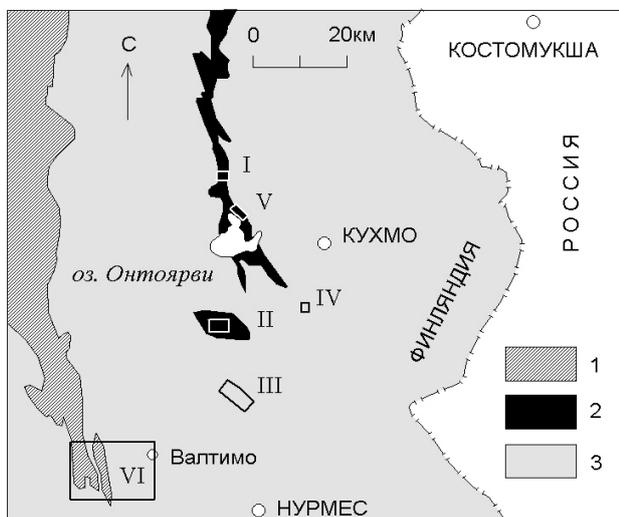


Рис. 1. Схема расположения участков (упрощенная геологическая основа – по: [Simonen, 1980]).

Ранний протерозой: 1 – слюдяные сланцы, гнейсы и кварциты пояса Кайнуу

Поздний архей: 2 – породы зеленокаменного пояса Кухмо; 3 – гнейсо-граниты, гранито-гнейсы и мигматиты по ним
Участки: I – Келлоярви; II – Типасъярви; III – Сивакка; IV – Ямасъярви; V – Онтоярви; VI – Валтимо

В районе исследований представлены позднеархейские и раннепротерозойские породы (см. рис. 1). Преобладают позднеархейские гнейсо-граниты, гранито-гнейсы и мигматиты. В виде субмериодональной полосы прослеживаются позднеархейские породы зеленокаменного пояса Кухмо. Раннепротерозойские слюдяные сланцы и кварциты, относящиеся к южной оконечности пояса Кайнуу, развиты ограниченно [Simonen, 1980].

Исходным материалом для образования наблюдаемых ныне пород были продукты вулканической деятельности (лавы и туфы) и песча-

но-глинистые осадки. На протяжении длительного периода своего существования породные комплексы претерпели сильные изменения под воздействием высоких температур (500–700 °С) и давлений (300–8000 бар), в результате чего произошла перекристаллизация минералов и формирование метаморфических пород в их современном облике. Однако такие породы сохраняют не только основные различия их первоначального химизма, но и признаки своего происхождения.

На исследуемой территории присутствуют разнообразные по происхождению и химическому составу породы. По генезису породы подразделяют на магматические (эффузивные – излившиеся на земную поверхность, интрузивные – не излившиеся, но внедрившиеся в земную кору) и осадочные. На данной территории породы интенсивно метаморфизованы, поэтому их называют с приставкой «мета» (метавулканиды, метаосадочные). По химизму (по содержанию SiO_2) породы подразделяют на ультраосновные (< 45 %), основные (45–52 %), средние (52–63 %), кислые (> 63 %).

На участке *Келлоярви* (рис. 2) в большом объеме присутствуют метаморфизованные ультраосновные лавы, в гораздо меньшем – металавы основного состава.

На участке *Типасъярви* (рис. 3) на дневную поверхность выходят не только метаморфизованные ультраосновные и основные лавы и прорывающие их интрузивные основные породы (габбро), но и металавы кислого состава, а также метаморфизованные осадочные породы – слоистые и тонко-ритмичнослоистые слюдяные сланцы.

На участке *Сивакка-Лусиккаваара* (рис. 4) преобладают гнейсы (биотитовые) и мигматиты по ним. Имеются металавы основного состава, граниты.

На участке *Ямасъярви* (рис. 5) широко распространены гранито-гнейсы и мигматиты по ним.

На участке *Онтоярви* (рис. 6) преобладают метаморфизованные лавы кислого состава, гнейсо-граниты и мигматиты по ним. Основные вулканиды и осадочные породы (кварцитопесчаники, слюдяные сланцы) развиты незначительно.

Участок *Валтимо* (рис. 7) включает целый комплекс пород – метаосадочные породы (слоистые слюдяные сланцы, филлиты и кварциты), гнейсо-граниты и мигматиты по ним, основные интрузивы (габбродолериты), кислые интрузивы (микроклиновые граниты).

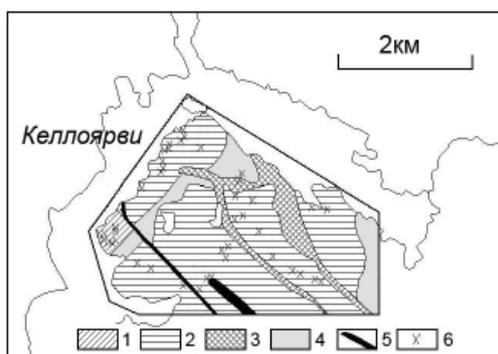


Рис. 2. Схематическая геологическая карта участка Келлоярви (по: [Parunen et al., 1998]):

1 – основные эффузивы; 2 – ультраосновные эффузивы; 3 – основные интрузивы (дайка габбро); 4 – кислые, основные эффузивы и осадочные породы; 5 – дайка пироксенитов; 6 – точки наблюдений



Рис. 3. Схематическая геологическая карта участка Типасъярви (по: [Geological map of Finland, 1993]):

1 – метаосадочные породы (сланцы); 2 – ультраосновные эффузивы; 3 – основные эффузивы; 4 – основные интрузивы (габбро); 5 – кислые эффузивы; 6 – точки наблюдений

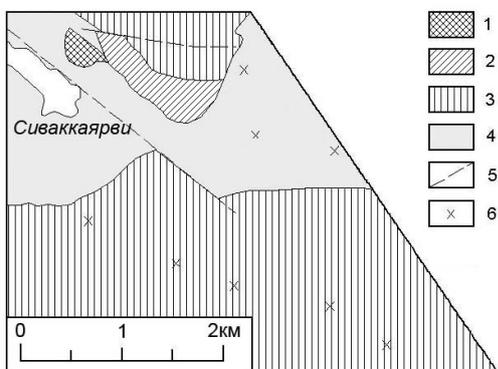


Рис. 4. Схематическая геологическая карта участка Сивакка-Лусиккаваара (по: [Geological map of Finland, 1993]):

1 – граниты; 2 – основные эффузивы; 3 – слюдяные (преимущественно биотитовые) гнейсы; 4 – мигматиты по гнейсам; 5 – тектонические разломы; 6 – точки наблюдений

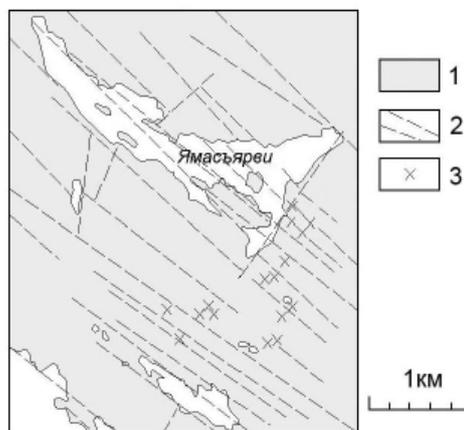


Рис. 5. Схематическая геологическая карта участка Ямасъярви:

1 – мигматиты по гранито-гнейсам; 2 – тектонические разломы; 3 – точки наблюдений

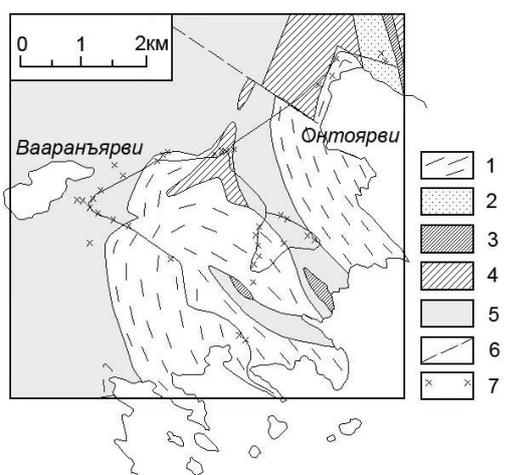


Рис. 6. Схематическая геологическая карта участка Онтоярви (по: [Нурппен, 1983]):

1 – кислые эффузивы; 2 – кварцитопесчаники; 3 – слюдяные сланцы; 4 – основные эффузивы; 5 – гнейсо-граниты и мигматиты; 6 – тектонические разломы; 7 – точки наблюдений

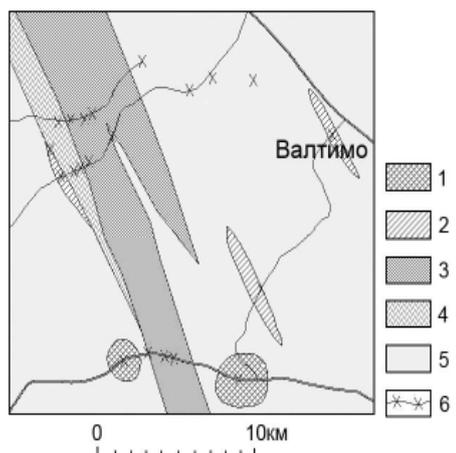


Рис. 7. Схематическая геологическая карта участка Валtimo:

1 – кислые интрузивы (микроклиновые граниты); 2 – основные интрузивы (дайки габбродолеритов); осадочные породы; 3 – слоистые слюдяные сланцы и филлиты, 4 – кварциты; 5 – гнейсо-граниты и мигматиты; 6 – точки наблюдений

Все перечисленные породы для анализа материалов по приуроченности мхов к ним были объединены в группы: эффузивные (ультраосновные, основные, кислые), интрузивные (основные, кислые), гнейсы и мигматиты, метаосадочные (сланцы и кварциты).

Эффузивные ультраосновные породы представлены лавами коматиитов, превращенных процессами метаморфизма в серпентиниты. Для химического состава ультраосновных пород характерно высокое содержание оксида магния (25–35 %) при низком – оксида кремния (45 %) и значительных колебаниях содержания оксидов кальция (3–15 %) и железа (6–11 %).

К *эффузивным основным* породам относятся лавы базальтов, превращенные процессами метаморфизма в амфиболовые сланцы. Основные вулканиды содержат оксиды кремния (48–52 %), магния (6–8 %), кальция (9–10 %) и железа (10–11 %).

Эффузивными кислыми породами являются лавы и туфы, превращенные процессами метаморфизма в кварц-полевошпатовые сланцы. По сравнению с предыдущими металавами, эти породы имеют большее содержание оксида кремния (67–77 %), но меньшее – оксидов магния (< 1 %), кальция (1,5–3,5 %) и железа (4 %).

Интрузивные основные породы включают амфиболиты, габбро и габбродолериты. По химизму основные интрузивы близки к основным эффузивам.

Интрузивные кислые породы преимущественно микроклиновыми гранитами. Для химического состава этих пород характерно высокое содержание оксида кремния (73–77 %), низкое – оксидов железа (< 3 %) и магния (< 1 %) при преобладании оксида калия над оксидом натрия и суммарной щелочности до 8 %.

Гнейсы относятся к глубокометаморфизованным породам. Они образуются за счет интенсивного изменения магматических и осадочных пород, при этом первичные признаки исходных пород не сохраняются. В районе исследований распространены биотитовые гнейсы. Обилие прожилков гранитного состава (кварц-полевошпат-микроклиновых) свидетельствует об усилении процессов мигматизации, что приводит к образованию *мигматитов*. По химизму мигматиты близки к гранитам. Содержание кремнезема в них может достигать 70 %, количество глинозема составляет 13–14 % при низкой железистости и магнезиальности.

Метаосадочные сланцы представлены кварц-биотитовыми и слоистыми слюдяными сланцами, образовавшимися за счет метаморфизма слоистых песчано-глинистых отложений.

Сланцы содержат оксиды кремния (60–68 %), алюминия (до 17 %), железа (6–8 %) и кальция (2–3 %).

Метаосадочные кварциты – это метаморфизованные зрелые осадки (кварцевые пески с незначительной долей глины). В них резко преобладает оксид кремнезема (до 90 %) при содержании глинозема около 10 % и крайне низких содержаниях всех остальных компонентов.

На 6 участках исследовано 124 коренных обнажения в условиях различной освещенности и влажности (в лесах, на обочинах дорог, по берегам озер). Преобладающий размер обнажений: длина – 7–15 м, ширина – 1–3 м, высота – 0,5–3 м. Сбор мхов проводился на обнажениях с различной степенью сформированности почвы (по: Белкина, Лихачев, 1999): на «голой» поверхности (без почвы), в трещинах и углублениях (с незначительным слоем мелкозема), на полках и уступах (со значительным слоем мелкозема или первичной почвы), а также с почвы сверху свисающих или снизу заползающих дерновинок. Собрано более 1500 образцов мхов. Определение мхов проводилось М. А. Бойчук, пород – В. Я. Горьковцом и М. Б. Раевской. Образцы мхов хранятся в Гербарии Карельского научного центра РАН (PTZ, г. Петрозаводск). Названия видов мхов приводятся по «Списку мхов Восточной Европы и Северной Азии» [Ignatov et al., 2006].

Результаты и обсуждение

В районе исследований на 6 участках на различных горных породах обнаружено 99 видов мхов (табл.): Келлоярви – 56 видов, Типасъярви – 75, Сивакка-Лусиккаваара – 34, Ямасъярви – 30, Онтоярви – 49, Валtimo – 53. Это составляет 15 % от флоры мхов Финляндии (651 вид: [Ulinen, Syrjänen, 2009]).

По таксономической структуре 99 выявленных видов относятся к 58 родам, 30 семействам, 12 порядкам, 5 классам. Ведущими семействами являются *Dicranaceae* (13 видов), *Grimmiaceae* (11 видов), *Polytrichaceae* (10 видов), *Brachytheciaceae* (9 видов).

Два вида оказались новыми для двух биогеографических провинций Финляндии [Ulinen, Syrjänen, 2009]. *Polytrichum hyperboreum* (новый для *Ostrobotnia kajanensis*) обнаружен в окрестностях г. Соткамо, восточнее берега оз. Типасъярви, у перекрестка дорог Кухмо-Валtimo и на Кутониemi на выходах эффузивных ультраосновных пород. *Brachythecium mildeanum* (новый для *Karelia borealis*) найден в 14,6 км на ю-з от Валtimo по дороге на Лоукко на выходах интрузивных основных пород.

Распределение видов мхов по породам

Виды мхов	Породы							
	Эффузивные (Э)			Интрузивные (И)		ГМ	Метаосадочные	
	у	о	к	о	к		С	К
<i>Amblystegium serpens</i>	1							
<i>Amphidium lapponicum</i>	1, 2							
<i>Andreaea rupestris</i>	1, 2	1, 2, 5	2	2, 3, 5, 6	3, 4, 5, 6	3, 4, 6	2, 5	
<i>Atrichum tenellum</i>						2, 6	6	
<i>Aulacomnium palustre</i>	1	1, 5	5	1, 2	5, 6	3	2, 6	6
<i>Bartramia pomiformis</i>	1, 2			3	3, 4	4		
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	1							
<i>Brachythecium albicans</i>	1		5	1, 2			2, 6	
<i>B. mildeanum</i>				6			2	
<i>B. rutabulum</i>							6	
<i>B. salebrosum</i>	1, 2		5	2, 6	5			
<i>Bryum moravicum</i>	2							
<i>Bucklandiella microcarpa</i>	1, 2	1, 2, 5	2, 5	2, 3, 5, 6	1, 3–6	3, 4, 6	2, 3, 5, 6	6
<i>Buxbaumia aphylla</i>							2	
<i>Calliergon cordifolium</i>							6	
<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>	1, 2							
<i>Ceratodon purpureus</i>	1, 2	1, 2, 5	2, 5	1, 2, 6	1, 5	3, 6	2, 3, 6	6
<i>Cynodontium strumiferum</i>	1, 2	2, 5		1, 2, 5	4, 5, 6	4, 6	5, 6	
<i>C. tenellum</i>	2	2, 5			4			
<i>Dicranella subulata</i>			5		5, 6	3, 6	2, 6	
<i>Dicranum brevifolium</i>	1							
<i>D. drummondii</i>	1	2, 5	2	2	4, 5			6
<i>D. flexicaule</i>	1, 2	1, 2, 5	2	2, 3	3, 4, 5	4, 6	2, 5, 6	6
<i>D. fragilifolium</i>	2	2		3				
<i>D. fuscescens</i>	1, 2	1, 2, 5	2	2, 5	4, 5, 6	4, 6	2, 5, 6	6
<i>D. majus</i>					4, 5, 6		6	6
<i>D. montanum</i>	1, 2	1, 2, 5		2, 3, 5, 6	3, 4, 6	3, 4, 6	2, 5, 6	6
<i>D. polysetum</i>	1, 2	1, 5	2, 5	2, 5, 6	5, 6	3, 4, 6	2, 5, 6	6
<i>D. scoparium</i>	1, 2	1, 2, 5	2, 5	2, 3, 6	1, 4, 5, 6	3, 4, 6	2, 3, 5, 6	6
<i>D. spurium</i>	1, 2	1		2, 5				
<i>D. undulatum</i>							5	
<i>Distichium capillaceum</i>		2						
<i>Ditrichum flexicaule</i>	1, 2							
<i>D. heteromallum</i>	1	1		2	1, 5, 6	3	2, 6	
<i>D. pusillum</i>						3		
<i>Encalypta streptocarpa</i>	2							
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	1, 2	2, 5						
<i>Fissidens osmundoides</i>	2							
<i>Grimmia elatior</i>	2							
<i>G. longirostris</i>	1, 2							
<i>G. muehlenbeckii</i>	1			2, 6				
<i>Hedwigia ciliata</i>	1, 2	1, 5		2		6		
<i>Herzogiella striatella</i>					4	4		6
<i>Heterocladium dimorphum</i>	1, 2			2		4		
<i>Homalia trichomanoides</i>	1							
<i>Hygrohypnella ochracea</i>						6		
<i>Hylocomium splendens</i>	1, 2	1, 2, 5	2, 5	2, 3	1, 3–6	4, 6	2, 6	6
<i>Hypnum cupressiforme</i>	2							
<i>Neckera pennata var. tenera</i>	2							
<i>Niphotrichum canescens</i>	1	1	2, 5	6	5, 6	3, 6	2, 6	6
<i>Oligotrichum hercynicum</i>			5	1, 3		3, 6	6	
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>					5			
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	1, 2	1, 2, 5		2, 3, 5	3, 4	3, 4, 6	5	6
<i>Philonotis fontana</i>			5					

Виды мхов	Породы							
	Эффузивные (Э)			Интрузивные (И)		ГМ	Метаосадочные	
	у	о	к	о	к		С	К
<i>Plagiothecium denticulatum</i>		1			4, 6			
<i>P. laetum</i>	1, 2	1, 2, 5	2	2, 3	3, 4, 5, 6	4, 6	2, 5	6
<i>Pleurozium schreberi</i>	1, 2	1, 2, 5	2, 5	2, 3, 5, 6	1, 3–6	3, 4, 6	2, 3, 5, 6	6
<i>Pogonatum dentatum</i>				2		3		
<i>P. urnigerum</i>	1	1, 5	5	2, 3, 6	5, 6	3, 6	6	
<i>Polia cruda</i>	1, 2	2, 5	2	3, 5	3, 6		2, 6	
<i>P. drummondii</i>					6			
<i>P. nutans</i>	1, 2	1, 2, 5	2, 5	2, 3, 5, 6	3, 4, 5, 6	3, 4, 6	2, 3, 5, 6	6
<i>P. prolifera</i>					6			
<i>P. wahlenbergii</i>						2		
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	1, 2	5	5	3	3, 4, 6		2, 6	
<i>P. longisetum</i>	2			3	3	6	2	6
<i>Polytrichum commune</i>	1, 2	1, 5	5	2	4, 5, 6	2, 3, 4, 6	2, 5, 6	6
<i>P. hyperboreum</i>	2							
<i>P. juniperinum</i>	1, 2	1, 2, 5	2, 5	2, 3, 5, 6	1, 3, 5, 6	3, 6	2, 3, 5, 6	6
<i>P. piliferum</i>	1, 2	1, 2, 5	2, 5	2, 5, 6	1, 5, 6	3, 6	2, 6	6
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	1							
<i>P. tectorum</i>	2							
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1	5	5	2, 5, 6	5		5, 6	6
<i>Pylaisia polyantha</i>				1				
<i>Racomitrium fasciculare</i>					4			
<i>Rhizomnium punctatum</i>	2							
<i>Sanionia uncinata</i>	1, 2	2, 5	5	1, 2, 6	3, 4, 6	4, 6	6	6
<i>Schistidium apocarpum</i>	1							
<i>S. boreale</i>	2							
<i>S. dupretii</i>	1	2						
<i>S. lancifolium</i>	1							
<i>S. papillosum</i>	1, 2	2, 5		2, 5				
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	2		5	1, 6	6		6	
<i>S. reflexum</i>	1, 2			1, 6	6		6	6
<i>S. starkei</i>		5	2	6				
<i>Scorpidium cossonii</i>	2							
<i>Sphagnum aongstroemii</i>				2				
<i>S. capillifolium</i>		1, 5	5	2	4, 5, 6	6	2, 5	6
<i>S. compactum</i>		2			6	6	6	
<i>S. fallax</i>		5				2, 3	2, 5, 6	
<i>S. girgensohnii</i>	1, 2	5	5	2	4, 5, 6	2, 3, 6	2, 6	
<i>S. quinquefarium</i>						4		
<i>S. russowii</i>		5	5	2	5	3, 6	5, 6	6
<i>Stereodon pallescens</i>	2				4	4		
<i>Straminergon stramineum</i>							6	
<i>Tetraphis pellucida</i>	2	2, 5			3, 4	4		
<i>Tetraplodon mnioides</i>				2	4, 5			
<i>Tortella tortuosa</i>	1, 2	2, 5						
<i>Warnstorfia fluitans</i>	1	5	5			2, 3, 6	6	
Всего: 99	68	44	33	48	47	43	45	26

Примечание. Породы: Эффузивные (Э): у – ультраосновные, о – основные, к – кислые; Интрузивные (И): о – основные, к – кислые; ГМ – гнейсы и мигматиты; Метаосадочные: С – сланцы; К – кварциты.

Участки: 1 – Келлоярви; 2 – Типасъярви; 3 – Сивакка и Лусиккаваара; 4 – Ямасъярви; 5 – Онтоярви; 6 – Валтимо.

Из 99 выявленных эпилитных видов мхов 76 видов являются факультативными, 23 – облигатными. Среди факультативных эпилитов на коренных породах встречаются виды, типичные для лесов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum girgensohnii* и др.), болот (*Aulacomnium palustre*, *Scorpidium cossonii*, *Sphagnum capillifolium*, *S. compactum*, *S. fallax*, *Warnstorfia fluitans* и др.), берегов водоемов (*Calliergon cordifolium*, *Fissidens osmundoides*, *Hygrohypnella ochracea*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Polytrichastrum longisetum*, *Rhizomnium punctatum* и др.) и нарушенных местообитаний (*Atrichum tenellum*, *Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranella subulata*, *Oligotrichum hercynicum*, *Polytrichum juniperinum* и др.). Облигатные эпилитные виды мхов произрастают на «голой» поверхности породы (*Andreaea rupestris*, *Grimmia muehlenbeckii*, *G. longirostris*, *Schistidium apocarpum*, *S. dupreti*, *S. lancifolium* и др.), в трещинах (*Amphidium lapponicum*, *Bartramia pomiformis*, *Cynodontium strumiferum*, *Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa*, *Pohlia cruda* и др.).

На магматических породах (метавулканитах) обнаружено 89 видов, из них на эффузивных – 78 (ультраосновных – 68, основных – 44, кислых – 33) и интрузивных – 60 (основных – 48, кислых – 47); метаморфических гнейсах и мигматитах – 43; метаосадочных породах – 47 (сланцах – 45, кварцитах – 26).

Сравнительный анализ парциальных бриофлор (в данном случае – флор мхов на рассматриваемых породах) показал, что по видовому составу бриофлора эффузивных ультраосновных пород наиболее близка к бриофлорам интрузивных и эффузивных пород основного состава (39 и 37 общих видов соответственно), а флора мхов кварцитов – к таковой интрузивных пород кислого состава (26 общих видов).

К индифферентным можно отнести 16 видов (*Aulacomnium palustre*, *Bucklandiella microcarpa*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum flexicaule*, *D. fuscescens*, *D. polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Niphotrichum canescens*, *Plagiothecium laetum*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. piliferum*, *Sanionia uncinata*), поскольку они обнаружены на всех исследованных породах различного генезиса и химизма.

В обоих полушариях отмечен 31 вид: *Amblystegium serpens*, *Andreaea rupestris*, *Aulacomnium palustre*, *Bartramia pomiformis*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *Buxbaumia aphylla*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum scoparium*, *Distichium capillaceum*, *Fissidens osmundoides*, *Grimmia longirostris*, *Hedwigia ciliata*, *Hylocomium*

splendens, *Hypnum cupressiforme*, *Philonotis fontana*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. laetum*, *Pleurozium schreberi*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia cruda*, *P. nutans*, *P. wahlenbergii*, *Polytrichastrum alpinum*, *P. longisetum*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. piliferum*, *Sanionia uncinata*, *Tetraplodon mnioides*, *Warnstorfia fluitans*.

Две трети выявленных видов (64) встречаются в Голарктике, которая охватывает большую часть северного полушария от Арктики до севера Мексики, северного края Сахары, Аравийского полуострова, Гималаев, юга Китая и Японии. Это *Amphidium lapponicum*, *Atrichum tenellum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium albicans*, *B. mildeanum*, *Bucklandiella microcarpa*, *Calliergon cordifolium*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Cynodonium strumiferum*, *C. tenellum*, *Dicranella subulata*, *Dicranum brevifolium*, *D. drummondii*, *D. flexicaule*, *D. fragillifolium*, *D. fuscescens*, *D. majus*, *D. montanum*, *D. polysetum*, *D. spurium*, *D. undulatum*, *Ditrichum flexicaule*, *D. heteromallum*, *D. pusillum*, *Encalypta streptocarpa*, *Eurynchiastrum pulchellum*, *Grimmia elatior*, *G. muehlenbeckii*, *Heterocladium dimorphum*, *Homalia trichomanoides*, *Hygrohypnella ochracea*, *Niphotrichum canescens*, *Oncophorus wahlenbergii* и др.

Только европейским типом ареала характеризуется *Herzogiella striatella*, евразийским – *Dicranum drummondii*, европейско-американским – *Heterocladium dimorphum*. Распространение *Bryum moravicum* пока остается неясным из-за различий в понимании объема вида.

Заключение

На территории восточной части Центральной Финляндии на горных породах различного генезиса и химизма выявлено 99 видов мхов.

Наибольшим видовым разнообразием мхов отличаются эффузивные породы ультраосновного состава (68 видов), что можно объяснить особенностями их химизма (высоким содержанием оксидов магния, кальция, железа), а также повышенной скоростью выветривания. Самыми бедными оказались метаосадочные кварциты (26 видов), которые почти полностью состоят из оксида кремния.

Почти все выявленные виды (95 из 99) имеют широкое географическое распространение на Земле (биполярное и голарктическое).

Данная работа проводилась в рамках российско-финляндского проекта «Connections of bedrock, soils, soil fauna, forest structure and vegetation in boreal forests».

Авторы выражают глубокую признательность R. Heikkilä (Finnish Environment Institute SYKE,

Joensuu, Finland) и G. Várkonyi (Friendship Park Research Centre, Kuhmo, Finland) за организацию полевых работ; М. С. Игнатову, Е. А. Игнатовой (ГБС РАН, г. Москва), И. В. Чернядьевой (БИН РАН, г. С.-Петербург) – за критическую проверку и определение некоторых образцов мхов (из родов *Brachythecium*, *Schistidium*, *Pohlia*); О. Соколан (ИГ КарНЦ РАН, г. Петрозаводск) – за выполнение картографических работ.

Литература

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // *Arctoa*. 1998. Vol. 7, suppl. 1. 390 p.

Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Скальная бриофлора гор Мурманской области // Флора и растительность Мурманской области. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 1999. С. 31–54.

Cajander A. K. *Melan Suomen kasvio*. Ed. 5 // *Suomalaisen Kirjallisuuden Seuran toimituksia*. 1906. Vol. 53, N 3. P. 1–764.

Geological map of Finland Pre-Quaternary Rocks, sheet 4322. 1993.

Hyppönen V. *Geological Map of Finland 1 : 100 000*. Explanation to the Maps of Pre-Quaternary Rocks, sheets 4411, 4412 and 4413 // *Geological Survey of Finland*. 1983. 60 p.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

Koponen T., Suominen J. Mosses from the rock faces in Lammi commune, southern Finland // *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*. 1965. N 41. P. 42–58.

Kotilainen M. J. Über flora und vegetation der basischen felsen im ostlichen Fennoskandias // *Ann. Bot. Fenn. Vanamo*. 1944. Vol. 20, N 1. P. 1–199.

Laaka-Lindberg S., Anttila S., Syrjänen K. *Suomen uhanalaiset sammalet*. Helsinki: Suomen ympäristökeskus, 2009. 347 p.

Papunen H., Halkoaho T., Tulenheimo T., Liimatainen J. Excursion to the Kuhmo Greenstone Belt // *Geological Survey of Finland, Special Paper 26*. Turku, 1998. P. 91–106.

Pesola V. A. Kalsiumkarbonaatti kasvimaan-tieteellisenä tekijänä Suomessa (Calcium carbonate as a factor in the distribution of plants in Finland). Helsinki, 1928. 246 p.

Simonen A. *Prequaternary rocks of Finland*. Geological map 1 : 1 000 000. 1980.

Rassi P., Alanen A., Kanerva T., Mannerkoki I. *Suomen lajien uhanalaisuus / Helsinki: Suomen lajien uhanalaisuus*, 2001. 432 p.

Ulvinen T., Syrjänen K. *Suomen sammalten levinneisyys eliömaakunnissa // Suomen uhanalaiset sammalet / Eds. Laaka-Lindberg S., Anttila S., Syrjänen K.* Helsinki: Suomen ympäristökeskus, 2009. P. 309–342.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бойчук Маргарита Арсеньевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: boychuk@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Горьковец Валентин Яковлевич

ведущий научный сотрудник, д. г.-м. н.
Институт геологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: gorkovet@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 785753

Раевская Марианна Борисовна

старший научный сотрудник, к. г.-м. н.
Институт геологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: raevskaya@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 785753

Boychuk, Margarita

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: boychuk@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Gorkovets, Valentin

Institute of Geology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: gorkovet@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 785753

Raevskaya, Marianna

Institute of Geology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: raevskaya@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 785753

УДК 574.2; 58.02; 581.52

ЭКОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ НА ПРИБРЕЖНЫХ СКАЛАХ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

А. В. Сони́на, М. В. Мелентьев, А. Н. Антонова

Петрозаводский государственный университет

Проведен экотопический анализ прибрежной лишенобиоты Кандалакшского залива Белого моря. Исследованы скальные монолиты и валунные образования. Между урезом воды моря и почвенно-растительным комплексом в пределах четырех зон выделено десять типов экотопов. У уреза воды (первая зона) и вблизи почвенно-растительного комплекса (четвертая зона) условия на скальных выходах и валунах более однородные, и выделяется только 1–2 типа экотопов, которые осваивают ограниченное число видов лишайников. Тогда как во второй и третьей зонах отмечается большое экотопическое (6 типов экотопов) и соответственно видовое разнообразие лишайников (около 80 видов). Проведенный анализ показал, что на исследованной территории из 10 типов экотопов на основании сходства или отличия характеристик среды можно выделить 6 объединенных групп типов экотопов.

Ключевые слова: Кандалакшский залив Белого моря, прибрежные лишайники, эколого-ценотический анализ, группы экотопов.

A. V. Sonina, M. V. Melentjev, A. N. Antonova. HABITAT DISTRIBUTION OF LICHEN SPECIES ON COASTAL ROCKS OF THE GULF OF KANDALAKSHA, WHITE SEA

Habitat distribution analysis of coastal lichens of the Kandalaksha Bay of the White Sea has been conducted. Lichens cover of rock monoliths and boulders has studied. Ten types of ecotops has identified between the water's edge of the sea and soil-vegetable complex within the four zones. At the water's edge (first zone) and near the soil-vegetable complex (fourth zone) environments on rock monoliths and boulders ere more homogeneous and only 1–2 types of ecotops were distinguished. A limited number of lichen species inhabits in the ecotops. Whereas, six types of ecotops are distinguished in the second and third zones. The 80 species of lichens inhabit in these zones. According to analysis six groups of types of ecotops from the 10 types of ecotops have distinguished within the studied areas.

Key words: Kandalaksha Bay of the White Sea, coastal lichens, habitat distribution analysis, types of ecotops.

Приморские скальные берега, располагаясь на границе водной и наземной сред обитания биоты, представляют собой разноуровневую динамическую систему, демонстрирующую многообразие взаимодействий организмов с факто-

рами среды. Одними из постоянных элементов биоты скальных берегов являются лишайники, которые в зависимости от экологических особенностей вида и типа субстрата в разной степени участвуют в освоении приморских скальных

территорий. В последнее время опубликованы работы по изучению видового разнообразия и особенностей в распространении лишайников прибрежных территорий Кандалакшского залива Белого моря [Гимельбрант и др., 2001; Жданов, Дудорева, 2003; Сони́на, Мелентьев, 2008]. Слабоизученным остается вопрос выявления стратегий освоения прибрежных территорий лишайниками в условиях постоянной нестабильности. В то время как эти сведения расширяют представления о географических ареалах отдельных видов лишайников.

Цель данной работы – выявление видового разнообразия лишайников прибрежных скал в связи с их приуроченностью к определенным местообитаниям с учетом их экологических возможностей.

Район исследования, материалы и методы

Исследование выполнено на беломорском побережье Кандалакшского залива в пределах двух административных областей – северной части Республики Карелия (Лоухский район) и Мурманской области. Скальные местообитания прибрежных лишайников представлены выходами монолитных кристаллических пород магматического происхождения в виде амфиболитов, полосчатых гнейсов [Игнатьев и др., 1980], которые полого опускаются в море в верхней части зоны литорали (мыс Карте́ш, пос. Чупа Лоухского района, г. Кандалакша Мурманской области) или в виде окатанных морем валунов, крупных каменных глыб и гальки, слагающих приливно-отливную зону (пос. Лувенга Мурманской области) (рис. 1).

Оценку видового разнообразия лишайников и особенностей распространения лишайников в условиях береговых скальных образований проводили отработанным на онежских берегах методом трансект [Фадеева, Сони́на, 2007]. Трансекты прокладывали от линии уреза воды до сформированного почвенно-растительного комплекса. Через 0,5 или 1,0 м (в зависимости от степени развития лишайникового покрова) закладывали учетные площадки (рамка 10 x 20 см) для описания состава и структуры лишайникового покрова. На каждой площадке отмечали число видов лишайников, проективное покрытие отдельных видов, общее и/или суммарное проективное покрытие видов в описании, экотопические характеристики. Для характеристик экотопов были использованы следующие показатели: расстояние от линии уреза воды (м), структура скального субстрата (степень структурированности поверхности породы, ее целостность или трещиноватость) (баллы от 1

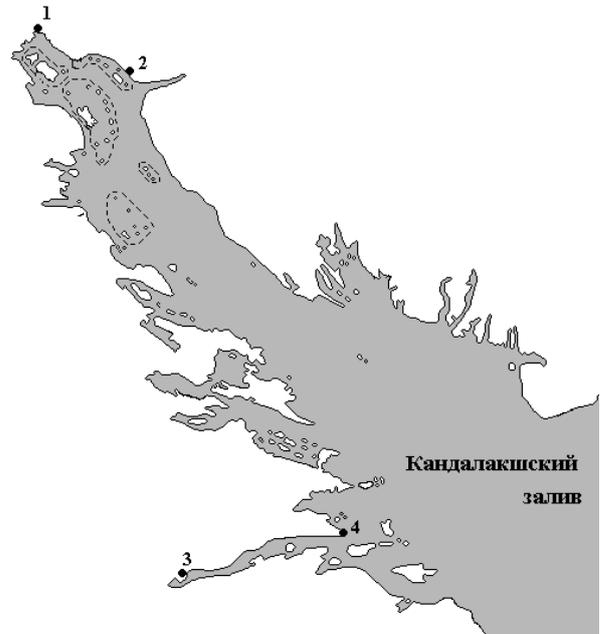


Рис. 1. Место исследования: 1 – г. Кандалакша, 2 – пос. Лувенга, 3 – пос. Чупа, 4 – мыс Карте́ш

до 6) [Фадеева, Сони́на, 2007]. Всего проложено 24 трансекты, описан лишайниковый покров на 700 учетных площадках. Собранные образцы лишайников хранятся в гербарии кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета (PZV).

Для сравнения лишайнобиот разных экотопов использовали коэффициент сходства Серенсена-Чекановского (K_{SC}).

Результаты и обсуждение

Всего на исследованной территории выявлено 92 вида лишайников, которые относятся к 40 родам и 20 семействам. Среди видов, выявленных на территории Карелии, десять впервые приводятся для биогеографической провинции Карелия Керетская [Фадеева и др., 2007]: *Acarospora fuscata* (Nyl.) Arnold, *Bellemeria cinereorufescens* (Ach.) Clauzade et Cl. Roux, *Catapyrenium cinereum* (Pers.) Körb., *Lecanora umbrina* (Ach.) A. Massal., *Lecidea plana* (J. Lahm.) Nyl., *Porpidia crustulata* (Ach.), *Rhizocarpon eupetraeum* (Nyl.) Arnold, *R. geminatum* Körb., *R. hochstetteri* (Körb.) Vain., *R. viridiatrum* (Wulfen) Körb. Два вида, *Acarospora molibdina* (Wahlenb. in Ach.) A. Massal. и *Rhizocarpon leptolepis* Anzi. впервые приводятся для территории Карелии.

Опыт изучения лишайнобиоты прибрежных скал показывает, что влияние водоема (реки, озера, моря), главным образом, сезонное изменение уровня воды и действие прибоя являются ведущим фактором для формирования

лишайникового покрова [Сонина, Фадеева, 1998, 1999; Сонина, 2000; Сонина и др., 2000]. Водоем, кроме распределения влаги, влияет на характер структурированности поверхности скального субстрата (рис. 2). Так, по мере удаления от линии уреза воды, субстрат переходит от сглаженного мелкозернистого к средне- и крупнозернистому с хорошо сформированными ямками, кавернами, что создает удобную нишу для поселения лишайников.

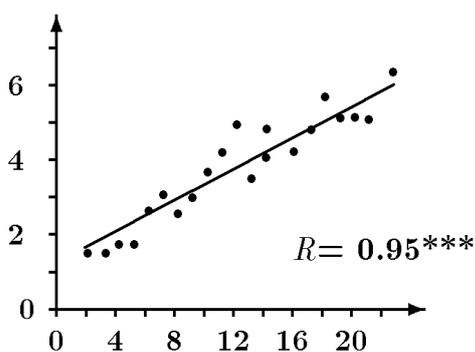


Рис. 2. Степень структурированности поверхности субстрата в зависимости от расстояния от линии уреза воды (по оси абсцисс – расстояние от линии уреза воды, м, по оси ординат – степень структурированности поверхности, баллы)

И на приморских исследованных скалах важными экотопическими характеристиками для лишайников являются удаленность от линии уреза воды, отмеченной при самом низком отливе, и сила влияния моря, которая связана с высотой приливов и действием прибойной волны. На исследованных территориях лишайники встречаются в верхней части литорали (приливо-отливная зона) и на супралиторали. Лишайниковый покров ограничен со стороны литорали сообществами водорослей с доминированием фукуса, а в верхней части супралиторали – растительными сообществами с преобладанием в древостое сосны (*Pinus sp.*) и березы (*Betula sp.*), в кустарничковом ярусе – брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), водяники (*Empetrum nigrum*), и в мохово-лишайниковом ярусе – листостебельных мхов и кустистых видов лишайников, в основном рода *Cladonia* [Сонина, Мелентьев, 2008].

Распространение лишайников на отдельных участках скал зависит как от силы влияния водоема, так и от свойств субстрата. Эти характеристики легли в основу выделения типов экотопов. В зависимости от удаленности от линии уреза воды и структуры лишайникового покрова на прибрежных скальных образованиях выделяются 4 зоны [Сонина, Мелентьев, 2008].

В первой зоне (верхняя часть литорали) на всех исследованных каменистых образова-

ниях (моноклитные скальные выходы, валуны) выделяется один тип экотопа (экотоп I) (табл.). Развитие лишайникового покрова в этой зоне зависит от периодичности затопления. Данный экотоп осваивается небольшой группой лишайников: *Lichina confinis*, *Verrucaria maura*, *Verrucaria ceuthocarpa* типичных галофитов [Жданов, Дудорева, 2003; Santesson et al., 2004]. Эти виды встречаются только в данном типе экотопа.

Вторая зона (нижняя часть супралиторали) на всех исследованных берегах характеризуется слабо структурированным субстратом, который подвергается заливанью водой, главным образом, во время штормов. В пределах этой зоны выделены три типа экотопов (экотопы II, III, IV) (см. табл.). Каждый из типов экотопов отличается по силе влияния моря. Так, тип экотопа II – прибрежные скалы мыса Картеш, расположенные таким образом, что оказываются защищенными от господствующих ветров, полого опускаются в море, имея угол наклона 40–20°, и потому не испытывают жесткого влияния штормовой волны. В таких условиях обитает большая группа лишайников (до 19 видов) (см. табл.).

Тип экотопа III выделен на скалах в окрестностях пос. Чупа и г. Кандалакша. Скальные берега имеют крутой склон, (угол наклона составляет не менее 80°), в силу чего прибойная волна оказывает жесткое воздействие. Данные условия не позволяют сформироваться сомкнутому лишайниковому покрову, такие экотопы может осваивать лишь небольшая группа лишайников, таких как *Acaraspora molibdina*, *Caloplaca scopularis* (см. табл.). Эти виды, как и обитатели первой зоны – типичные галофиты [Santesson et al., 2004], однако в данных местообитаниях они формируют мелкие талломы, заселяя небольшие углубления, трещины в субстрате, что позволяет им избежать охлестывающего влияния волны.

Тип экотопа IV выделен на валунах близ пос. Лувеньга. В рассматриваемой зоне валуны разных размеров частично погружены в илистый грунт, на котором начинает формироваться луговая приморская растительность с преобладанием *Plantago maritima* L. Субстрат может быть от мелкозернистого до крупнозернистого, валуны в период штормов полностью или частично затапливаются. На мелких заливаемых камнях лишайники не встречаются. Небольшая группа лишайников поселяется на валунах, вершины которых не покрываются обычно водой (см. табл.). Здесь можно встретить такие виды, как *Lecanora helicopsis*, *L. polytropa*, *Melanelia panniformis*. Эти виды не являются типичными галофитами, в данных условиях не образуют сомкнутого лишайникового покрова.

Видовое разнообразие прибрежных лишайников и их встречаемость по экотопам

Виды лишайников	Типы экотопов									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Acarospora amphibola</i> Wedd.		+								
<i>A. fuscata</i> (Nyl.) Arnold		+		+				+		
<i>A. hospitans</i> H.Magn					+			+		
<i>A. molibdina</i> (Wahlenb. in Ach.) A. Massal.		+	+							
<i>A. sinopica</i> (Wahlenb.) Körb.										
<i>Arctoparmelia incurva</i> (Pers.) Hale										+
<i>Aspicilia cinerea</i> (L.) Körb.					+					
<i>Baeomyces rufus</i> (Huds.) Rebert.										+
<i>Bellemerea alpina</i> (Sommerf.) Clauzade et Roux					+			+		
<i>B. cinereorufescens</i> (Ach.) Clauzade et Roux					+					
<i>Bryoria fuscescens</i> (Gueln.) Brodo & D. Hawksw.								+		+
<i>Caloplaca scopularis</i> (Nyl.) Lettau.			+							
<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.		+			+	+				+
<i>Catapyrenium cinereum</i> (Pers.) Körb.+		+			+					
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.							+		+	
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.							+		+	
<i>C. bacilliformis</i> (Nyl.) Glück.									+	
<i>C. botrytes</i> (K. G. Hagen) Willd.							+		+	
<i>C. cenotea</i> (Ach.) Schaer.							+		+	
<i>C. chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.									+	
<i>C. coccifera</i> (L.) Willd.							+		+	
<i>C. coniocraea</i> (Flörke) Spreng.							+		+	
<i>C. cornuta</i> (L.) Hoffm.							+		+	
<i>C. crispata</i> (Ach.) Flot.							+		+	
<i>C. deformis</i> (L.) Hoffm.							+		+	
<i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.							+		+	
<i>C. furcata</i> (Huds.) Schrad.							+		+	
<i>C. gracilis</i> (L.) Willd.							+		+	
<i>C. ochrochlora</i> Flörke									+	
<i>C. phyllophora</i> Hoffm.									+	
<i>C. pleurota</i> (Flörke) Schaer.							+		+	
<i>C. pyxidata</i> (L.) Hoffm.							+		+	
<i>C. rangiferina</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.							+		+	
<i>C. stellaris</i> (Oriz) Pouzar et Vězda									+	
<i>C. subulata</i> (L.) Weber ex F. N. Wigg.									+	
<i>C. uncialis</i> (L.) Weber ex F. N. Wigg.							+		+	
<i>Diploshistes scruposus</i> (Schieb) Norman.										+
<i>Ephebe lanata</i> (L.) Vain.		+			+					
<i>Flavocetraria nivalis</i> (L.) Kärnefelt et Thell							+		+	
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.										+
<i>Immersaria cupreoatra</i> (Nyl.) Calat/ et Rambold								+		
<i>Lecanora dispersa</i> (Pers. Sommerf)								+		
<i>L. helicopsis</i> (Wahlenb.) Ach.				+		+				
<i>L. intricata</i> (Ach.) Ach.				+				+		
<i>L. polytropha</i> (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh.		+			+	+		+		+
<i>L. umbrina</i> (Ach.) A. Massal.						+				
<i>Lecidea plana</i> (J. Lahm) Nyl								+		
<i>L. lithophyla</i> (Ach.)						+		+		
<i>Lecidella anomaloides</i> (A. missal) Hertel & H.K.Kilias						+				
<i>Lepraria</i> sp.					+				+	+
<i>Lichina confinis</i> (O. F. Müll.) C. Agardh.	+									
<i>Melanelia hepatizon</i> (Ach.) Thell					+					+
<i>M. panniformis</i> (Nyl.) Essl.				+	+					
<i>M. stygia</i> (L.) Essl.					+	+				+

Виды лишайников	Типы экотопов									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Mycoblastus sanguinarius</i> (L.) Nirman						+				
<i>Neofuscelia pulla</i> (Ach.) Essl.						+				
<i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach.										+
<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.										+
<i>P. leucophlebia</i> (Nyl.) Gyeln.							+		+	+
<i>P. malacea</i> (Ach.) Funck							+		+	
<i>P. scabrosella</i> Holt.-Hartw.									+	+
<i>Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.					+					
<i>Phaeophyscia ciliata</i> (Hoffm.) Moberg						+				
<i>P. orbicularis</i> (Necker)					+					
<i>P. sciastra</i> (Ach.) Moberg		+			+			+		
<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Fűrnr.		+			+	+		+		
<i>P. dubia</i> (Hoffm.) Lettau		+			+			+		
<i>P. subalbinea</i> Nyl.						+				
<i>Porpidia cinereoatra</i> (Ach.) Hertel & Knoph.								+		+
<i>P. glaucophaea</i> (Körb.) Hertel et Knoph					+			+		
<i>P. crustulata</i> (Ach.) –								+		+
<i>Protoparmelia badia</i> (Hoffm.) Hafellner		+			+	+				+
<i>Pseudephebe pubescens</i> (L.) M. Choisy		+			+			+		
<i>Rhizocarpon eupetraeum</i> (Nyl.) Arnold						+		+		
<i>R. geminatum</i> Körb.		+			+			+		
<i>R. geographicum</i> (L.) DC.		+			+			+		+
<i>R. hochstetteri</i> (Körb.) Vain.						+				+
<i>R. leptolepis</i> Anzi		+			+			+		+
<i>R. reductum</i> Th. Fr.						+		+		
<i>R. viridiatrum</i> (Wulfen) Körb.		+			+			+		+
<i>Squamarina cartilaginea</i> (Wirth) P. James in Hawksworth.		+								
<i>Stereocaulon grande</i> (H. Magn.) H. Magn.							+		+	
<i>S. paschale</i> (L.) Hoffm.									+	
<i>Umbilicaria deusta</i> (L.) Baumg.					+			+		+
<i>U. hyperborea</i> (Ach.) Hoffm.					+	+		+		+
<i>U. polyphilla</i> (L.) Baumg.						+		+		
<i>U. proboscidea</i> (L.) Schrad.					+			+		+
<i>U. torrefacta</i> (Lightf.) Schrad.		+			+	+		+		+
<i>Verrucaria ceuthocarpa</i> Wahlenb.	+									
<i>Verrucaria maura</i> Wahlenb. in Ach.	+									
<i>Xanthoparmelia conspersa</i> (Ach.) Hale									+	+
<i>Xanthoria candelaria</i> (L.) Th. Fr.		+		+						
Всего	3	19	2	5	28	19	20	28	30	26

Примечание. Типы экотопов: I – первая зона, затапливается во время приливов, голый каменистый субстрат (монолиты, валуны), субстрат слабо структурированный, сглаженный; II – вторая зона, голый каменистый субстрат, пологие скалы, субстрат слабо структурированный, сглаженный; III – вторая зона, голый каменистый субстрат монолитов, угол наклона 80°, субстрат структурированный (мелко-, среднезернистый), трещины, каверны; IV – вторая зона, незаливаемые или периодически заливаемые верхние участки валунов, субстрат структурированный (мелко-, средне-, крупнозернистый); V – третья зона, голый скальный субстрат горизонтальных поверхностей на береговых монолитах, субстрат структурированный (средне-, крупнозернистый); VI – третья зона, вертикальные поверхности валунов разных экспозиций, горизонтальные уступы, субстрат структурированный (крупнозернистый); VII – третья зона, фрагменты наносной почвы на скальных монолитах; VIII – третья зона, голый скальный субстрат, освобожденный от наносной почвы; IX – четвертая зона, наносная почва; X – третья, четвертая зоны, горизонтальные поверхности валунов, субстрат структурированный (крупнозернистый).

Третья зона на исследованных приморских берегах не испытывает прямого действия со стороны водоема, возможно лишь ее частичное захлестывание брызгами воды во время сильных штормов. Эта зона занимает пограничное положение между участками, где, с одной сто-

роны, формирование лишайникового покрова определяется влиянием моря, а с другой стороны, сказывается влияние почвенно-растительного комплекса, что позволяет рассматривать данные участки как экотон [Сонина, 2006]. Разнообразие условий в этой зоне определяется

прежде всего многообразием субстратных условий: степень зернистости, наличие трещин и сколов породы, наличие наносной почвы, что создает широкий спектр экотопов, пригодных для развития высших растений и лишайников эпилитной и эпигейной экологических групп. На основании чего выделено несколько типов экотопов (V–VIII).

Тип экотопа V – горизонтальные поверхности скальных фрагментов на береговых монолитах мыса Картеш, пос. Чупа, г. Кандалакша, которые располагаются последовательно за второй зоной. Лишайниковый покров экотопа отличается разнообразием видов, которые принадлежат к разным жизненным формам, и характеризуется высокими показателями суммарного проективного покрытия (до 100 %). В данном экотопе доминируют виды *Melanelia panniformis*, *Umbilicaria torrefacta*, *Phaeophyscia sciastra*, *Physcia caesia*, виды рода *Rhizocarpon* (см. табл.).

Тип экотопа VI выделен в пределах валунов, которые с удалением от линии уреза воды расположены на приморских лугах пос. Лувеньга. Местообитанием для лишайников являются вертикальные поверхности валунов и горизонтальные уступы разных экспозиций, расположенные на высоте 1,0–1,5 м от почвы. Скальный субстрат данного экотопа хорошо структурирован (средне-, крупнозернистый), участки скальной поверхности достаточно подняты над землей, чтобы не быть затененными высшими растениями. В зависимости от экспозиции скальной поверхности и положения относительно моря и леса, в лишайниковом покрове доминируют либо виды лишайников листоватых жизненных форм: *Parmelia saxatilis*, *Physcia caesia*, *Melanelia stygia*, когда сторона валуна обращена к лесу, либо накипные и умбиликатные экоморфы лишайников, таких как *Protoparmelia badia*, *Rhizocarpon hochstetteri*, *Rhizocarpon geminatum*, *Umbilicaria torrefacta*, когда сторона валуна обращена к морю (см. табл.). В данном случае экспозиция, вероятно, имеет значение для поступления и закрепления диаспор лишайников (вегетативных пропагул или спор).

Тип экотопа VII – это наносная почва на скальных монолитах (мыс Картеш, пос. Чупа, г. Кандалакша). Лишайники, заселяющие такие экотопы, относятся к эпигейной экологической группе и представляют собой группу листоватых и кустистых биоморф типичных лесных видов, например: *Cladonia uncialis*, *C. arbuscula.*, *Cetraria islandica* (см. табл.).

Тип экотопа VIII связан с предыдущим типом. В период сильных штормов или весеннего схода снега почвенные фрагменты (тип экотопа VII)

потоком воды могут быть снесены со скальной поверхности. Это приводит к периодическому появлению голых скальных участков, которые заново начинают заселяться накипными видами лишайников, в основном родов *Rhizocarpon*, *Lecanora*, *Acarospora* (см. табл.).

Четвертая зона – участки на исследованных скалах, примыкающие к сформированным на почвенном покрове растительным сообществам. Исследованные участки этой зоны наиболее удалены от линии уреза воды, не подвержены прямому влиянию со стороны моря. Условия на таких участках более стабильные, чем в пределах предыдущей зоны и формируются под влиянием примыкающей растительности. В пределах исследованной территории по характеристикам среды выделяются два типа экотопов (IX–X).

Тип экотопа IX выявлен на прибрежных монолитных скалах (мыс Картеш, пос. Чупа, г. Кандалакша) и представляет собой фрагменты наносной почвы, которая удерживается на скальном субстрате в трещинах, углублениях, сколах породы. Среди лишайников здесь преобладают типичные лесные виды эпигейной экологической группы, представители родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Flavocetraria*, *Peltigera* (см. табл.).

Тип экотопа X выделен на валунах, расположенных в третьей и четвертой зонах в районе пос. Лувеньга. Это горизонтальные поверхности камней, которые характеризуются хорошо структурированным субстратом, наличием мелких сколов породы, трещин. Кроме того, такие валуны активно посещаются морскими птицами. Поэтому в данных экотопах создаются благоприятные условия для поселения нитрофильных эпилитных лишайников, таких как *Physcia caesia*, *P. dubia*, *Xanthoria candelaria*. Данные виды являются облигатными нитрофилами и эвритопами [Moberg, 1977; Purvis et al., 1992]. В такого рода экотопах встречаются также эпилитные виды – типичные обитатели лесной зоны, как например, *Peltigera leucophlebia*, *P. malacea*, *Parmelia saxatilis*, *Xanthoparmelia conspersa*, *Umbilicaria torrefacta* (см. табл.).

Исследование позволяет распределить экотопы в эколого-динамический ряд вдоль трансекты от линии уреза воды до растительного комплекса по значениям характеристик среды и экологическим свойствам населяющих их лишайников. Несмотря на то, что типы экотопов I и III различаются по видовому составу ($K_{sc} = 20\%$), их можно объединить в одну группу, как местообитания, периодически заливаемые морской водой и осваиваемые типичными галофитами: *Lichina confinis*, *Verrucaria maura*, *Verrucaria ceuthocarpa*, *Acarospora molibdina*,

Caloplaca scopularis, которые не встречаются вне приморских обитаний. По мере удаления от линии уреза воды размещаются типы экотопов II и IV. Эти экотопы составляют самостоятельные группы, поскольку отличаются и условиями (тип экотопа II – участки монолитных скал с пологим спуском в море, а IV – вертикальные и горизонтальные поверхности валунов), и видовым составом лишайников ($K_{sc} = 27\%$). Внутри третьей зоны с удалением от линии уреза воды можно объединить в одну группу типы экотопов V и VIII ($K_{sc} = 55\%$). Тип экотопа VIII – голые скальные фрагменты, обнажившиеся после сноса фрагментов наносной почвы, проработаны биотой в той же степени, что и участки типа экотопа V. Это обеспечивает заселение данных скальных фрагментов лишайниками с помощью вегетативных пропагул (соредий, изидий) или спор с близлежащих участков берега с похожими условиями (тип экотопа V). Как показал анализ, тип экотопа VI может быть объединен с типом экотопа X, это вертикальные и горизонтальные поверхности валунов. Удаленность от моря и близость растительного комплекса делает условия абиотической среды на данных участках берегов выровненными, что подтверждается степенью связи и по видовому составу лишайников ($K_{sc} = 40\%$). Следует отметить присутствие в этих экотопах нитрофильных видов (представители родов *Phaeophyscia*, *Physcia*). Объединенную группу образуют типы экотопов VII и IX – фрагменты наносной почвы и сформированный почвенный покров на прибрежных скалах, имеют схожий видовой состав лишайников ($K_{sc} = 80\%$). В основном это типичные лесные виды, представители родов *Cladonia*, *Peltigera*, *Xanthoparmelia*.

Таким образом, проведенный анализ показал, что на исследуемой территории, между урезом воды моря и растительным комплексом в пределах четырех зон выделены десять типов экотопов. У уреза воды (первая зона) и вблизи растительного комплекса (четвертая зона) условия на скальных выходах и валунах более гомогенны, и выделяются только 1–2 типа экотопов, которые осваивают ограниченное число видов лишайников. С одной стороны, ограничение в распространении лишайников связано с жестким влиянием «водного» фактора (первая зона, тип экотопа I), а с другой стороны, влиянием почвенно-растительного комплекса (четвертая зона, типы экотопов IX и X), которое проявляется в наличии конкурентных отношений между биотическими компонентами. Тогда как во второй и третьей зонах отмечается большое экотопическое (6 типов экотопов) и соответственно видовое разнообразие лишайников (около 80 видов).

На основании сходства или отличия характеристик среды из 10 типов экотопов на исследованной территории можно выделить 6 объединенных групп типов экотопов: 1 группа (включает типы экотопов I, III) – литоральный экотоп; 2 группа (включает тип экотопа II) – литоральный скальный экотоп; 3 группа (включает тип экотопа IV) – супралиторальный валунный экотоп; 4 группа (включает типы экотопов V, VIII) – супралиторальный скальный экотоп; 5 группа (включает типы экотопов VII, IX) – супралиторальный почвенный экотоп; 6 группа (включает типы экотопов VI, X) – супралиторальный валунный лесной экотоп.

Авторы выражают признательность профессору Е. Ф. Марковской за всестороннюю помощь при выполнении исследований и подготовки статьи, профессору В. Ф. Брызгину, сотрудникам биологической станции «Картеш» ЗИН РАН, администрации Кандалакшского государственного заповедника за помощь в организации полевых исследований, сотруднику Института индустриальной экологии Севера КНЦ РАН Г. П. Урбанавичюсу, сотруднику Ботанического института им. Л. В. Комарова РАН И. Н. Урбанавичене за помощь в определении лишайников отдельных таксономических групп, а также А. А. Корзуниной, Е. В. Гуляевой, Е. Л. Рохловой. Исследование выполнено по гранту № 3832 в рамках целевой программы «Развитие научного потенциала высшей школы».

Литература

- Гимельбрант Д. Е., Мусякова В. В., Жубр И. А. Кустистые и листоватые лишайники Керетского архипелага (Белое море) // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 34. С. 109–117.
- Жданов И. С., Дудорева Т. А. Лишайники приморских местообитаний побережья и островов Кандалакшского залива Белого моря // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 2. С. 34–41.
- Игнатьев Т. С., Степанов В. С., Сыстра Ю. Й., Щипцов В. В. Петрофизика пород западного Беломорья. Петрозаводск: Изд-во Карелия, 1980. 160 с.
- Сонина А. В. Закономерности формирования эпилитных лишайниковых сообществ на прибрежных скалах в условиях южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 26 с.
- Сонина А. В. Структурная организация эпилитных прибрежных лишайниковых сообществ в экотонной зоне (Южная Карелия) // Флора лишайников России. Тр. междунар. совещания, посвященного 120-летию со дня рождения В. П. Савича. СПб., 2006. С. 227–232.
- Сонина А. В., Мелентьев М. В. Прибрежная лишайнобиота мыса Картеш (Кандалакшский залив, Белое море) // Материалы XII Делегатского съезда РБО. Петрозаводск, 2008. С. 241–243.

Сонина А. В., Фадеева М. А. Динамика наскальных лишайниковых сообществ в зависимости от режима увлажнения субстрата // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тез. докл. II (X) съезда РБО. СПб., 1998. С. 78–79.

Сонина А. В., Фадеева М. А. Особенности формирования эпилитных лишайниковых сообществ в условиях прибрежной зоны Онежского озера // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Тез. докл. междунар. конф. и выездной сессии отделения Общей биологии РАН. Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г. Петрозаводск, 1999. С. 48.

Сонина А. В., Фадеева М. А., Марковская Е. Ф. Закономерности формирования прибрежных эпилитных лишайниковых сообществ Восточного побережья Онежского озера // Ботан. журн. 2000. Т. 79, № 8. С. 98–106.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лишенофильных грибов Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 192 с.

Фадеева М. А., Сонина А. В. Методические подходы к изучению роли лишайников в разрушении памятников древнего наскального искусства // III Всероссийская школа-конференция «Актуальные проблемы геоботаники». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. Ч. 2. С. 351–355.

Moberg R. The lichen genus *Physcia* and allied genera in Fennoscandia // *Symbol. Bot. Upsal.* 1977. Vol. 22. P. 1–108.

Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L. et al. eds. Lichen Flora of Great Britain and Ireland. Natural History Museum. London, 1992. 710 p.

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichen-forming and lichenolous fungi of Fennoscandia. Museum of evolution, Uppsala university, 2004. 359 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Сонина Анжелла Валерьевна

доцент, к. б. н.
ГОУ ВПО Петрозаводский государственный университет,
Эколого-биологический факультет, кафедра ботаники и физиологии растений
пр. Ленина, 33, ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск, 185910, Россия
эл. почта: angella@onego.ru
тел.: (8142) 711019

Мелентьев Марк Викторович

студент
ГОУ ВПО Петрозаводский государственный университет,
Эколого-биологический факультет, кафедра ботаники и физиологии растений
пр. Ленина, 33, ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск, 185910, Россия

Антонова Анна Николаевна

студентка
ГОУ ВПО Петрозаводский государственный университет,
Эколого-биологический факультет, кафедра ботаники и физиологии растений
пр. Ленина, 33, ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск, 185910, Россия

Sonina, Anzhella

Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Ecology and Biology, Petrozavodsk State University
33 Lenin Av., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angella@onego.ru
tel.: (8142) 711019

Melentjev, Mark

Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Ecology and Biology, Petrozavodsk State University
33 Lenin Av., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

Antonova, Anna

Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Ecology and Biology, Petrozavodsk State University
33 Lenin Av., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

УДК 599.745:591.5

ОСОБЕННОСТИ ЗИМОВКИ И РАЗМНОЖЕНИЯ КОЛЬЧАТОЙ НЕРПЫ (*PHOCA HISPIDA LADOGENSIS*) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Н. В. Медведев¹, Т. Сипиля²

¹ Петрозаводский государственный университет

² Сектор природного наследия Восточного отделения Лесной службы Финляндии

В статье представлены новые данные, полученные в апреле 2009 г., по изучению особенностей зимовки и размножения кольчатой нерпы в северной части Ладожского озера. Проанализированы основные параметры снежно-ледовых родовых и релаксационных убежищ тюленей и специфика негативного влияния потепления климата на ластоногих в критические периоды их жизни. Определены эколого-функциональные группировки популяции, максимально уязвимые к такого рода воздействию.

Ключевые слова: популяция, родовое убежище, убежище отдыха, снежно-ледовый покров.

N. V. Medvedev, T. Sipilä. WINTERING AND BREEDING PECULIARITIES OF RINGED SEAL (*PHOCA HISPIDA LADOGENSIS*) IN THE NORTHERN PART OF LAKE LADOGA

The paper reports new data gathered in April 2009 concerning the features of wintering and breeding of the ringed seal in the northern part of Lake Ladoga. The main parameters of the snow-ice birth and haul-out lairs of the seals, and characteristics of the negative effect of climate warming on pinnipeds in critical periods of their life were analysed. The ecofunctional groups most vulnerable to such impact were identified in the population.

Key words: population, birth lair, haul-out lair, snow-ice cover.

Введение

Кольчатая нерпа Ладожского озера – реликтовый пресноводный тюлень, который был описан как подвид Нордквистом [Nordquist, 1899] ровно сто десять лет назад. Популяция ладожской нерпы обособилась от популяции кольчатой нерпы Белого моря 9 тыс. лет назад. Как и два других подвида – балтийская кольчатая нерпа и нерпа оз. Саймаа – она ведет свое происхождение от кольчатой нерпы Арктики [Тор-

мосов, Филатов 1973; Филатов, 1990]. Дифференциация на подвиды началась с момента отступления ледника последнего Валдайского оледенения. Ладожское озеро стало самостоятельным водоемом 9 тыс. лет назад.

В 1975 г. всякая охота на ладожскую нерпу была запрещена, и вид включен в Красную книгу РФ [1983], Красную книгу СССР [1984], Карелии [1985, 1995, 2007], Восточной Финноскандии [1998] и в список уязвимых видов животных Всемирного Союза Охраны Природы [IUCN, 1996].

Ладожская кольчатая нерпа – типичная пагетодная форма, т. е. такие важнейшие периоды жизни для каждого вида животных как зимовка, размножение и линька у этого тюленя напрямую связаны с ледовым покровом.

Нерпа относительно равномерно использует площадь озера для вывода потомства [Филатов, 1990], но все же можно выделить участки акватории, малопригодные для размножения нерпы. Это прежде всего расположенный южнее Валаамского архипелага самый глубоководный участок озера. Нечасто, лишь в самые суровые зимы, здесь на короткое время формируется ледовый покров. Именно с этого участка начинается его весенний распад [Ладожское озеро..., 2002; Медведев и др., 2006]. Основные места размножения ладожской нерпы находятся в южной, наиболее мелководной части озера, где существуют максимально благоприятные условия

для формирования относительно стабильных льдов. Здесь размножается до 80 % популяции тюленей [Филатов, 1990]. Второй по значимости район размножения нерпы – это северная шхерная часть Ладоги, где пятая часть популяции выводит свое потомство (рис. 1) [Kunnasranta et al., 2001; Медведев и др., 2002; Sipilä et al., 2002].

Нерпа начинает устраивать свои снежно-ледовые убежища уже в декабре. Для этого звери используют снежные надувы вблизи скал береговой линии или небольших скалистых островов в северной шхерной части озера (рис. 2, 3) либо торосистые льды в южной Ладоге. Придерживаются тюлени ледовых полей вплоть до полного их распада в мае, когда на дрейфующих льдинах можно наблюдать большие скопления линяющих животных. Таким образом, в среднем около шести месяцев в году жизнь ладожской нерпы тесно связана со льдами.



Рис. 1. Два основных района размножения кольчатой нерпы на льдах Ладожского озера



Рис. 2, 3. Типичные участки в шхерном районе Ладожского озера, где кольчатая нерпа устраивает свои снежно-ледовые убежища

В последние годы зимой в южной части Ладожского озера ледовый покров почти не образуется (рис. 4), следовательно, возрастает значимость северной шхерной части Ладоги как района размножения нерпы. В сложившихся условиях эти места выполняют роль рефугиума для популяции, т. е. участка, где вид способен пережить неблагоприятный период.

Десять лет назад, в период 1996–1999 гг., нами были выполнены детальные исследования особенностей зимовки и характера устройства снежно-ледовых защитных убежищ ладожской нерпы в северном шхерно-островном районе озера [Kunnasranta et al., 2001; Медведев и др., 2002; Sipilä et al., 2002]. В связи с резкими колебаниями климата, наблюдаемыми в последние

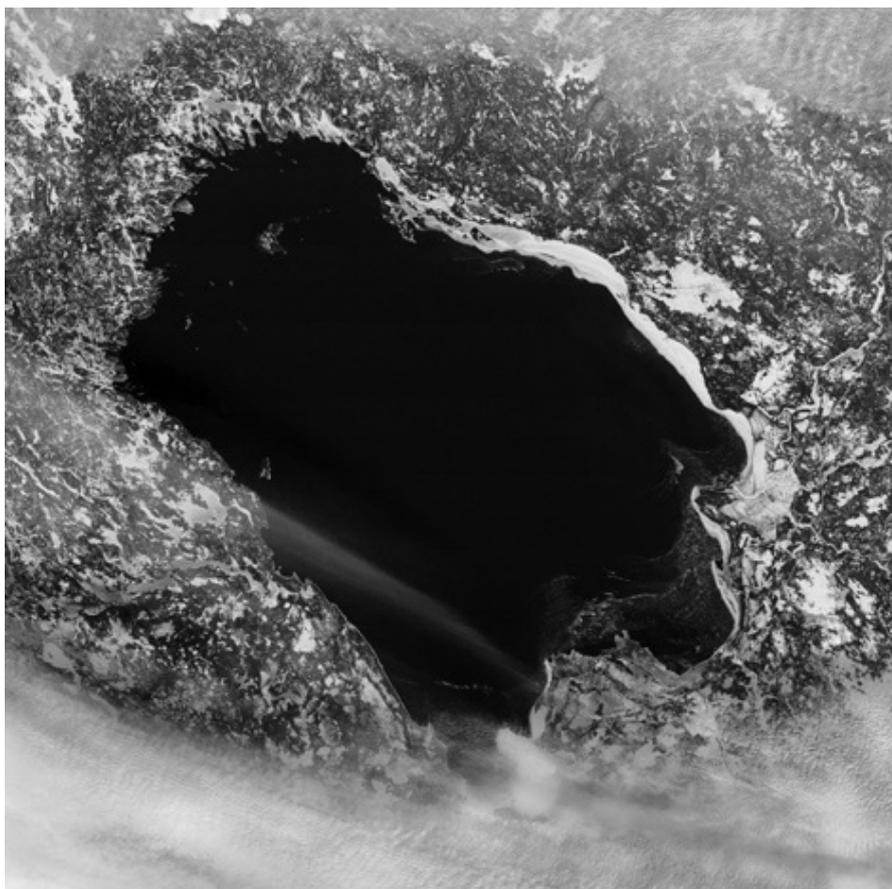


Рис. 4. На космическом снимке (февраль 2008 г.) хорошо видно присутствие узкой полосы льда вдоль восточного берега Ладожского озера и наличие льда в его северной шхерной части, тогда как вся остальная акватория свободна ото льда

годы и, несмотря на крайне высокую динамичность и гетерогенность процессов формирования и распада ледового покрова на Ладожском озере, прослеживается явная тенденция изменения его количественных и качественных характеристик. Выражается это в сокращении общей площади и толщины ледовых полей, продолжительности их существования, других структурных изменениях [Медведев, 2008]. В связи с этим интересно было повторить подобные исследования в названном районе, чтобы сравнить сегодняшние результаты с данными, полученными десять лет назад.

Материалы и методы

Изучение особенностей зимовки и размножения ладожской нерпы выполнено в первой половине апреля 2009 г. в северной части озера (рис. 5). Его основу составляло обнаружение и обследование родовых и релаксационных снежно-ледовых защитных убежищ тюленей. Применялась методика, использованная нами

ранее [Kunnasranta et al., 2001]. Ладожские шхеры систематически обследовались с использованием снегоходов. Острова, островки и линия побережья объезжались на дистанции 0–5 м от сугробов. Убежища определялись либо визуально, по наличию небольших провалов на снежной поверхности, либо, в условиях глубоких и плотных сугробов, обнаруживались с помощью лыжных палок (рис. 6). Следы хищников (лисиц и волков), постоянно интересующихся тюленьими логовами, метящих их и пытающихся раскапывать, помогали обнаружить убежища. Новым дополнением к стандартной методике стало привлечение нами охотничьих собак для поиска убежищ нерпы весной 2009 г. Найденные убежища классифицировались как детородные (по присутствию остатков натального волосяного покрова, туннелей, прорытых щенком, и иногда по наличию остатков плаценты) и релаксационные. Убежища подсчитывались, и для каждого из них определялись точные географические координаты с помощью GPS. Замерялись длина, ширина и высота снежных камер, толщина

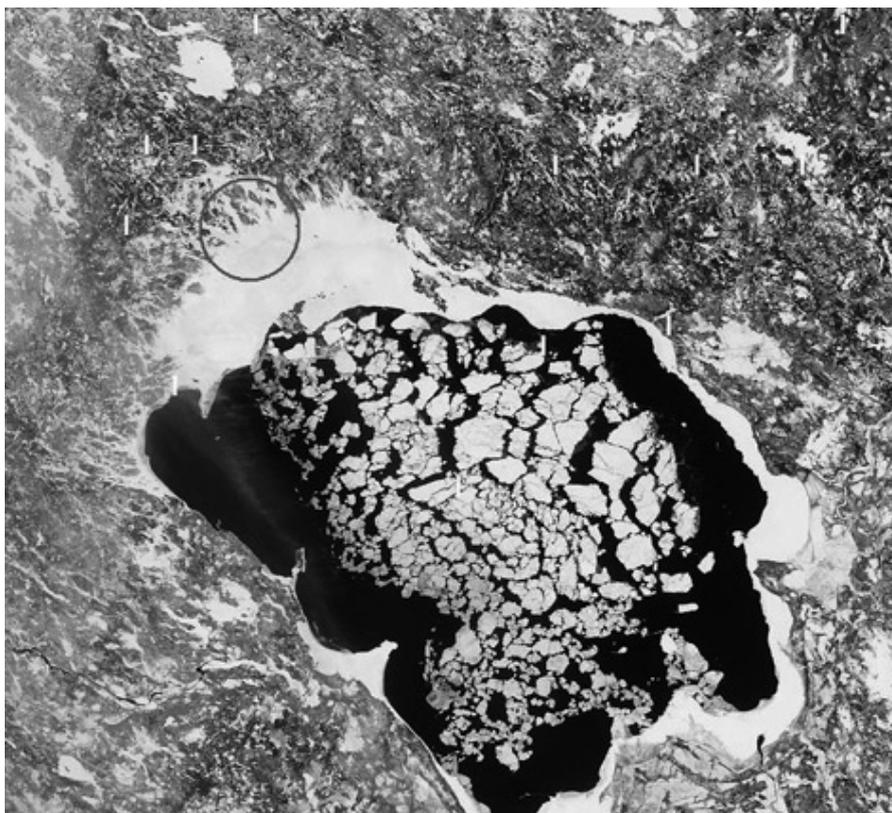


Рис. 5. Ледовая обстановка на Ладожском озере и район проведения работ в начале апреля 2009 г.



Рис. 6. Способ поиска снежно-ледовых убежищ нерпы в глубоких и плотных сугробах

крыши убежища, глубина под лункой-лазком, соединяющей камеру с водой, а также толщина снежного сугроба, в котором было построено убежище. Непараметрический дисперсионный анализ Краскала-Уоллиса использован для проверки достоверности отличий между основ-

ными параметрами родовых и релаксационных убежищ.

Результаты и обсуждение

Основные характеристики родовых и релаксационных убежищ ладожской нерпы, найденных и обследованных в апреле 2009 г. в северной части озера, представлены в таблицах 1 и 2.

Установлено, что детородные убежища нерпы были статистически значимо длиннее ($p < 0,01$) чем релаксационные, высота камеры у них была больше ($p < 0,01$), снежная крыша толще ($p < 0,05$). Эти два типа убежищ особенно отличались друг от друга по глубине сугробов ($p < 0,001$). Значимых отличий в глубине воды под лункой-лазком у разных видов убежищ не обнаружено. Не выявлены статистически значимые различия в ширине детородных и релаксационных убежищ. Эти результаты не вполне согласуются с полученными нами ранее [Kunnasranta et al., 2001]. Десять лет назад все размеры (длина, ширина, высота камеры) этих типов убежищ, найденных в северной части Ладожского озера, значимо ($p < 0,001$) отличались друг от друга. Отсутствие статистически значимых различий в ширине двух типов убежищ в наших последних данных объясняется недостатком

материала, по сравнению с предыдущим (8 и 16 замеров родовых и релаксационных убежищ, против 68 и 380). Вместе с тем глубина воды под убежищами, обследованными в 1996–1999 гг. и 2009 г., практически не отличалась и составляла в среднем около 90 см. По нашему мнению, это одно из доказательств консерватизма животных при выборе мест для устройства убежища и использования от сезона к сезону одних и тех же максимально подходящих участков. Еще одной особенностью этого факта являются весьма часто встречающиеся случаи, когда разные особи устраи-

вают свои логова очень близко друг другу. Тогда дистанция между их убежищами может составлять не более 2–3 м. Высокую плотность расположения убежищ нерпы на максимально благоприятных участках мы отмечали и ранее [Kunnasranta et al., 2001]. Весной 1998 г. в районе о. Райпатсари на 5 км² ледовой поверхности были обнаружены 32 логова ладожской нерпы, 8 из них – родовые.

Сравнительные данные по основным размерам зимних убежищ, обследованных в северной Ладоге в 1996–1999 гг. и в 2009 г., представлены в табл. 3.

Таблица 1. Основные параметры (см) родовых убежищ ладожской нерпы (апрель 2009 г.)

Родовое убежище	Длина	Ширина	Высота камеры	Толщина крыши	Глубина сугроба	Глубина воды под «лазком»
М	385,2	121,6	36,9	31,3	70,3	97,5
Сигма	133,3	41,2	9,3	14,3	15	35,5
m	59,6	14,6	3,5	51	6,1	17,8
Min	200	83	23	10	47	73
Max	530	210	45	53	87	150
Медиана	430	109	42	31,5	70,5	83,5
Мода	430	108	45	25	65	80
n	5	8	7	8	6	4

Таблица 2. Основные параметры (см) релаксационных убежищ ладожской нерпы (апрель 2009 г.)

Убежище отдыха	Длина	Ширина	Высота камеры	Толщина крыши	Глубина сугроба	Глубина воды под «лазком»
М	171,2	95,8	24,8	19,2	50,6	77,9
Сигма	42,7	32,7	4,7	8,6	9,7	23,1
m	11	8,2	1,3	2,5	2,7	7
Min	110	60	20	9	36	50
Max	245	160	32	36	66	120
Медиана	164	85	22	17,5	48	76
Мода	164	60	22	9	62	50
n	15	16	13	12	13	11

Таблица 3. Основные параметры (см) убежищ ладожской нерпы, обследованных нами в 1996–1999 гг. (по: Kunnasranta et al., 2001) и в 2009 г.

Длина	n	Медиана	Min	Max
Родовое убежище				
1996–1999 гг.	71	400	120	1150
2009 г.	5	430	200	530
Убежище отдыха				
1996–1999 гг.	382	220	100	1100
2009 г.	15	164	110	245
Ширина				
Родовое убежище				
1996–1999 гг.	68	180	60	450
2009 г.	8	109	83	210
Убежище отдыха				
1996–1999 гг.	380	140	30	370
2009 г.	16	85	60	160
Высота камеры				
Родовое убежище				
1996–1999 гг.	9	40	25	60
2009 г.	7	42	23	45
Убежище отдыха				
1996–1999 гг.	70	45	20	90
2009 г.	13	22	20	32

Убежища для отдыха ладожской нерпы имеют вытянутую форму и чаще всего состоят из одной камеры. Родовые убежища обычно намного больше, чем релаксационные и сложнее устроены (рис. 7–10): две и более камер, соединенных между собой системой туннелей. В отличие от южной части озера, где тюлени устраивают свои убежища в торосистых льдах [Филатов, 1990; Kunnasranta et al., 2001; Медведев и др., 2002; Sipilä et al., 2002], в северном шхерно-островном районе Ладоги снежные логова в подавляющем большинстве случаев строго приурочены к скалистым островам. Нерпа устраивает свои убежища настолько близко к береговым скалам, что они в некоторых случаях являются одной из стенок, либо могут отчасти служить основанием для такого логова (рис. 11).

Одним из результатов резких колебаний климата в последние годы и ряда теплых зим в северо-западном регионе явилось заметное уменьшение количества снега, покрывающего лед в северной части Ладожского озера. Десять лет назад некоторые убежища нерпы располагались в сугробах толщиной около двух метров [Sipilä et al., 2002]. Последние исследования показали, что даже максимально большие сугробы, с расположенными под ними логовами зверей, по толщине не составляли и одного метра (см. табл. 1). Средняя толщина сугробов, в которых в 1996–1999 гг. обнаружены родовые убежища тюленей, составляла около метра [Kunnasranta et al., 2001]. Спустя десять лет этот важный показатель уменьшился до 0,7 м. Около 1/3 всех родовых убежищ, обследованных в последние годы двадцатого столетия в шхерах северной Ладоги, подвергались атакам хищников (лисиц и волков), пытающихся



Рис. 7. Релаксационное логово ладожской нерпы. Видны две камеры, соединенные между собой туннелем. Хотя в большинстве случаев убежища такого типа состоят из одной камеры вытянутой овальной формы

раскапывать убежища и даже иногда проникающих внутрь камеры через крышу. Здесь, конечно же, надо принять во внимание тот факт, что раскопанные или помеченные (моча, кал) хищниками родовые логова могут быть легко обнаружены исследователями. Поэтому процент убежищ, подвергшихся атакам лисиц и волков, в природе

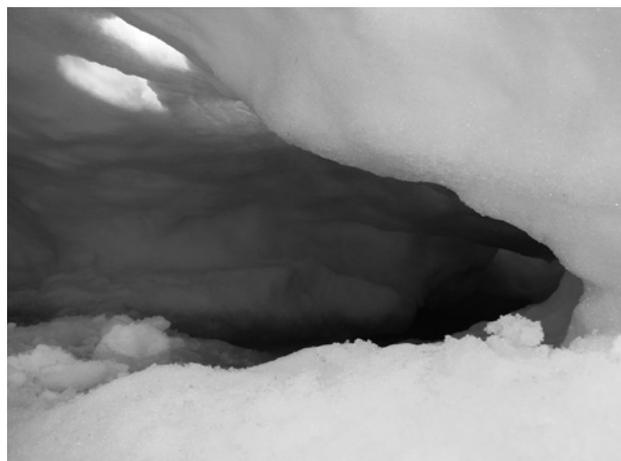


Рис. 8–10. Родовые убежища ладожской нерпы. Они обязательно состоят из нескольких камер, соединенных между собой системой туннелей



Рис. 11. Ладожская нерпа устраивает свои логова настолько близко к скалам островов, что они могут служить либо одной из стенок, либо даже основанием убежища

существенно ниже. Наблюдаемое в последние годы значительное уменьшение толщины прибрежных снежных надувов не только создает препятствия для самок нерпы, остро нуждающихся в устройстве убежища для выведения потомства, но и сами эти логова делает гораздо более уязвимыми.

Выводы

Северный шхерно-островной район Ладожского озера остается важным участком для размножения кольчатой нерпы (25 % из обнаруженных в апреле 2009 г. убежищ являлись родовыми). В условиях потепления климата и резкого сокращения площади, вплоть до полного исчезновения ледовых полей в южной Ладоге, заметно возрастает значение северного района озера как важного репродуктивного участка, начинающего выполнять роль рефугиума для популяции ладожских тюленей. Беременные самки нерпы – это наиболее ценная часть популяции. Но в условиях наступивших климатических изменений оказывается наиболее уязвимой, так как для устройства своих родовых убежищ они нуждаются в стабильных ледовых полях. Толщина прибрежных снежных надувов при этом должна обеспечивать возможность устройства такого типа убежищ.

Сокращение или даже полное исчезновение стабильного ледового покрова в традиционных местах воспроизводства кольчатой нерпы вынудит или уже вынуждает тюленей осваивать для размножения непривычные для них береговые станции. Здесь они становятся особо уязвимы и к преследованию со стороны человека, и к нападению наземных хищников. Это, наряду с

существующими традиционными негативными факторами, влияющими на ладожскую нерпу (браконьерство, рыболовство с его конкуренцией за пищевые ресурсы и прямой гибелью зверей в орудиях рыболовного промысла, продолжающиеся загрязнение природной среды, нарастание фактора беспокойства и т. д.), уже в ближайшем будущем неминуемо приведет к серьезному сокращению размеров популяции.

Поэтому сегодня особенно актуально стоит задача создания парка «Ладожские шхеры» – одной из наиболее действенных мер по сохранению этого уникального животного. Во время родов и вскармливания потомства самки нерпы весьма чувствительны и фактору беспокойства. Известны случаи преждевременных родов или оставление самкой щенка в результате сильного шумового воздействия [Sipilä et al., 2002]. Это может быть и движение мототранспортных средств, и активное прибрежное строительство или заготовка леса, взрывы при ведении карьерных работ. Ограничение подобной активности в северной части Ладоги в период с 15 декабря по 15 апреля следующего года явилось бы весьма серьезной дополнительной мерой по сохранению ладожской нерпы.

Неоценимую помощь в сборе экспериментального материала оказал В. И. Богданов. Хочется выразить благодарность проф. ПетрГУ, д. б. н. Ю. А. Шустову за критические замечания и ценные советы во время работы над рукописью. Особую признательность хочется адресовать фонду Raija ja Ossi Tuuliaisien Säätiö, при финансовой поддержке которого проводились эти исследования.

Литература

- Красная книга Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1985. 184 с.
- Красная книга Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1995. 286 с.
- Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.
- Красная книга РСФСР (животные). М.: Россельхозиздат, 1983. 456 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Россельхозиздат, 1984. 392 с.
- Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. 327 с.
- Медведев Н. В. Ластоногие Фенноскандии и глобальное потепление: мониторинг и прогноз // Морские млекопитающие Голарктики. Тез. докл. пятой междунар. конф. (Одесса, Украина 14–18 октября 2008 г.). М., 2008. С. 355–357.
- Медведев Н. В., Сипила Т., Вережкин М. В. Характер распределения ладожской нерпы (*Phoca hispida*

ladogensis) по акватории озера в ледовый сезон // Морские млекопитающие Голарктики. Тез. докл. четвертой междунар. конф. (Санкт-Петербург, Россия 10–14 сентября 2006 г.). М., 2006. С. 358–360.

Медведев Н. В., Сипиля Т., Куннасранта М. и др. Современное состояние и рекомендуемые меры по охране популяции ладожской кольчатой нерпы (*Phoca hispida ladogensis*) // Морские млекопитающие Голарктики. Тез. докл. второй междунар. конф. (Байкал, Россия 10–15 сентября 2002 г.). М., 2002. С. 176–178.

Тормосов Д. Д., Филатов И. Е. О численности ладожской нерпы и рациональном использовании ее запасов // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана. М.: Наука, 1973. С. 103–104.

Филатов И. Е. Ладожская кольчатая нерпа // Редкие и исчезающие виды млекопитающих СССР. М.: Наука, 1990. С. 57–64.

IUCN 1996. IUCN Red List of Threatened Animals. IUCN, Gland, Switzerland, 1996. 368 p.

Kunnasranta M., Hyvärinen H., Sipilä T. et al. Breeding habitat and lair structure of the ringed seal (*Phoca hispida ladogensis*) in northern Lake Ladoga in Russia // Polar Biology. 2001. N 24. P. 171–174.

Nordquist O. Beitrag zur Kenntniss der isolierten Formen der Ringelrobbe (*Phoca foetida* Fabr.) // Acta Soc. Faun. Flor. Fenn. 1899. Vol. 15. P. 1–43.

Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki, 1998. 351 p.

Sipilä T., Medvedev N. V., Kunnasranta M. et al. Present status and recommended conservation actions for the Ladoga seal (*Phoca hispida ladogensis*) population. Lappeenranta, 2002. 29 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Медведев Николай Владимирович

д. б. н., проф.
ГОУ ВПО Петрозаводский государственный университет,
Эколого-биологический факультет, кафедра зоологии и
экологии
ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск, Республика Каре-
лия, Россия, 185910
эл. почта: nmedvedev@petsu.ru
тел.: (8142) 781741

Sipilä, Tero

Head of Natural Heritage Services
Natural Heritage Services, Forest and Park Service,
8 Akselinkatu, 57130 Savonlinna, Finland
e-mail: tero.sipila@metsa.fi

Medvedev, Nikolai

Department of Zoology and Ecology, Faculty of Ecology and
Biology, Petrozavodsk State University
31 Krasnoarmejskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia,
Russia
e-mail: nmedvedev@petsu.ru
tel.: (8142) 781741

УДК 591.9;595.771

ГРИБНЫЕ КОМАРЫ (DIPTERA: BOLITOPHILIDAE, KEROPLATIDAE, MYCETOPHILIDAE) ЗАПОВЕДНИКА «ПАСВИК»

А. В. Полевой

Институт леса Карельского научного центра РАН

В результате исследований, проведенных в 2007–2008 гг., впервые были получены данные по фауне грибных комаров (Diptera: Bolitophilidae, Keroplatidae и Mycetophilidae) заповедника «Пасвик». Приводится список, включающий 329 видов с указанием мест сбора и комментариями к наиболее интересным находкам. Кратко обсуждаются зоогеографические особенности фауны.

Ключевые слова: грибные комары, фауна, Мурманская область.

A. V. Polevoi. FUNGUS GNATS (DIPTERA: BOLITOPHILIDAE, KEROPLATIDAE, MYCETOPHILIDAE) OF PASVIK STRICT NATURE RESERVE

330 species of fungus gnats of the families Bolitophilidae, Keroplatidae and Mycetophilidae were collected in Pasvik nature reserve. The list of species with indication of collection sites and comments on most interesting findings is presented. Biogeographical peculiarities of the local fauna are briefly discussed.

Key words: fungus gnats, fauna, Murmansk Region.

Введение

Заповедник «Пасвик» расположен на Российской и Норвежской территории приблизительно на 69° с. ш. и между 29 и 30° в. д. Российская часть занимает площадь 147,3 кв. км вдоль правого берега р. Паз. Одной из особенностей данного района является то, что здесь проходит северная граница распространения хвойных лесов [Wikan et al., 1994].

Заповедник сравнительно молодой (основан в 1992 г.), и многие группы живых организмов на его территории специально не изучались. Это в полной мере относится и к насекомым. Имеющиеся данные по этому классу ограничиваются публикациями отдельных находок в летописях заповедника, а также небольшими обзорами по отрядам Coleoptera [Трушици-

на, 2007] и Lepidoptera [Ананьева и др., 2007]. Касательно отряда двукрылых (Diptera) можно отметить, что имеются многочисленные материалы с соседних территорий Финляндии и Норвегии, однако специальных публикаций по фауне этого района практически нет. Нам известны две работы, касающиеся норвежской части долины р. Паз [Nielsen, 1998, 2008], посвященные мухам-журчалкам (Diptera, Syrphidae). Необходимо также отметить, что в первой половине XX в. на Кольском полуострове активно работали финские энтомологи. Собранные ими материалы находятся в коллекциях зоологического музея Хельсинки. Однако районы их сборов на западе Мурманской области расположены в основном в окрестностях Никеля и Печенги и не затрагивают территорию заповедника «Пасвик».

Данная работа посвящена лишь одной из групп длинноусых двукрылых – грибным комарам в рамках трех семейств: Bolitophilidae, Keroplatidae и Mucetophilidae. Грибные комары хорошо изучены в соседних районах Фенноскандии [Полевой, 2000; Jakovlev et al., 2006; Kjærandsen et al., 2007; Søli, Kjærandsen, 2008]. Материалы с Кольского полуострова упоминаются в ряде монографий по систематике этой группы [Зайцев, 1982, 1994], однако специальных фаунистических обзоров до сих пор не публиковалось. Исключение составляет лишь не-

большая работа, включающая 25 видов из р-на Кандалакшского залива и островов Дальние Зеленцы [Kurina, 1999].

Материал и методы

Район исследований охватывал южную, центральную и северную части заповедника и некоторые прилежащие районы (окрестности г. Кораблекк и поселка Раякоски). Основные точки сборов обозначены на карте (рис.). Для сбора насекомых мы использовали следующие методы.



Карта района исследований (по: [Wikan et al., 1994]) с указанием мест сбора материалов

Кошение энтомологическим сачком проводилось на маршрутах в июне 2007 и августе 2008 гг.

Ловушки Малеза. Использовалась одна из портативных модификаций [Jaschhof, Didham, 2002]. Три ловушки были установлены в различных районах заповедника и работали с 5 июня до 10 октября 2007 г. Проверка осуществлялась один раз в месяц сотрудниками заповедника.

По возможности, мы старались охватить сборами различные биотопы, однако наиболее репрезентативные материалы, благодаря использованию ловушек Малеза, были собраны в трех биотопах: березняк на речной террасе (р. Мениккайоки), производный сосняк воронично-брусничный (окр. о. Варламсаари) и горные криволесья (г. Калкупя). Материалы хранятся в коллекции Института леса КарНЦ РАН, г. Петрозаводск.

Список видов

Всего было собрано 329 видов грибных комаров. В приведенном списке для каждого вида указывается место находки и количество отловленных экземпляров. Наиболее интересные находки снабжены дополнительными комментариями. Виды, впервые отмечающиеся на территории России, отмечены звездочками. Видовые названия приводятся в основном в соответствии с электронным каталогом Fauna Europaea [Chandler, 2009], в случае недавно установленной синонимии в скобках приводятся названия, использовавшиеся ранее.

Bolitophilidae

- Bolitophila aperta* Lundström – Варламсаари (5 ♂♂, 1 ♀); Мениккайоки (1 ♂, 1 ♀).
B. austriaca Mayer – Варламсаари (6 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
B. bimaculata Zetterstedt – Варламсаари (14 ♂♂).
B. caspersi Plassmann – Варламсаари (4 ♂♂).
B. cinerea Meigen – Варламсаари (7 ♂♂).
B. dubia Siebke – Варламсаари (1 ♂).
B. glabrata Loew – Варламсаари (4 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
B. hybrida Meigen – Варламсаари (8 ♂♂).
B. modesta Lackschewitz – Варламсаари (8 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
B. obscurior Stackelberg – Варламсаари (2 ♂♂).
B. pseudohybrida Landrock – Мениккайоки (1 ♂).
B. rossica Landrock – Варламсаари (13 ♂♂, 1 ♀).
B. tenella Winnertz – Варламсаари (4 ♂♂).

Keroplastidae

- Macrocera angulata* Meigen – Мениккайоки (1 ♂, 1 ♀).
M. fasciata Meigen – Варламсаари (2 ♂♂).
M. parva Lundström – Варламсаари (2 ♂♂); Скургфосс (2 ♂♂).
M. pilosa Landrock – Мениккайоки (1 ♂).

- M. stigma* Curtis – Варламсаари (2 ♂♂, 1 ♀).
M. zetterstedti Lundström – Варламсаари (18 ♂♂, 4 ♀♀); г. Калкупя (10 ♂♂, 5 ♀♀); Мениккайоки (27 ♂♂, 6 ♀♀).
M. sp1. – Варламсаари (10 ♂♂, 1 ♀); *M. sp2.* – Варламсаари (1 ♂). Для достоверной идентификации этих двух видов требуются дополнительные исследования.
Isoneuromyia semirufa Meigen – г. Калкупя (1 ♂).
Neoplaturya flava Macquart – Варламсаари (4 ♂♂, 4 ♀♀); Мениккайоки (1 ♀).
Pyratula perpusilla Edwards – Варламсаари (13 ♂♂).
Mycetophilidae
Mycomya affinis Staeger – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (37 ♂♂).
M. annulata Meigen – Варламсаари (5 ♂♂).
M. cinerascens Macquart – Мениккайоки (1 ♂).
M. confusa Väisänen – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (6 ♂♂).
M. disa Väisänen – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).
**M. frequens* Johansen – Мениккайоки (1 ♂). В Европе этот считавшийся неарктическим вид был впервые обнаружен в Великобритании [Chandler, 1992]. На данный момент он отмечен также в Дании [Chandler, 2009].
M. heydeni Plassmann – Варламсаари (2 ♂♂).
M. humida Garrett – Варламсаари (7 ♂♂).
M. indistincta Polevoi – Мениккайоки (1 ♂). Очень редкий вид, известный до сих пор по нескольким экземплярам из Карелии, Финляндии и Андорры [Zaitzev, Polevoi, 1995].
M. insignis Winnertz – г. Кораблекк (1 ♂).
M. maculata Meigen – Варламсаари (2 ♂♂).
M. neohyalinata Väisänen – Варламсаари (4 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
M. nigricornis Zetterstedt – Варламсаари (36 ♂♂); г. Калкупя (44 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
M. nitida Zetterstedt – Варламсаари (9 ♂♂); г. Калкупя (11 ♂♂); Мениккайоки (229 ♂♂); Раякоски (1 ♂).
M. norma Väisänen – Варламсаари (1 ♂). Редкий вид, известный из Скандинавии и Германии (Kjærgandsen et al., 2007). В России была известна единственная находка из Карелии [Хумала, Полевой, 2008].
M. permixta Väisänen – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (9 ♂♂).
**M. safena* Väisänen – Мениккайоки (1 ♂). Вид был описан по материалам из восточной Неарктики [Väisänen, 1984]. Данная находка является первой в палеарктической области, которая свидетельствует о циркумполярном распространении вида.
M. shermani Garrett – Варламсаари (296 ♂♂); г. Калкупя (734 ♂♂); Мениккайоки (28 ♂♂).
M. subarctica Väisänen – Варламсаари (3 ♂♂).
M. trivittata Zetterstedt – Варламсаари (6 ♂♂).
M. tumida Winnertz – г. Калкупя (1 ♂).
M. vittiventris Zetterstedt – Варламсаари (1 ♂); Варламсаари (5 ♂♂); г. Калкупя (3 ♂♂, 4 ♀♀); Мениккайоки (44 ♂♂, 61 ♀♀).
M. wankowiczii Dziedzicki – Варламсаари (2 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
Acnemia falcata A.Zaitzev – г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (9 ♂♂).
A. nitidicollis Meigen – Мениккайоки (1 ♂).

- Allocotocera pulchella* Curtis – Варламсаари (6 ♂♂, 3 ♀♀); Мениккайоки (32 ♂♂, 1 ♀).
- Azana anomala* Staeger – Варламсаари (23 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (22 ♂♂, 19 ♀♀).
- Monocloa braueri* Strobl – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- Neuratelia nemoralis* Meigen – Варламсаари (2 ♂♂, 5 ♀♀); Мениккайоки (3 ♂♂).
- Phthinia mira* Ostroverchova – г. Калкупя (1 ♂).
- P. setosa* A.Zaitzev – Варламсаари (2 ♂♂).
- Polylepta borealis* Lundström – Варламсаари (37 ♂♂, 5 ♀♀); г. Калкупя (11 ♂♂); Мениккайоки (43 ♂♂, 14 ♀♀); Скургфосс (1 ♂).
- P. guttiventris* Zetterstedt – г. Калкупя (1 ♂).
- **Sciophila acuta* Garrett – Мениккайоки (2 ♂♂). Вид был известен только по материалам из Канады и США [Зайцев, 1982]. Находка в заповеднике свидетельствует о циркумпольном распространении.
- S. buxtoni* Freeman – Варламсаари (1 ♂).
- S. fenestella* Curtis – Мениккайоки (17 ♂♂).
- S. hirta* Meigen – Варламсаари (9 ♂♂); г. Калкупя (56 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- S. jakutica* Blagoderov – Мениккайоки (1 ♂).
- S. karelica* A.Zaitzev – Варламсаари (4 ♂♂); г. Калкупя (5 ♂♂).
- S. lutea* Macquart – г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- S. modesta* A.Zaitzev – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (1 ♂).
- S. nonnisilva* Hutson – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- S. plurisetosa* Edwards – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).
- S. sp1.* – Мениккайоки (1 ♂). Предположительно, неопределенный вид, близкий к неарктическому *S. cordata* A. Zaitzev.
- S. sp2.* – Варламсаари (2 ♂♂). Предположительно, неопределенный вид, близкий к *S. buxtoni* Freeman.
- Syntemna elegantia* Plassmann – Варламсаари (5 ♂♂).
- S. hungarica* Lundström – Варламсаари (42 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).
- S. nitidula* Edwards – Варламсаари (6 ♂♂).
- **S. penicilla* Hutson – Варламсаари (8 ♂♂). Довольно редкий скандинавский вид, впервые отмечающийся на территории России.
- S. relicta* Lundström – Варламсаари (4 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (8 ♂♂).
- S. setigera* Lundström – Варламсаари (1 ♂).
- S. stylata* Hutson – Варламсаари (27 ♂♂).
- S. stylatoides* A.Zaitzev – Варламсаари (2 ♂♂).
- Apolephthisa subincana* Curtis – Мениккайоки (3 ♂♂).
- Boletina atridentata* Polevoi & Hedmark – Мениккайоки (98 ♂♂).
- B. basalis* Meigen – Варламсаари (10 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (82 ♂♂).
- B. borealis* Zetterstedt – Варламсаари (179 ♂♂); г. Калкупя (34 ♂♂); Мениккайоки (20 ♂♂).
- B. brevicornis* Zetterstedt – Варламсаари (1 ♂).
- B. cordata* Polevoi & Hedmark – Варламсаари (1 ♂4 ♀♀).
- B. digitata* Lundström – Мениккайоки (9 ♂♂).
- B. dissipata* Plassmann – Варламсаари (250 ♂♂); г. Калкупя (192 ♂♂); Мениккайоки (8 ♂♂).
- B. edwardsi* Chandler – Варламсаари (71 ♂♂); г. Калкупя (3 ♂♂); Мениккайоки (14 ♂♂).
- B. erythropyga* Holmgren – Варламсаари (12 ♂♂); г. Калкупя (7 ♂♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- B. falcata* Polevoi & Hedmark – Варламсаари (17 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂).
- B. fennoscandica* Polevoi & Hedmark – Варламсаари (223 ♂♂); г. Калкупя (86 ♂♂); Мениккайоки (36 ♂♂).
- B. gripha* Dziedzicki – Варламсаари (830 ♂♂); г. Калкупя (252 ♂♂); Мениккайоки (69 ♂♂).
- B. griphoides* Edwards – Мениккайоки (154 ♂♂).
- B. groenlandica* Staeger – г. Калкупя (17 ♂♂).
- B. gusakovae* A.Zaitzev – Мениккайоки (1 ♂).
- B. hedstroemi* Polevoi & Hedmark – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (51 ♂♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- B. jamalensis* A.Zaitzev – Варламсаари (11 ♂♂); г. Калкупя (8 ♂♂); Мениккайоки (73 ♂♂).
- B. kivachiana* Polevoi & Hedmark – Варламсаари (2 ♂♂).
- B. kurilensis* A.Zaitzev – г. Калкупя (3 ♂♂). Вид был описан с Курильских островов [Зайцев, 1994]. Изучение типовых экземпляров показало, что опубликованные ранее находки в Карелии [Полевой, 2000] и Финляндии [Jakovlev et al., 2006] относятся к другому близкому виду. Распространение в западной части ареала нуждается в уточнении и, по имеющимся на сегодня данным, ограничено северными районами Скандинавии.
- B. lapponica* Polevoi & Hedmark – Мениккайоки (6 ♂♂).
- B. minuta* Polevoi – г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- B. moravica* Landrock – Мениккайоки (1 ♂).
- B. nigricans* Dziedzicki – Варламсаари (418 ♂♂); г. Калкупя (421 ♂♂); Мениккайоки (78 ♂♂).
- B. nitida* Grzegorzec – Мениккайоки (1 ♂).
- B. nitiduloides* A.Zaitzev – Варламсаари (4 ♂♂); г. Калкупя (7 ♂♂); Мениккайоки (160 ♂♂).
- B. onegensis* Polevoi – Варламсаари (663 ♂♂); г. Калкупя (72 ♂♂); Мениккайоки (99 ♂♂).
- B. pectinungris* Edwards – Варламсаари (4 ♂♂).
- B. populina* Polevoi – Мениккайоки (16 ♂♂).
- B. rejecta* Edwards – Варламсаари (7 ♂♂); г. Калкупя (25 ♂♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- B. sahlbergi* Lundström – Варламсаари (10 ♂♂); г. Калкупя (11 ♂♂); Мениккайоки (13 ♂♂).
- B. sciarina* Staeger – г. Калкупя (22 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- B. silvatica* Dziedzicki – г. Калкупя (3 ♂♂); Мениккайоки (15 ♂♂).
- B. subtriangularis* Polevoi & Hedmark – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (26 ♂♂).
- B. takagii* Sasakava & Kimura – г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (12 ♂♂). Довольно редкий палеарктический вид, известный в Европе только из северных районов Скандинавии [Jakovlev et al., 2006; Gammelto, Søli, 2006].
- B. tirolensis* Plassmann – Варламсаари (4 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (77 ♂♂).
- B. triangularis* Polevoi – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (4 ♂♂); Мениккайоки (101 ♂♂).
- B. trivittata* Meigen – г. Калкупя (5 ♂♂).
- B. villosa* Landrock – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (5 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- B. sp1.* – Варламсаари (1 ♂). Вид, близкий к *B. silvatica*. Для уточнения статуса необходимы дополнительные материалы.

- B. sp2.* – Мениккайоки (86 ♂♂). Неописанный вид, близкий к *B. kurilensis* (см. комментарии по этому виду выше).
- B. sp3.* – Мениккайоки (5 ♂♂); *B. sp4.* – Варламсаари (11 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂). Предположительно, неописанные виды группы *B. sciarina*.
- B. sp5.* – Варламсаари (1 ♂). Вид, близкий к *B. edwardsi*. Для уточнения статуса необходимы дополнительные материалы.
- Coelophthiria thoracica* Winnertz – Варламсаари (2 ♀♀).
- Coelosia flava* Staeger – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (7 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- C. limpida* Plassmann – Мениккайоки (15 ♂♂). Редкий вид, по некоторым предположениям являющийся скандинавским эндемиком [Kjærandsen et al., 2007]. Однако недавние находки на восточных границах Фенноскандии [Полевой, Хумала, 2007] позволяют говорить о предположительно более широком распространении.
- C. tenella* Zetterstedt – Варламсаари (12 ♂♂); г. Калкупя (60 ♂♂); Мениккайоки (27 ♂♂).
- C. truncata* Lundström – Варламсаари (5 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (11 ♂♂).
- Dziedzickia marginata* Dziedzicki – Варламсаари (53 ♂♂); г. Калкупя (48 ♂♂); Мениккайоки (40 ♂♂, 3 ♀♀).
- Grzegorzecia collaris* Meigen – Мениккайоки (5 ♂♂, 1 ♀).
- Hadroneura palmeni* Lundström – Варламсаари (13 ♂♂, 5 ♀♀).
- Palaeodocosa vittata* Coquillett – Варламсаари (5 ♂♂, 1 ♀); Мениккайоки (1 ♂1 ♀).
- **Speolepta leptogaster* Winnertz – Варламсаари (1 ♂). Вид широко распространен в Европе, в том числе и в Скандинавии [Chandler, 2009]. Тем не менее на территории России ранее не отмечался.
- Docosia gilvipes* Walker – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (136 ♂♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- **D. tibialis* Laštovka & Ševčík – г. Калкупя (1 ♂). Данная находка является первой после недавнего описания вида из Чехии и Италии [Laštovka, Ševčík, 2006], позволяя предположить борео-монтанный характер распространения вида.
- D. sp1.* (*D. moravica* Landrock sensu Зайцев, 1994) – Варламсаари (3 ♂♂); г. Калкупя (4 ♂♂); Мениккайоки (3 ♂♂). Данный вид был приведен А. Зайцевым [1994] как *D. moravica*, однако недавняя ревизия рода [Laštovka, Ševčík, 2006] показала ошибочность этого мнения. На самом деле, вид, возможно, идентичен *D. muelleri* Plassmann, но для подтверждения статуса необходимо изучение типовых материалов. Кроме экземпляров из Пасвика, нам известны также материалы из Финляндии.
- Ectrepesthoneura hirta* Winnertz – г. Калкупя (136 ♂♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- E. ovata* Ostroverchova – Варламсаари (18 ♂♂); г. Калкупя (9 ♂♂); Мениккайоки (5 ♂♂).
- E. pubescens* Zetterstedt – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (74 ♂♂); Мениккайоки (63 ♂♂).
- E. referta* Plassmann – Варламсаари (26 ♂♂); г. Калкупя (162 ♂♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- E. tori* A. Zaitzev & Økland – Варламсаари (1 ♂).
- Leia subfasciata* Meigen – г. Калкупя (28 ♂♂); Мениккайоки (7 ♂♂).
- Rondaniella dimidiata* Meigen – Варламсаари (33 ♂♂, 11 ♀♀); г. Калкупя (10 ♂♂, 2 ♀♀); Мениккайоки (6 ♂♂, 2 ♀♀).
- Dynatosoma dihaeta* Polevoi – Варламсаари (1 ♂).
- D. fuscicornis* Meigen – Варламсаари (13 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- D. reciprocum* Walker – Варламсаари (1 ♂).
- D. thoracicum* Zetterstedt – Варламсаари (6 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- Epicrypta aterrima* Zetterstedt – Варламсаари (2 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂); Скугфосс (1 ♂).
- Mycetophila abiecta* Laštovka – Варламсаари (93 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (9 ♂♂).
- M. assimilis* Matile – Варламсаари (7 ♂♂); г. Калкупя (6 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- M. bialorussica* Dziedzicki – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- M. bohémica* Laštovka – Варламсаари (51 ♂♂).
- M. brevitarisata* Laštovka – Варламсаари (68 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- M. caudata* Staeger – Варламсаари (10 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- M. confluens* Dziedzicki – Варламсаари (7 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- **M. boreocruciator* Ševčík – Варламсаари (1 ♂). Вид недавно описан по материалам из Швеции, Эстонии и Словакии [Ševčík, 2003]. В России отмечается впервые.
- M. deflexa* Chandler – Варламсаари (1 ♂).
- M. estonica* Kurina – Варламсаари (1 ♂).
- M. finlandica* Edwards – Варламсаари (4 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂).
- M. flava* Winnertz – Варламсаари (6 ♂♂).
- M. forcipata* Lundström – Варламсаари (7 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- M. fungorum* De Geer – Варламсаари (8 ♂♂); Мениккайоки (8 ♂♂).
- M. hetschkoii* Landrock – Варламсаари (15 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- M. ichneumonea* Say – Варламсаари (3 ♂♂); Варламсаари (37 ♂♂); г. Калкупя (5 ♂♂); Мениккайоки (16 ♂♂).
- M. lapponica* Lundström – Мениккайоки (1 ♂).
- M. luctuosa* Meigen – Варламсаари (6 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂).
- M. morata* A. Zaitzev – Варламсаари (6 ♂♂). Вид был описан и еще недавно известен только из восточных районов Палеарктики [Zaitzev, 1999; Ostroverkhova, Maksimova, 2000]. На сегодня обнаружен также в Финляндии [Polevoi et al., 2006] и Швеции [Kjærandsen et al., 2007] *M. perpallida* Chandler – Варламсаари (26 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- M. pumila* Winnertz – Варламсаари (2 ♂♂).
- M. quadra* Lundström – Варламсаари (1 ♂).
- M. sierrae* Laffoon – Варламсаари (1 ♂). Еще один представитель неарктической фауны, лишь сравнительно недавно обнаруженный в России [Zaitzev, 2003].
- M. strigatoides* Landrock – Варламсаари (4 ♂♂).
- M. stroblii* Laštovka – Варламсаари (6 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- M. stylata* Dziedzicki – Варламсаари (12 ♂♂).
- M. subsigillata* A. Zaitzev – Варламсаари (5 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- M. zetterstedti* Lundström – Варламсаари (3 ♂♂).
- M. sp1.* – Варламсаари (6 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂). Вид, возможно, идентичен *M. plotnikovae* A. Zaitzev, однако некоторые отличия в структуре генитального

- аппарата не позволяют однозначно это подтвердить без анализа типовых материалов.
- M. sp2.* – Варламсаари (1 ♂). Вид, близкий к *M. gentilica* A. Zaitzev. Для уточнения статуса необходимы дополнительные материалы.
- M. sp3.* – Варламсаари (2 ♂♂). Предположительно, неопределенный вид, близкий к видам группы *M. signata* Mg.
- M. sp4.* – Варламсаари (18 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂). Вид, возможно, идентичен неарктическому *M. saurina* Laffoon. Для уточнения статуса желательно изучение типовых экземпляров.
- Phronia aviculata* Lundström – Варламсаари (1 ♂).
- P. biarquata* Becker – Варламсаари (6 ♂♂).
- P. braueri* Dziedzicki – Варламсаари (50 ♂♂); г. Калкупя (18 ♂♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- P. caliginosa* Dziedzicki – Варламсаари (98 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (6 ♂♂).
- P. cinerascens* Winnertz – Варламсаари (69 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂).
- P. cornuta* Lundström – Варламсаари (1 ♂).
- P. crassitarsus* Hackman – Варламсаари (25 ♂♂); г. Калкупя (5 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- P. disgrega* Dziedzicki – Варламсаари (29 ♂♂); г. Калкупя (31 ♂♂).
- P. distincta* Hackman – Варламсаари (2 ♂♂).
- P. dziedickii* Lundström – Мениккайоки (1 ♂).
- P. egregia* Dziedzicki – Варламсаари (2 ♂♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- P. electa* Dziedzicki – Варламсаари (2 ♂♂).
- P. elegantula* Hackman – Варламсаари (4 ♂♂).
- P. exigua* Zetterstedt – г. Калкупя (2 ♂♂).
- P. flavipes* Winnertz – г. Калкупя (1 ♂).
- P. forcipata* Winnertz – Варламсаари (38 ♂♂); г. Калкупя (121 ♂♂); Мениккайоки (5 ♂♂); Раякоски (3 ♂♂).
- P. interstincta* Dziedzicki – Варламсаари (3 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- P. lutescens* Hackman – Варламсаари (8 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- P. nigricornis* Zetterstedt – Варламсаари (5 ♂♂); г. Калкупя (5 ♂♂).
- P. nigripalpis* Lundström – Варламсаари (66 ♂♂); г. Калкупя (22 ♂♂); Мениккайоки (16 ♂♂).
- P. nitidiventris* Van der Wulp – Варламсаари (1 ♂).
- P. obscura* Dziedzicki – Варламсаари (2 ♂♂).
- P. obtusa* Winnertz – Варламсаари (15 ♂♂); г. Калкупя (3 ♂♂).
- P. peculiaris* Dziedzicki – Варламсаари (3 ♂♂).
- P. persimilis* Hackman – Варламсаари (2 ♂♂).
- P. portschinskyi* Dziedzicki – Мениккайоки (4 ♂♂).
- P. strenua* Winnertz – Варламсаари (13 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- P. sylvatica* Dziedzicki – Варламсаари (1 ♂).
- P. tenuis* Winnertz – Варламсаари (3 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (9 ♂♂).
- P. unica* Dziedzicki – Варламсаари (1 ♂).
- P. willistoni* Dziedzicki – Варламсаари (7 ♂♂).
- P. sp1.* – Варламсаари (1 ♂); *P. sp2.* – г. Калкупя (1 ♂). Оба вида на сегодня не могут быть ассоциированы с каким-либо из известных. Для уточнения их видовой принадлежности требуются дополнительные материалы.
- Platurocypta punctum* Stannius – Варламсаари (10 ♂♂).
- P. testata* Edwards – Варламсаари (19 ♂♂).
- Sceptonia concolor* Winnertz – г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).
- S. costata* Van der Wulp – Варламсаари (31 ♂♂); Мениккайоки (15 ♂♂).
- **S. cryptocauda* Chandler – Варламсаари (5 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂). Распространение данного вида пока еще недостаточно изучено. Известны находки в ряде европейских стран, однако в России отмечается впервые.
- S. fumipes* Edwards – Варламсаари (28 ♂♂); г. Калкупя (8 ♂♂); Мениккайоки (15 ♂♂).
- S. fuscipalpis* Edwards – Варламсаари (12 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (11 ♂♂).
- S. nigra* Meigen – Варламсаари (17 ♂♂); г. Калкупя (4 ♂♂); Мениккайоки (33 ♂♂).
- S. regni* Chandler – Варламсаари (6 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).
- S. sp1.* – Варламсаари (1 ♂). Предположительно неопределенный вид. Для уточнения статуса требуются дополнительные материалы.
- Trichonta atricauda* Zetterstedt – Варламсаари (4 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- **T. clara* Gagné – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂). Редкий голарктический вид. В Европе ранее был известен только из Бельгии и Финляндии [Gagné, 1981]. На территории России отмечается впервые.
- T. eximia* Gagné – Варламсаари (10 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- T. fissicauda* Zetterstedt – Варламсаари (2 ♂♂).
- T. flavicauda* Lundström – Варламсаари (1 ♂).
- T. fragilis* Gagné – Варламсаари (1 ♂).
- T. generosa* Gagné – Варламсаари (2 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂). Редкий голарктический вид. В России был известен только с Алтая [Zaitzev, 2003]. В Западной части Палеарктики отмечен в Норвегии [Gammelmo, Sølvi, 2006].
- T. hamata* Mik – Варламсаари (7 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).
- T. melanura* Staeger – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).
- T. perspicua* Van der Wulp – Варламсаари (1 ♂).
- T. subfusca* Lundström – Варламсаари (10 ♂♂); г. Калкупя (11 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- T. tristis* Strobl – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (1 ♂). Палеарктический вид, распространение которого пока слабо изучено, поскольку он, вероятно, мог смешиваться авторами с близким видом *T. vulcani* Dziedzicki. В Европе отмечен в Австрии и Швейцарии [Chandler, 2009]. В России известен из восточных районов [Zaitzev, 2003].
- T. vitta* Meigen – Варламсаари (19 ♂♂); г. Калкупя (8 ♂♂); Мениккайоки (11 ♂♂).
- T. vulcani* Dziedzicki – г. Калкупя (1 ♂).
- T. sp1.* – Варламсаари (3 ♂♂). Предположительно неопределенный вид, близкий к *T. terminalis* Walk.
- Zygotomyia angusta* Plassmann – Варламсаари (2 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- Z. kiddi* Chandler – Варламсаари (7 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- Z. notata* Stannius – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (5 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- Z. pictipennis* Staeger – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).

- Z. pseudohumeralis* Caspers – Варламсаари (36 ♂♂); г. Калкупя (8 ♂♂); Мениккайоки (12 ♂♂).
- Z. semifusca* Meigen – Варламсаари (8 ♂♂, 4 ♀♀); Мениккайоки (1 ♀).
- **Z. valeriae* Chandler – Варламсаари (1 ♂). Вид описан из Великобритании и на сегодня известен из ряда стран южной и центральной Европы [Chandler, 2009].
- Z. valida* Winnertz – Варламсаари (2 ♂♂).
- Z. vara* Staeger – г. Калкупя (3 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- Z. zaitzevi* Chandler – Варламсаари (11 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (5 ♂♂).
- Allodia adunca* A.Zaitzev – Варламсаари (1 ♂).
- A. alternans* Zetterstedt – Варламсаари (2 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- A. anglofennica* Edwards – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (6 ♂♂).
- A. czemyi* Landrock – Варламсаари (5 ♂♂); Мениккайоки (6 ♂♂).
- A. lugens* Wiedemann – Варламсаари (1 ♂); Варламсаари (1 ♂).
- A. lundstroemi* Edwards – Мениккайоки (1 ♂).
- A. pyxidiformis* A.Zaitzev – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (6 ♂♂).
- A. septentrionalis* Hackman – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (9 ♂♂); Раякоски (1 ♂).
- A. confusa* A. Zaitzev (= *A. simplex* A.Zaitzev) – Мениккайоки (1 ♂). Редкий голарктический вид. В Европе достоверно известен только из Фенноскандии [Chandler, 2009].
- A. truncata* Edwards – г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (3 ♂♂); Раякоски (1 ♂).
- A. tuomikoskii* Hackman – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- A. zaitzevi* Kurina – Варламсаари (5 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- Allodiopsis domestica* Meigen – Варламсаари (2 ♂♂).
- Notolopha brachycera* Zetterstedt – Мениккайоки (1 ♂).
- N. sibirica* A.Zaitzev & Maksimova – Варламсаари (1 ♂). Вид описан из Сибири [Zaitzev, Maksimova, 2000], но недавно обнаружен в Финляндии [Jakovlev et al., 2006] и Швеции [Kjærandsen et al., 2007]. Впервые отмечается на европейской части России.
- Synplasta pseudingeniosa* A.Zaitzev – Мениккайоки (1 ♂).
- Anatella lenis* Dziedzicki – Мениккайоки (1 ♂).
- A. maritima* Ostroverchova – Варламсаари (2 ♂♂). Еще один пример вида, изначально описанного из восточной Палеарктики, но сегодня известного из ряда районов Фенноскандии [Kjærandsen et al., 2007].
- A. simpatica* Dziedzicki – Варламсаари (1 ♂); Варламсаари (4 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- A. turi* Dziedzicki – Варламсаари (1 ♂).
- Brevicornu arcticum* Lundström – Варламсаари (4 ♂♂); Мениккайоки (8 ♂♂).
- B. bipartitum* Laštovka & Matile – Варламсаари (47 ♂♂); г. Калкупя (22 ♂♂); Мениккайоки (10 ♂♂).
- B. canescens* Zetterstedt – Варламсаари (2 ♂♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- B. cristatum* A. Zaitzev – Мениккайоки (2 ♂♂).
- B. fasciculatum* Lackschewitz – Мениккайоки (37 ♂♂).
- B. fennicum* Landrock – Мениккайоки (2 ♂♂).
- B. fuscipenne* Staeger – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (3 ♂♂); Мениккайоки (15 ♂♂).
- B. griseolum* Zetterstedt – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- B. improvisum* A. Zaitzev – Мениккайоки (3 ♂♂).
- B. nigrofuscum* Lundström – Мениккайоки (1 ♂).
- B. occidentale* A. Zaitzev – Мениккайоки (1 ♂). Редкий голарктический вид. В Палеарктике был известен только из Карелии [Полевой, 2000] и Норвегии [Gammelmo, Søli, 2006].
- B. ruficorne* Meigen – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (56 ♂♂); Мениккайоки (18 ♂♂).
- B. serenum* Winnertz – Мениккайоки (18 ♂♂).
- B. sericoma* Meigen – г. Калкупя (50 ♂♂); Мениккайоки (5 ♂♂).
- B. setulosum* A. Zaitzev – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- B. verralli* Edwards – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (4 ♂♂).
- Cordyla bomloensis* Kjærandsen & Kurina – Варламсаари (19 ♂♂). Вид описан из юго-западной Норвегии. Авторы [Kjærandsen, Kurina, 2004] рассматривали его как предположительно скандинавского ледникового реликта, что косвенно подтверждалось находкой в Карелии [Полевой, Хумала, 2009]. Недавнее обнаружение вида в Италии [Kurina, 2008], однако, свидетельствует о бореомонтанном характере распространения.
- C. brevicornis* Staeger – Варламсаари (10 ♂♂); г. Калкупя (11 ♂♂); Мениккайоки (29 ♂♂).
- C. crassicornis* Meigen – Мениккайоки (29 ♂♂).
- C. fasciata* Meigen – г. Калкупя (1 ♂).
- C. fusca* Meigen – Варламсаари (1 ♂).
- C. insons* Laštovka & Matile – Варламсаари (4 ♂♂).
- C. murina* Winnertz (*sensu* Zaitzev 2003) – Варламсаари (25 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- C. nitens* Winnertz (*sensu* Zaitzev 2003) – Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (3 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂).
- C. parvipalpis* Edwards – Варламсаари (289 ♂♂); г. Калкупя (3 ♂♂); г. Кораблекк (2 ♂♂).
- C. pusilla* Edwards – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (3 ♂♂).
- C. sp1.* – Варламсаари (4 ♂♂); *C. sp2.* – Варламсаари (9 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); *C. sp3.* – Варламсаари (4 ♂♂). Три вида, близкие к *C. murina* Winnertz., их описания сейчас находятся в процессе подготовки [О. Курина перс. сообщ.].
- C. sp5.* – Варламсаари (1 ♂); *C. sp6.* – Варламсаари (1 ♂). Еще два предположительно неописанных вида, для уточнения статуса которых необходимы дополнительные материалы.
- Exechia contaminata* Winnertz – Варламсаари (9 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (6 ♂♂).
- E. cornuta* Lundström – Варламсаари (7 ♂♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- E. dorsalis* Staeger – Варламсаари (25 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Скугфосс (1 ♂); Мениккайоки (28 ♂♂).
- E. exigua* Lundström – Мениккайоки (2 ♂♂).
- E. frigida* Boheman – г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- E. micans* Laštovka & Matile – Варламсаари (1 ♂).
- E. nigroscutellata* Landrock – Варламсаари (2 ♂♂).
- E. parva* Lundström – Варламсаари (1 ♂); Варламсаари (2 ♂♂); г. Калкупя (2 ♂♂); Мениккайоки (1 ♂); Скугфосс (1 ♂).
- E. parvula* Zetterstedt – Варламсаари (4 ♂♂); Мениккайоки (3 ♂♂).
- E. repanda* Johansen – Мениккайоки (1 ♂).

- **E. repandoides* Caspers – Мениккайоки (1 ♂). По последним данным [Kjærandsen et al., 2007] вид широко распространен в Европе. В России ранее не отмечался.
- E. separata* Lundström – Варламсаари (3 ♂♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (1 ♂).
- E. spinigera* Winnertz (*sensu* Zaitzev, 2003) – Мениккайоки (4 ♂♂).
- E. spinuligera* Lundström – Варламсаари (1 ♂); Варламсаари (2 ♂♂).
- E. subfrigida* Laštovka & Matile – Варламсаари (1 ♂); г. Калкупя (1 ♂); Мениккайоки (2 ♂♂).
- E. unifasciata* Lackschewitz – Варламсаари (1 ♂).
- E. unimaculata* Zetterstedt – Варламсаари (1 ♂).
- E. sp1.* – Мениккайоки (1 ♂). Возможно, неописанный вид, близкий к *E. macula* Chandler. Для уточнения статуса необходимы дополнительные материалы.
- E. sp2.* – Варламсаари (1 ♂). Данный вид, близкий к *E. Spinigera*, по имеющемуся единственному экземпляру не может быть надежно ассоциирован ни с одним из видов этой группы.
- Exechiopsis aemula* Plassmann – Варламсаари (4 ♂♂); Мениккайоки (7 ♂♂).
- E. clypeata* Lundström – Мениккайоки (2 ♂♂).
- E. indecisa* Walker – Мениккайоки (1 ♂).
- E. membranacea* Lundström – Мениккайоки (2 ♂♂).
- E. pseudoindecisa* Laštovka & Matile – Варламсаари (2 ♂♂).
- E. pseudopulchella* Lundström – Варламсаари (1 ♂); Мениккайоки (4 ♂♂).
- Pseudexechia altaica* A. Zaitzev – Варламсаари (1 ♂). Вид описан с Алтая [Зайцев, 1988] и до сих пор более нигде не отмечался. В том числе не упомянут в недавней ревизии европейской фауны [Kjærandsen, 2009]. Данная находка является первой для западной Палеарктики.
- Pseudobrachypeza helvetica* Walker – Мениккайоки (1 ♂).
- Pseudorymosia fovea* Dziedzicki – Варламсаари (1 ♂).
- Rymosia bifida* Edwards – Мениккайоки (7 ♂♂).
- R. fraudatrix* Dziedzicki – Мениккайоки (2 ♂♂).
- R sp1.* – Варламсаари (4 ♂♂). Новый вид, близкий к *R. fraudatrix*, описание которого сейчас в стадии подготовки [Й. Кьерандсен, перс. сообщ.].
- Tarnania tarnanii* Dziedzicki – Мениккайоки (2 ♂♂).

Обсуждение

Говоря об общем видовом богатстве фауны грибных комаров заповедника «Пасвик», следует отметить, что 329 видов – это довольно большая цифра для начального периода изучения, составляющая около половины количества видов, известных из скандинавских стран. Кроме того, фауна заповедника оказалась довольно интересной в зоогеографическом плане. Территория его по географическому положению находится на границе умеренного и субарктического поясов, и мы ожидали встретить здесь арктические элементы фауны, учитывая то, что таковые, несомненно, имеются среди грибных комаров, например в роде *Boletina* [Зайцев, 1994]. Однако ни один из таких видов обнару-

жить не удалось, в том числе и в сообществах горных тундр.

С другой стороны, здесь достаточно хорошо представлен комплекс видов, распространение которых, по имеющимся на сегодня данным, ограничено Фенноскандией (или исключительно, или в западной части своего ареала). Многие из таких видов тяготеют к северным областям данного региона. Пожалуй, наиболее яркими примерами являются *Boletina atridentata* и *Boletina takajii*, доходящие на юг только до широты приблизительно 66°30' (оз. Паанаярви и Чупинская губа в Карелии). При этом второй вид известен также из восточной части России [Зайцев, 1994; Ostroverkhova, Maksimova, 2000].

Конечно же, весьма любопытны находки неарктических и сибирских видов, хотя в свете последних энтомологических исследований они не вызывают сильного удивления, поскольку случаи такие нередки и неоднократно обсуждались [Kurina, 1997; Полевой, 2001; Kjærandsen et al., 2007; Kurina, Kjærandsen, 2009]. В большинстве случаев такие находки говорят не об особенностях распространения, а лишь о все еще недостаточной изученности многих регионов Голарктики.

Наиболее неожиданной является находка в заповеднике «Пасвик» вида *Zygotomyia valeriae*, основная область распространения которого охватывает южную и центральную Европу. Логично было бы в данном случае говорить о борео-монтанном типе ареала, однако пока точно не установлено, ограничено ли распространение вида в южной части ареала горными областями.

Исследования оказались возможны благодаря всесторонней поддержке администрации заповедника «Пасвик». Автор выражает особую благодарность Н. В. Поликарповой за организацию постоянных учетов ловушками Малеза в 2007 г. Работа осуществлялась при финансовой поддержке заповедника «Пасвик», РФФИ (грант № 08-04-98837-р_север_a) и программы Президиума РАН «Биоразнообразие».

Литература

Ананьева С. И., Блинушов А. Е., Хлебосолова О. А. Фауна чешуекрылых насекомых (Insecta, Lepidoptera) заповедника «Пасвик» и прилегающих к нему территорий // Экология, эволюция и систематика животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии и методики обучения биологии РГУ. Рязань, 2007. С. 37–46.

Зайцев А. И. Грибные комары рода *Sciophila* Meig. (Diptera, Mucetophilidae) Голарктики. М.: Наука, 1982. 75 с.

Зайцев А. И. Новые данные по фауне мицетофилоидных двукрылых (Diptera, Mucetophiloidea)

Горного Алтая // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 5. С. 72–78.

Зайцев А. И. Грибные комары фауны России и сопредельных регионов. М.: Наука, 1994. 288 с.

Полевой А. В. Грибные комары (Diptera: Bolitophilidae, Ditomyiidae, Keroplatidae, Diadocidiidae, Mycetophilidae) Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 84 с.

Полевой А. В. Зоогеографический анализ фауны грибных комаров (Diptera, Mycetophilidae) Карелии // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Б. «Биология». 2001. Вып. 2. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 119–124.

Полевой А. В., Хумала А. Э. Насекомые // Материалы инвентаризации природных комплексов и природоохранная оценка территории «Чукозеро». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 85–89, 134–136.

Полевой А. В., Хумала А. Э. Насекомые // Природный комплекс горы Воттоваара: особенности, современное состояние, сохранение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 106–118.

Трушицина О. С. Фауна жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) заповедника «Пасвик» и прилегающих к нему территорий – аннотированный список видов // Экология, эволюция и систематика животных. Сб. науч. трудов кафедры зоологии и методики обучения биологии РГУ. Рязань, 2007. С. 123–128.

Хумала А. Э., Полевой А. В. Насекомые // Скальные ландшафты Карельского побережья Белого моря: природные особенности, хозяйственное освоение, меры по сохранению. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 125–136.

Chandler P. J. New records and nine additions to the British list of Fungus gnats of the smaller families and sub-families (Diptera: Mycetophiloidea) // British Journal of Entomology and Natural History. 1992. Vol. 5. P. 107–126.

Chandler P. J. Fauna Europaea: Mycetophilidae // Fauna Europaea version 2.1. 2009. URL: <http://www.faunaeur.org> (дата обращения: январь 2010).

Gagné R. J. A monograph of Trichonta with a model for the distribution of Holarctic Mycetophilidae (Diptera) // Techn. Bull. USDA. 1981. Vol. 1638. P. 1–64.

Gammelmo Ø., Sæli G. E. E. Norwegian fungus gnats of the family Mycetophilidae (Diptera, Nematocera) // Norw. J. Ent. 2006. Vol. 53. P. 57–69.

Jakovlev E. B., Kjørandsen J., Polevoi A. V. Seventy species of fungus gnats new to Finland (Diptera: Mycetophilidae) // Sahlbergia. 2006. Vol. 11. P. 22–39.

Janse R. M., Didham R. Rangomaramidae fam. nov. from New Zealand and implications for the phylogeny of the Sciaroidea (Diptera: Bibionomorpha) // Studia dipterologica. Suppl. 2002. Vol. 11. P. 1–60.

Kjørandsen J. The genus *Pseudexechia* Tuomikoski re-characterized, with a review of European species (Diptera: Mycetophilidae) // Zootaxa. 2009. Vol. 2056. P. 1–45.

Kjørandsen J., Hedmark K., Kurina O. et al. Annotated checklist of fungus gnats from Sweden (Diptera: Bolitophilidae, Diadocidiidae, Ditomyiidae, Keroplatidae and Mycetophilidae) // Insect Systematics & Evolution, Supplement. 2007. Vol. 65. P. 1–165.

Kjørandsen J., Kurina O. A new species of *Cordyla* Meigen from Norway (Diptera: Mycetophilidae) // Norw. J. Ent. 2004. Vol. 51. P. 137–143.

Kurina O. *Greenomyia mongolica* Laštovka et Matile, 1974 (Diptera, Mycetophilidae) found in Estonia // Int. J. Dipterol. Res. 1997. Vol. 8, N 2. P. 69–71.

Kurina O. Notes on fungus gnats (Diptera, Mycetophiloidea) in northeastern Fennoscandia // Int. J. Dipterol. Res. 1999. Vol. 10, N 3. P. 151–154.

Kurina O. Diptera Stelviana. 4.3.23 Sciaroidea excl. Sciaridae // Studia dipterologica. Suppl. 2008. Vol. 16. P. 245–293.

Kurina O., Kjørandsen J. A Siberian fungus gnat (Diptera: Mycetophilidae) species found in Estonia // Entomol. Fennica. 2009. Vol. 20, N 1. P. 56–60.

Laštovka P., Ševčík J. A review of the Czech and Slovak species of *Docosia* Winnertz (Diptera: Mycetophilidae), with atlas of the male and female terminalia // Casopis Slezského Zemskeho Muzea Serie A Vedy Prirodni. 2006. Vol. 55. P. 1–37.

Nielsen T. R. Hoverflies (Dipt., Syrphidae) in the arctic Pasvik valley, Norway // Norw. J. Ent. 1998. Vol. 45, N 1–2. P. 83–92.

Nielsen T. R. *Cheilisia naruska* Haarto & Kerppola, 2007 and *Sphegina montana* Becker, 1921 in Pasvik, North Norway (Diptera, Syrphidae) // Norw. J. Ent. 2008. Vol. 55. P. 235–236.

Ostroverkhova G. P., Maksimova Y. A preliminary list of the fungus gnats (Diptera, Sciaroidea, excluding Sciaridae) from Kuznetsk Alatau Mountains // Int. J. Dipterol. Res. 2000. Vol. 11, N 3. P. 145–155.

Polevoi A. V., Jakovlev E. B., Zaitzev A. I. Fungus gnats (Diptera: Bolitophilidae, Diadocidiidae, Keroplatidae and Mycetophilidae) new to Finland // Entomol. Fennica. 2006. Vol. 17. P. 161–169.

Ševčík J. The identity of *Mycetophila obsoleta* Zetterstedt, 1852 and the description of *M. boreocruciator* sp. n. (Diptera, Mycetophilidae) // Biologia. Bratislava, 2003. Vol. 58. P. 201–204.

Sæli G. E. E., Kjørandsen J. Additions to the Norwegian fauna of fungus gnats (Diptera, Mycetophilidae) // Norw. J. Ent. 2008. Vol. 55. P. 31–41.

Väisänen R. A monograph of the genus *Mycomya* Rondani in the Holarctic region (Diptera, Mycetophilidae) // Acta Zool. Fennica. 1984. Vol. 177. P. 1–346.

Wikan S., Makarova O., Aarseth T. Pasvik. Norsk-russisk naturreservat. Пасвик. Норвежско-российский заповедник. Oslo: Grønvald Dreyer, 1994. 96 p.

Zaitzev A. I., Polevoi A. V. New species of fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) from Kivach Nature Reserve // Entomol. Fennica. 1995. Vol. 6. P. 185–195.

Zaitzev A. I. New species of the *Mycetophila vittipes* – group from Russia (Diptera: Mycetophilidae) // Zoosystematica Rossica. 1999. Vol. 8, N 1. P. 183–187.

Zaitzev A. I., Maksimova Y. V. The Palaearctic species of subgenus *Notolopha* Tuomik. (Diptera, Mycetophilidae) // Int. J. Dipterol. Res. 2000. Vol. 11, N 4. P. 175–179.

Zaitzev A. I. Fungus gnats (Diptera, Sciaroidea) of the fauna of Russia and adjacent regions. Part 2. // Int. J. Dipterol. Res. 2003. Vol. 14, N 2–4. P. 77–386.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:**Полевой Алексей Владимирович**

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: alexei.polevoi@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Polevoi, Alexey

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

УДК 574.587:282.3(470.21)

ФОРМИРОВАНИЕ ЗООБЕНТОСА ПОРОГОВЫХ УЧАСТКОВ РЕК СЕВЕРО-ЗАПАДА МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ В ЗОНЕ ПОВЫШЕННЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

И. А. Барышев

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В результате обследования пороговых участков рек северо-западной части Мурманской области выявлены видовой состав, численность и биомасса зообентоса. Основные биотопы – мелковалунный грунт с большой долей гальки и поверхность крупных валунов. Количество макрофитов невелико. Показано, что состав и количественные характеристики донных сообществ определяются комплексом факторов, в частности, гидрологическими условиями в биотопе, особенностями субстрата, количеством макрофитов, близостью проточного озера выше по течению. Выявлено влияние техногенного загрязнения на видовое разнообразие и количественные характеристики зообентоса.

Ключевые слова: зообентос, реки, пороги, Мурманская область, биотопы, загрязнение, тяжелые металлы.

I. A. Baryshev. FORMATION OF ZOOBENTHOS IN RIVER RAPIDS IN THE NORTH-WEST OF THE MURMANSK REGION UNDER HEAVY METAL IMPACT

Zoobenthos of rapids of the rivers of North-western part of the Murmansk region was study. A survey identified the species composition, abundance and biomass of zoobenthos. Key biotopes – small boulders ground with a large proportion of gravel and the surface of large boulders with few macrophytes. It was shown that the species composition, abundance and biomass of benthic communities are determined by complex factors, in particular, the hydrological conditions in the biotope, substrate characteristics, density of macrophytes, the nearness of the flow lake upstream. The effect of industrial pollution on the species diversity and quantitative characteristics of zoobenthos was revealed.

Key words: zoobenthos, the rivers, rapids, Murmansk region, biotopes, pollution, heavy metals.

Введение

Геологическая молодость ландшафтов Фенноскандии обуславливает слаборазработанные русла рек с большими уклонами, множеством порогов и перекатов. На таких участках формируется специфическое донное сообщество –

литореофильный биоценоз. Настоящая работа посвящена исследованию зообентоса пороговых участков рек северо-запада Мурманской области.

Несмотря на то, что по сравнению с другими областями России, Восточная Фенноскандия в целом отличается хорошей гидробиологической

изученностью [Жадин, 1940; Нилова, 1966; Хренников, 1983, 1987; Задорина, 1985; Барышев, Веселов, 2005; Барышев и др., 2005; Яковлев, 2005], зообентос пороговых участков рек северо-западной части Мурманской области исследован недостаточно, в литературе представлено мало данных о составе, численности и биомассе [Яковлев, 1998, 2002, 2005; Khrennikov et al., 2007].

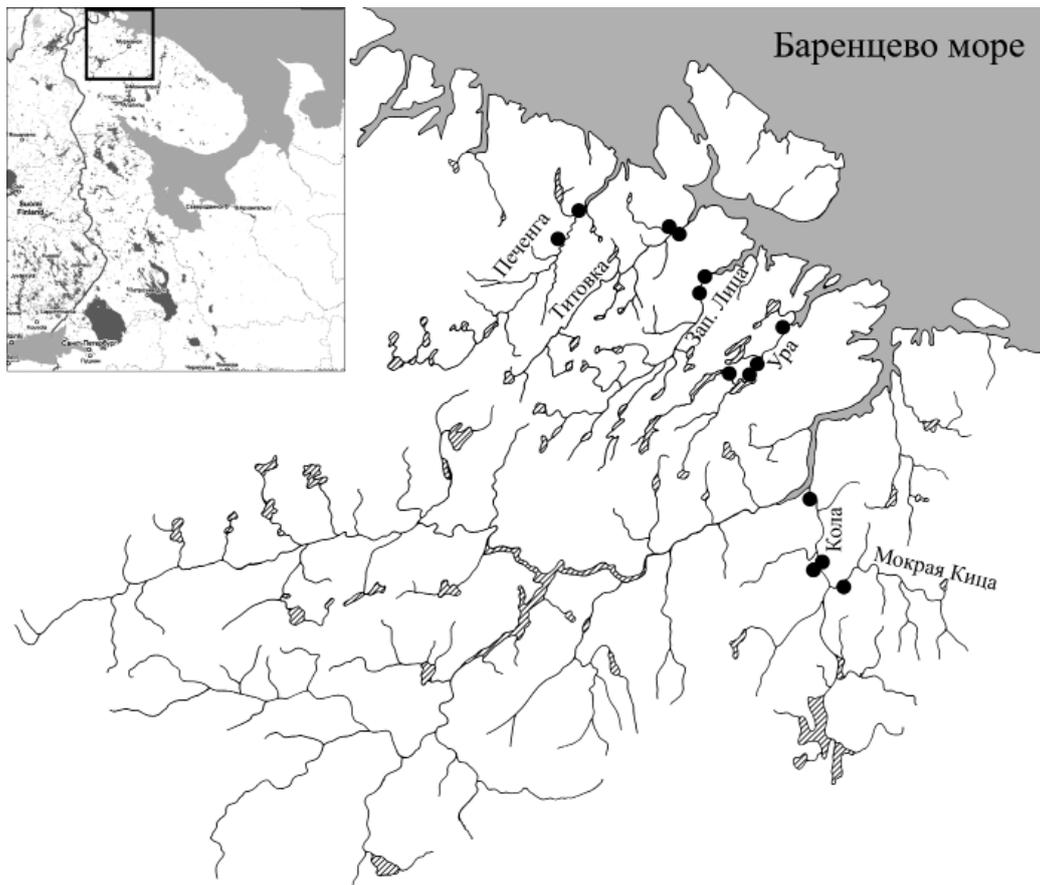
Вместе с тем, водные экосистемы этого района Мурманской области испытывают мощную техногенную нагрузку со стороны горнодобывающих, перерабатывающих, химических и энергетических предприятий [Ежегодники..., 1960–1992; Яковлев, 2005]. Наибольшее загрязнение исходит от комбинатов «Печенганикель» (г. Никель) и «Североникель» (г. Мончегорск). Пылевые выбросы этих предприятий, стоки плавильных цехов, шламоотвалов, хвостохранилищ и рудников являются источниками повышенных концентраций Ni, Cu, Co, Zn, Cd и Hg в поверхностных слоях донных отложений [Моисеенко, 1997; Даувальтер, Канищев, 2008]. Наибольшие концентрации тяжелых металлов, превышающие фоновые значения от 10 до 380 раз, обнаружены в радиусе до 10 км от источников загрязнения. На расстоянии до 30 км

наблюдается значительное уменьшение (до 3–7 фоновых значений) загрязнения. Близкие к фоновым значения выявлены на расстоянии более 100 км [Даувальтер, 1995; Моисеенко, 1997]. Также существенное влияние на экосистемы поверхностных вод оказывает закисление, вызванное атмосферным выпадением кислотообразующих веществ [Яковлев, 1998].

В связи с этим целью настоящей работы заключалась в выявлении распространенных биотопов пороговых участков, уточнении видового состава, определении численности и биомассы зообентоса рек северо-западной части Мурманской области, оценке степени влияния техногенного загрязнения на донные сообщества.

Методы

Сбор материала проводили на пороговых участках 5 речных систем, расположенных в северо-западной части Мурманской области. Станции отбора проб расположены в приустьевых участках речных систем (нижнее течение), в среднем течении и в ручьях для выявления динамики качественных и количественных характеристик зообентоса от истока к устью (рис.).



Карта-схема речной сети северо-западной части Кольского полуострова и станций отбора проб (отмечены точками)

Пробы зообентоса отбирали в дневное время 26–30 июля 2007 г. с использованием количественной рамки типа «Surber» площадью 0,04 м² [Методические рекомендации..., 1989]. На порогах рек выбирали участки с глубинами 0,2–0,5 м и скоростями течения 0,3–0,7 м/с. С каждой станции отбирали 1–2 количественные пробы (на нескольких станциях количественные учеты не проведены в связи с поднявшимся уровнем воды), производили качественные сборы донных беспозвоночных, измеряли температуру, скорость течения, глубину и определяли фракционный состав грунта [Методические рекомендации..., 1989]. Собранный материал фиксировали 70 % раствором спирта. При камеральной обработке определяли систематическое положение организмов, численность и биомассу по группам. Количество проб, даты сбора, основные характеристики станций представлены в табл. 1.

Всего было собрано и обработано 28 (14 количественных и 14 качественных) проб с 14 участков 5 речных систем. Идентификацию организмов зообентоса проводили по Определителю пресноводных беспозвоночных России и

сопредельных территорий [1997, 1999, 2001], Определителю пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР [1977], Определителю веснянок Фенноскандии и Дании [Lillehammer, 1988].

Содержание тяжелых металлов в речной воде подвержено резким колебаниям в связи с динамичностью стока [Яковлев, 2002]. Наибольшие концентрации отмечаются в зимне-весенний период и достигают максимума в период половодья [Моисеенко, 1997; Даувальтер и др., 2009]. В связи с высокой проточностью речных систем на пороговых участках накопление тяжелых металлов в осадках невелико [Даувальтер и др., 2009]. Таким образом, на структуру зообентоса преимущественно влияют предыдущие критические периоды повышения концентраций тяжелых металлов и закисления, которые затруднительно зафиксировать при разовых съемках [Яковлев, 1998]. В табл. 2 приведены расстояния от станций отбора проб до источников загрязнения, позволяющие оценить возможную концентрацию тяжелых металлов в критические периоды.

Таблица 1. Характеристика собранного материала

Река	Статус	Координаты	N _{кол.} [*]	N _{кач.} [*]	Грунт**	Макрофиты
Печенга	Малый приток	69°26'57" с. ш. 31°02'43" в. д.	1	1	Вм, Гк	<i>Fontinalis</i> ~ 20 %; <i>Zignema</i> , <i>Stiganema</i> ~ 10 %
	Нижнее течение	69°32'43" с. ш. 31°12'59" в. д.	2	1	Гк, Вм	<i>Zignema</i> , <i>Stiganema</i> ~ 20 %
Титовка	Нижнее течение	69°30'29" с. ш. 31°53'06" в. д.	–	2	Вк, Вс	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %, <i>Zignema</i> , <i>Stiganema</i> ~ 10 %
	Малый приток	69°30'36" с. ш. 31°53'20" в. д.	2	–	Гк, Вм, Пк	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
Западная Лица	Среднее течение	69°21'16" с. ш. 32°07'46" в. д.	–	1	Вк, Вс	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
	Малый приток	69°22'46" с. ш. 32°06'35" в. д.	2	1	Гк, Вм	<i>Zignema</i> , <i>Stiganema</i> , <i>Scytonema</i> ~ 10 %
Ура	Нижнее течение	69°16'58" с. ш. 32°47'24" в. д.	1	1	Вм, Гк	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
	Исток из озера	69°11'10" с. ш. 32°36'59" в. д.	1	1	Вм	<i>Zignema</i> , <i>Stiganema</i> ~ 30 %
	Среднее течение	69°10'19" с. ш. 32°34'58" в. д.	1	1	Вс	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
	Малый приток	69°09'28" с. ш. 32°25'09" в. д.	2	1	Вм	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
Кола	Нижнее течение	68°52'37" с. ш. 33°01'30" в. д.	–	1	Вк, Вс	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
	Малый приток	68°40'27" с. ш. 33°07'56" в. д.	1	1	Вм, Гк	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
	Среднее течение	68°40'24" с. ш. 33°08'13" в. д.	–	1	Вк, Вс	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
	Крупный приток	68°36'51" с. ш. 33°14'51" в. д.	1	1	Вк, Вс	<i>Fontinalis</i> ~ 5 %
Всего	14		14	14		

Примечание. * N_{кол.} – число количественных проб, шт.; N_{кач.} – число качественных проб, шт. ** Приведены преобладающие фракции грунта в соответствии с классификацией М. В. Кленовой [1931] в модификации [Калужин и др., 2009]: Вк – валун крупный, Вс – валун средний, Вм – валун мелкий, Гк – галька, Пк – песок.

Ближе к источнику загрязнения находится р. Печенга, берущая свое начало на сильно загрязненной территории около комбината «Печенганикель». Река Кола, удаленная от комбината «Печенганикель», кроме влияния комбината «Североникель», испытывает значительную антропогенную нагрузку со стороны ЖКХ г. Оленегорска и расположенных на берегах поселков, в нее поступают сточные воды с полей, территорий навозохранилищ и жижесборников нескольких совхозов и птицефабрик. Из исследованных рек в наибольшем удалении от источников загрязнения находятся Ура и Западная Лица.

Результаты

В составе зообентоса выявлены организмы следующих групп: Porifera, Bryozoa, Nematoda, Oligochaeta, Acari (Hydracarina), Gastropoda, Bivalvia, Insecta. Насекомые представлены отрядами Ephemeroptera (*Baetis rhodani* (Pictet 1843), *B. fuscatus* (Linnaeus 1761), *B. vernus* Curtis 1834, *Acentrella lapponica* Bengtsson 1912, *Serratella ignita* (Poda 1761), *Ephemerella mucronata* (Bengtsson 1909), *Paraleptophlebia* sp., *Heptagenia dalecarlica* (Bengtsson 1912), *Afghanurus joernensis* (Bengtsson 1909), *Metretopus borealis* (Eaton 1871)), Plecoptera (*Leuctra digitata* Kempny 1899, *L. nigra* (Olivier 1811), *L. fusca* (Linnaeus 1758), *Arcynopteryx compacta* (McLachlan 1872), *Isogenus nubecula* Newman 1833, *Isoperla difformis* (Klapalek 1909), *Diura nanseni* (Kempny 1900), *Diura* sp., *Amphinemura borealis* (Morton 1894), *Protonemura intricata* (Ris 1902), *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus 1758)), Trichoptera (*Rhyacophila obliterated* McLachlan 1863, *Rhyacophila nubila* Zetterstedt 1840, *Psychomyia pusilla* (Fabricius 1781), *Arctopsyche ladogensis* (Kolenati 1859), *Hydropsyche newae* Kolenati 1858, *Hydropsyche saxonica* McLachlan 1884, *Hydropsyche* sp., *Philopotamus montanus* (Donovan 1813), *Brachycentrus subnubilus* Curtis 1834, *Micropterna sequax* McLachlan 1875, *Lepidostoma hirtum* (Fabricius 1775), *Polycentropus flavomaculatus* (Pictet 1834), *Oxyethira* sp.), Coleoptera (*Elmis maugetii maugetii* Latreille 1798) и Diptera. Из двукрылых отмечены Simuliidae (*Helodon rufus* (Meigen 1838), *Prosimulium* (*Prosimulium*) *hirtipes* (Fries 1824),

Simulium (*Nevermannia*) *angustitarse* (Lundstrom 1911), *Simulium* (*Boophthora*) *erythrocephalum* (De Geer 1776), *Cnetha cornifera* Yankovsky 1979, *Schoenbaueria brachyarthra* Rubzov 1956, *Simulium* sp.), Chironomidae (*Microtendipes* gr. *pedelus*, *Micropsectra* sp., *Eukiefferiella* sp., *Orthocladus* sp., *Paracladius* sp., *Paratrichocladus* sp., *Cricotopus* gr. *bicinctus*, *Cricotopus* sp., *Tvetenia* sp., *Diamesa* sp., *Rheotanytarsus curtistylus*, *Limnophyes* sp. *Ablabesmyia* sp., *Zavrelimyia* sp.) и Ceratopogonidae. Всего выявлено 64 вида и таксонов надвидового ранга. По рекам число отмеченных видов и групп варьировало от 20 (р. Титовка) до 38 (р. Ура).

Численность зообентоса в среднем составила $1481 \pm 248,6$ экз./м², биомасса – $2,1 \pm 0,50$ г/м². Средние данные по отдельным речным системам представлены в табл. 3.

Пороговые участки рек северо-запада Мурманской области отличаются относительно небольшим количеством макрофитов и водорослей. Преобладающие биотопы – мелкий валун и галька с малым количеством мха и водорослей, верхняя сторона камня без значительного количества мха и водорослей. Участки с песчаным грунтом на пороговых участках занимают небольшую площадь. По отдельным биотопам численность и биомасса зообентоса существенно различались (табл. 4). Наибольшие численность и биомасса выявлены в месте локального скопления личинок мошек на поверхности валуна – 62 тыс. экз./м² и 170 г/м². Наименьшие – на участке с песчаным грунтом – 425 экз./м² и 0,24 г/м².

Для выявления закономерностей формирования зообентоса в водотоках разного размера нами проведено сравнение донных сообществ лесных ручьев, среднего и нижнего течения рек (табл. 5).

Наименьшие численность и биомасса зообентоса выявлены в лесных ручьях – верхнем течении речных систем. В реках среднего размера отмечена наибольшая численность зообентоса, в крупных реках – биомасса. На всех обследованных порогах доминируют представители амфибиотических насекомых – личинки хирономид и поденок. Однако есть различия в видовом составе – в ручьях из поденок доминируют *Baetis rhodani*, *Acentrella lapponica*, в более крупных водотоках – *Baetis vernus*, *Serratella ignita*, *Afghanurus joernensis*.

Таблица 2. Расстояние от станций отбора проб до основных источников загрязнения, км

Источник загрязнения	Река				
	Печенга	Титовка	Западная Лица	Ура	Кола
Печенганикель	15	40	60	90	120
Североникель	170	170	160	150	60

Таблица 3. Средняя численность (экз./м², числитель) и биомасса (г/м², знаменатель) зообентоса

Группа	Речная система				
	Печенга	Титовка	Западная Лица	Кола	Ура
Nematoda	<u>8.3</u> 0,01	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00	<u>131.3</u> 0,01	<u>0.0</u> 0,00
Oligochaeta	<u>0.0</u> 0,00	<u>12.5</u> 0,03	<u>25.0</u> 0,04	<u>200.0</u> 0,05	<u>50.0</u> 0,15
Bivalvia	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00	<u>87.5</u> 0,10	<u>0.0</u> 0,00
Gastropoda	<u>8.3</u> 0,25	<u>12.5</u> 0,16	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00
Acari	<u>25.0</u> 0,02	<u>0.0</u> 0,00	<u>12.5</u> 0,02	<u>12.5</u> 0,01	<u>0.0</u> 0,00
Ephemeroptera	<u>266.7</u> 0,47	<u>12.5</u> 0,09	<u>412.5</u> 0,51	<u>568.8</u> 0,70	<u>87.5</u> 0,16
Plecoptera	<u>16.7</u> 0,02	<u>50.0</u> 0,06	<u>50.0</u> 0,13	<u>62.5</u> 0,05	<u>12.5</u> 0,01
Trichoptera	<u>41.7</u> 0,60	<u>12.5</u> 0,04	<u>12.5</u> 0,06	<u>68.8</u> 0,91	<u>12.5</u> 0,69
Coleoptera	<u>91.7</u> 0,03	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00	<u>37.5</u> 0,02	<u>12.5</u> 0,01
Simuliidae	<u>83.3</u> 0,13	<u>0.0</u> 0,00	<u>50.0</u> 0,30	<u>506.3</u> 0,61	<u>25.0</u> 0,03
Chironomidae	<u>1366.7</u> 1,17	<u>575.0</u> 0,15	<u>612.5</u> 0,15	<u>462.5</u> 0,18	<u>387.5</u> 0,18
Diptera n/d	<u>33.3</u> 1,00	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00	<u>0.0</u> 0,00
Всего	<u>1942</u> 3,7	<u>675</u> 0,5	<u>1175</u> 1,2	<u>2138</u> 2,6	<u>588</u> 1,2

Таблица 4. Численность и биомасса зообентоса исследованных биотопов

Биотоп	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Доминирующие виды	N*
Мелкий валун и галька с малым количеством мха и водорослей	1654 ± 295	1,6 ± 0,35	<i>Baetis rhodani</i> , <i>B. fuscatus</i> , <i>B. vernus</i> , <i>Acentrella lapponica</i> , <i>Oligochaeta</i> spp., <i>Simuliidae</i> spp., <i>Chironomidae</i> spp.	6
Верхняя сторона камня без значительного количества мха и водорослей	558 ± 30,0	1,6 ± 0,69	<i>Baetis fuscatus</i> , <i>Baetis rhodani</i> , <i>Leuctra</i> sp., <i>Elmis maugetti</i> , <i>Simuliidae</i> spp., <i>Chironomidae</i> spp.	3
Скопление нитчатых водорослей	2408 ± 314	4,2 ± 1,54	<i>Baetis vernus</i> , <i>Bivalvia</i> spp., <i>Rhyacophila nubila</i> , <i>Simuliidae</i> spp.	3
Локальное скопление личинок мошек на камне	62625	170,3	<i>Schoenbaueria brachyarthra</i> , <i>Simuliidae</i> spp., <i>Rhyacophila oblitterata</i>	1
Песчаный грунт	425	0,43	<i>Chironomidae</i> spp., <i>Leuctra</i> sp.	1

Примечание. *N – число количественных проб.

Таблица 5. Особенности макрозообентоса водотоков разного размера

Статус водотока	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Доминирующие организмы
Лесные ручьи	1064 ± 254	1,2 ± 0,31	<i>Chironomidae</i> spp., <i>Ephemeroptera</i> (<i>Baetis rhodani</i> , <i>B. fuscatus</i> , <i>Acentrella lapponica</i>), <i>Oligochaeta</i> , <i>Simuliidae</i> (<i>Helodon rufus</i> , <i>Prosimulium hirtipes</i>)
Среднее течение	2367 ± 516	2,3 ± 0,80	<i>Ephemeroptera</i> (<i>Baetis vernus</i> , <i>Serratella ignita</i>), <i>Chironomidae</i> spp., <i>Simuliidae</i> spp., <i>Bivalvia</i> , <i>Trichoptera</i> (<i>Rhyacophila nubila</i> , <i>Hydropsyche newae</i> , <i>Hydropsyche</i> sp.)
Нижнее течение	1567 ± 536	3,9 ± 1,65	<i>Chironomidae</i> spp., <i>Ephemeroptera</i> (<i>Baetis vernus</i> , <i>Serratella ignita</i> , <i>Afghanurus joemensis</i>), <i>Coleoptera</i> (<i>Elmis maugetti</i>)

Для оценки влияния проточного озера на количественные характеристики зообентоса мы разделили станции на две группы: расположенные менее 1 км ниже водоема и те, выше которых на протяжении 1 км озера нет. Как было

показано нами ранее [Барышев и др., 2009], из проточного озера в реку поступает значительное количество планктона, и на протяжении 0,5–1 км наблюдается увеличение численности и биомассы зообентоса. На реках северо-запада

Мурманской области количественные характеристики зообентоса на станциях ниже проточных озер составили 2683 ± 421 экз./м² и $2,7 \pm 0,66$ г/м²; в отсутствии влияния озер – 1120 ± 203 экз./м² и $1,9 \pm 0,63$ г/м².

Основными последствиями загрязнения водной среды тяжелыми металлами для донных сообществ являются: 1. Возрастание относительной биомассы хищников; 2. Качественное и количественное обеднение сообществ; 3. Снижение доли чувствительных видов – личинок поденок, веснянок, моллюсков, увеличение доли хирономид, полицентроподид и гидропсид [Яковлев, 2002]. Основные параметры донных сообществ, изменяемые под действием загрязнения тяжелыми металлами приведены в табл. 6.

Обсуждение

Доминирование в составе зообентоса личинок амфибиотических насекомых, в частности, представителей Chironomidae и Ephemeroptera, выявленное в данной работе, обычно для порогов рек Восточной Фенноскандии. Большинство выявленных видов имеют широкое распространение и часто встречаются в реках. Сравнение средних количественных характеристик зообентоса исследованных речных систем выявило существенное варьирование по участкам – от 588 до 2138 экз./м² и от 0,5 до 3,7 г/м². Вероятно, это связано с гидрологическими особенностями обследованных порогов и речных грунтов и, таким образом, с различиями в формирующихся биотопах.

В целом, характеристики донных сообществ определяются особенностями преобладающего биотопа – мелкого валуна и гальки с малым количеством мха и водорослей. Существенную площадь в исследованных реках занимает биотоп верхней стороны валунов с небольшим количеством мха и водорослей. Как показали наши исследования, численность беспозвоночных организмов здесь относительно невелика, но биомасса сопоставима с таковой в биотопе мелкого валуна и гальки. Песчаный субстрат постоянно перемещается

течением и отличается нестабильностью, что, вероятно, обуславливает низкие количественные характеристики зообентоса. Большое количество нитчатых водорослей обнаружено ниже проточных озер. Ниже проточного озера выявлено и локальное скопление мошек на течении – до 62,6 тыс. экз./м² и 170,3 г/м². Как показывает проведенное нами сравнение, участки ниже проточных озер отличаются повышенными количественными характеристиками зообентоса. Таким образом, можно говорить о существенном влиянии проточных озер на формирование донных сообществ пороговых участков рек. Выявленные в ходе настоящей работы различия в составе, численности и биомассе зообентоса различных участков речных систем позволяют оценить особенности донных сообществ в различных зонах речного континуума [Vanote et al., 1980]. Лесные ручьи соответствуют зоне кренали в данной концепции, пороговые участки средних и крупных водотоков – зоне ритрали.

Наши исследования не выявили увеличения доли хищников в донных сообществах рек, расположенных вблизи источников загрязнения тяжелыми металлами. Относительная биомасса хищников существенно варьировала по участкам – максимальная доля хищников по биомассе (0,87) выявлена в нижнем течении р. Уры и сформирована преимущественно личинками ручейника *Arctopsyche ladogensis*. Наименьшая относительная биомасса хищников (0,10–0,12) отмечена в зообентосе рек Титовки и Печенги (см. табл. 6). Возможно, загрязнение тяжелыми металлами отражается на речных донных сообществах иначе, чем на зообентосе озер, для которых тезис об увеличении доли хищников в условиях загрязнения справедлив.

В результате сопоставления числа отмеченных видов и таксонов надвидового ранга в каждой из речных систем тенденции к их сокращению вблизи источников загрязнения тяжелыми металлами не выявлено. Вместе с тем отмечена тенденция к снижению доли чувствительных к загрязнению тяжелыми металлами видов [Яковлев, 2002] по мере приближения к комбинату «Печенганикель».

Таблица 6. Основные параметры донных сообществ, изменяемые под действием загрязнения тяжелыми металлами

Характеристика	Река				
	Печенга	Титовка	Западная Лица	Ура	Кола
Относительная биомасса хищников	0,12	0,10	0,31	0,39	0,12
Число видов и таксонов надвидового уровня	32	20	30	38	36
Доля видов, чувствительных к загрязнению*	0,28	0,22	0,30	0,41	0,47

Примечание. *Личинки поденок, веснянок, моллюски [Яковлев, 2002].

Численность и биомасса зообентоса пороговых участков рек северо-запада Мурманской области существенно ниже, чем было выявлено ранее в реках других частей Восточной Фенноскандии – 6–14 тыс. экз./м² и 4–16 г/м² [Khrennikov et al., 2007]. Выявленное различие может быть связано как с северным расположением исследованной территории и, соответственно, с суровыми климатическими условиями, так и с комплексным воздействием техногенного загрязнения.

Оценка влияния техногенного загрязнения на донные сообщества порогов рек посредством закисления вод проведена нами в соответствии с биологической шкалой распределения видов организмов и таксонов, выведенной для Фенноскандии и Кольского п-ова [Яковлев, 1998]. В составе донных сообществ обследованных участков присутствуют виды, указывающие на незначительную степень закисления вод (*Baetis vernus*, *B. spp.*, *Acentrella lapponica*, *Arctopsyche ladogensis*, *Philopotamus montanus*, *Metretopus borealis*). Даже в р. Печенге, протекающей непосредственно вблизи источника загрязнения, выявлены *Gastropoda* и *Baetis vernus*, что свидетельствует о малом значении закисления как фактора формирования зообентоса данных водотоков. Возможно, это связано с тем, что содержание металлов в толще воды невелико, в основном они оседают в донные отложения [Даувальтер, Канищев, 2008]. Вероятно, по этой причине сообщества порогов рек, где осаждение осадков происходит в меньшей степени, чем в озерах и на плесах, менее подвержены их влиянию. На снижение роли фактора закисления в проточной воде и способность речных биоценозов быстро восстанавливаться указывает В. А. Яковлев [2002, 2005].

Заключение

В настоящей работе выявлены основные характеристики зообентоса пороговых участков северо-запада Мурманской области. Для пороговых участков рек данного региона наиболее распространены биотопы – мелкогалунный грунт с большой долей гальки и поверхность крупных валунов. Количество мха *Fontinalis* и нитчатых водорослей на большинстве участков невелико. Состав, численность и биомасса донных сообществ определяются комплексом факторов, в частности, гидрологическими условиями в биотопе, особенностями субстрата, близостью проточного озера выше по течению и др. Выявлено снижение числа видов в зоне наиболее интенсивного загрязнения тяжелыми металлами. Прослежена тенденция снижения

биомассы зообентоса на территории северо-запада Мурманской области по сравнению с другими территориями Севера Фенноскандии.

Литература

Барышев И. А., Веселов А. Е. Количественная характеристика зообентоса некоторых рек бассейна Белого моря (Карельский, Терский и Архангельский берега) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 23–30.

Барышев И. А., Веселов А. Е., Зубченко А. В., Калюжин С. М. Беспозвоночные организмы выростных участков молоди атлантического лосося в бассейне реки Варзуги // Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2005. С. 21–30.

Барышев И. А., Кухарев В. И., Круглова А. Н. Влияние проточного озера на структуру зообентоса реки (на примере оз. Кедрозера, р. Лижмы, бассейна Онежского озера) // Матер. XXVIII междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск, Республика Карелия, Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 66–72.

Даувальтер В. А. Концентрации тяжелых металлов в донных отложениях озер Кольского полуострова как индикатор загрязнения водных экосистем // Проблемы химического и биологического мониторинга экологического состояния водных объектов Кольского Севера. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 1995. С. 24–35.

Даувальтер В. А., Канищев А. А. Геоэкологическая обстановка водоемов в зоне влияния ГМК «Печенганикель» // Вестник МГТУ. 2008. Т. 11, № 3. С. 398–406.

Даувальтер В. А., Кашулин Н. А., Сандимиров С. С., Раткин Н. Е. Оценка баланса тяжелых металлов (Ni и Cu) на водосборе субарктического озера (на примере Чунозера) // Вестник МГТУ. Т. 12, № 3. 2009. С. 507–515.

Ежегодники качества поверхностных вод на территории деятельности Мурманского УГКС Госкомгидромета. 32 тома за период 1960–1992 гг. Мурманск, 1961–1992.

Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. М.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 698–722.

Задорина В. М. Гидробиологическая характеристика некоторых рек Кольского полуострова // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Сб. науч. тр. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 138–148.

Калюжин С. М., Веселов А. Е., Лумме Я. И. Лососевые реки полуострова Рыбачий. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 180 с.

Кленова М. В. Отчет о работе комиссии по механическому составу грунтов при Государственном океанографическом институте // Бюллетень Гос. океанографич. института. 1931. Вып. 1. 8 с.

Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск: Ин-т биологии КарНЦ АН СССР, 1989. 42 с.

Моисеенко Т. И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы субарктики. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 1997. 263 с.

Нилова О. И. Гидробиологическая характеристика реки Поноя и ее притоков // Рыбы Мурманской области. Мурманск: Мурманск. кн. изд-во, 1966. С. 105–112.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометиздат, 1977. 511 с.

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

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

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

Хренников В. В. Механизм и скорость формирования донных биоценозов в лососевых реках // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Ин-т биол. Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 146–162.

Хренников В. В. Сезонная динамика бентофауны в лососевых реках Карелии и Кольского полуострова // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск: Ин-т биол. Карел. филиала АН СССР, 1987. С. 65–69.

Яковлев В. А. Оценка степени закисления поверхностных вод северо-восточной части Фенноскандии по зообентосу // Водные ресурсы. 1998. Т. 25, № 2. С. 244–251.

Яковлев В. А. Воздействие тяжелых металлов на пресноводный зообентос: 2. Последствия для сообществ // Экологическая биохимия. 2002. Т. 11, № 2. С. 117–132.

Яковлев В. А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд.-во Кольского НЦ РАН, 2005. Ч. 1. 161 с. Ч. 2. 145 с.

Khrennikov V. V., Baryshev I. A., Shustov Y. A. et al. Zoobenthos of salmon rivers in the Kola Peninsula and Karelia (north east Fennoscandia) // Ecohydrology & Hydrobiology. 2007. Vol. 7, N 1. P. 71–77.

Lillehammer A. Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. 1988. N 21. 165 p.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W. et al. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 37, N 1. P. 130–137.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Барышев Игорь Александрович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: baryshev@bio.krc.karelia.ru
тел.: (8142) 561679

Baryshev, Igor

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: baryshev@bio.krc.karelia.ru
tel.: (8142) 561679

УДК 597.552.511: 595.122.13: 594.111

ОСОБЕННОСТИ ЗАРАЖЕНИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ ПРИ СОВМЕСТНОМ ПАРАЗИТИРОВАНИИ ГЛОХИДИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ И МОНОГЕНЕИ *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG.

**Е. П. Иешко¹, Д. И. Лебедева¹, Ю. Ю. Барская¹,
Б. С. Шульман², И. Л. Щуров³, В. А. Широков³**

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Зоологический институт РАН

³ Северный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
(СевНИИОРХ)

Показаны особенности заражения молоди лосося в р. Кереть гложидиями *Margaritifera margaritifera* и моногенеей *Gyrodactylus salaris*. Оба вида характеризуются высокими значениями процента заражения и интенсивности инвазии. Отмечается также влияние размеров рыб на интенсивность заражения паразитами. При этом существенные различия выявлены в характере распределения численности паразитов в популяции хозяев. Установлено отсутствие выраженного влияния численности одного вида на характер встречаемости другого. Показанные различия в заражении, по-видимому, связаны с различными сроками заражения и конкретными температурными условиями в период, когда происходит расселение паразитов в популяции молоди лосося.

Ключевые слова: европейская жемчужница, гложидии, моногенея *Gyrodactylus salaris*, атлантический лосось.

**E. P. Ieshko, D. I. Lebedeva, Ju. Ju. Barskaja, B. S. Shulman,
I. L. Schurov, V. A. Shirokov. CHARACTERISTICS OF JUVENILE
ATLANTIC SALMON SIMULTANEOUS INFECTION WITH *MARGARITIFERA
MARGARITIFERA* (L.) GLOCHIDIA AND THE MONOGENEAN
GYRODACTYLUS SALARIS MALMBERG.**

Data on salmon infestation with *Margaritifera margaritifera* glochidia and *Gyrodactylus salaris* in the Keret River are presented. Both species demonstrate high infection intensity and prevalence. We also revealed a correlation between the size of the fish and the infestation intensity, as well as significant differences in the distribution of the parasite numbers in the host population. The abundance of one species did not influence the pattern of occurrence of the other one. The distinctions in the infection parameters are apparently due to differences in the timing of infestation and to specific temperature conditions at the time the parasites disperse in the juvenile salmon population.

Key words: freshwater pearl mussel, glochidia, monogenea *Gyrodactylus salaris*, Atlantic salmon.

Введение

До последнего времени наиболее крупные колонии жемчужницы (*Margaritifera margaritifera* L.) были известны в р. Кереть. По оценке специалистов, численность жемчужницы в реке составляет около 6 млн экз. при плотности до 30 экз./м² [Зюганов и др., 1993; Зюганов, 2008]. Глохидии пресноводной жемчужницы *M. margaritifera* являются специфичным паразитом, обитающим на жабрах лососевых рыб. Основными хозяевами этого находящегося под угрозой исчезновения вида в Европе выступают молодь атлантического лосося *Salmo salar* (L.) и форели (*S. trutta* (L.)) [Young, Williams, 1984a, b; Bauer, 1987a; Зюганов и др., 1993]. Свободно плавающие глохидии захватываются потоком воды при дыхании рыб и при прохождении через жабры закрепляются на них. Далее происходит их инцистирование за счет разрастания клеток жаберного эпителия. Развитие и метаморфоз глохидий занимает до 11 месяцев, после чего молодые моллюски покидают рыбу [Зюганов, 2008]. Показатели заражения молоди лосося глохидиями (процент заражения и интенсивность инвазии) являются важными характеристиками, определяющими успешность прохождения жизненного цикла пресноводной жемчужницы.

Согласно полученным данным [Иешко и др., 2008] в последние годы серьезную угрозу для жемчужницы р. Кереть представляет эпизоотия молоди лосося, вызванная проникновением паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg (Malmberg, 1957). Массовое заражение привело к резкому сокращению численности молоди в результате гибели зараженных сеголетков. Учитывая, что лососевые рыбы играют важную роль в жизненном цикле жемчужницы, можно говорить о наличии явной угрозы существованию жемчужницы *M. margaritifera* в р. Кереть [Махров и др., 2009].

Цель данного исследования заключается в сравнительном изучении особенностей заражения молоди атлантического лосося глохидиями *M. margaritifera* и моногенеями *G. salaris*; оценке влияния возраста и размеров рыб на

численность паразитов; а также анализе взаимосвязи между зараженностью этими массовыми видами.

Материалы и методы

Для изучения особенностей встречаемости глохидий жемчужницы и моногеней *G. salaris* были использованы результаты паразитологических исследований 21 экз. молоди лосося из р. Кереть, обследованных осенью 2008 г. (табл.).

Кроме того, в сентябре на зараженность *G. salaris* нами было просмотрено 16 экз. рыб.

Сбор и обработка материала проводились методом неполного паразитологического вскрытия [Быховская-Павловская, 1985]. Учитывалось общее количество паразитов, найденных на жабрах и плавниках исследуемых рыб.

Для количественной характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели:

1. Экстенсивность инвазии (E) или процент заражения (%).

$$E = (N_i \times 100) / N,$$

где N_i – количество зараженных рыб, N – количество исследованных рыб.

2. Средняя интенсивность заражения (экз. на рыбу), или индекс обилия (M)

$$M = \sum n / N,$$

где N – количество исследованных рыб, $\sum n$ – сумма всех паразитов, обнаруженных на исследованных рыбах.

Статистический анализ показателей зараженности и распределения численности паразитов проводился с использованием программы Quantitative Parasitology (QP) [Rozsa et al., 2000].

Результаты

Зараженность молоди лосося личинками жемчужницы

Из-за того, что плотность популяции молоди лосося в р. Кереть в последние годы низка,

Показатели зараженности и параметры негативно-биномиального распределения численности паразитов разновозрастной молоди лосося в р. Кереть (октябрь 2008 г.)

Паразит	Возраст рыб, лет	Исследовано, экз.	Заражено, экз.	Встречаемость, %	Индекс обилия, экз./на рыбу	Дисперсия	Оценка параметра НБР, k	Оценка параметра НБР, p	Согласование с НБР, %
<i>M. margaritifera</i>	0+	15	15	100	39,87	1103,84	1,368	0,036	60
<i>M. margaritifera</i> *	1+	6	6	100	149,5	13165,9			
<i>G. salaris</i>	0+	15	15	100	1794,33	268830	10,930	0,0067	50
<i>G. salaris</i> *	1+	6	6	100	5343,5	11665100,0			

Примечание. *Параметры НБР не рассчитывались.

в октябре 2008 г. нам удалось отловить только 21 экз. этих рыб. На жабрах всех исследованных рыб были обнаружены инцистированные гноидии *M. margaritifera*. Интенсивность заражения отдельных особей варьировала от 3 до 317 гноидий на рыбу. При этом установлено, что годовики (1+) были инвазированы сильнее нежели сеголетки (0+) (см. табл.). На рис. 1 показана достоверная связь ($P > 0,01$) и приведено уравнение регрессии, определяющее зависимость размера рыб (длина тела, АВ) и количество обнаруженных на них гноидий. Однако для одновозрастной группы (се-

голетки 0+) зависимость между размерами рыб (АВ) и количеством гноидий была не достоверной (рис. 2). При этом можно говорить, что сеголетки были представлены двумя группами по характеру заражения личинками жемчужницы. Для рыб с минимальными размерами эта связь с зараженностью имела положительный тренд, а для более крупных – отрицательный (рис. 2)

Как показано на рис. 3, распределение численности личинок жемчужницы носит выраженный агрегированный характер и моделируется негативно-биномиальным распределением

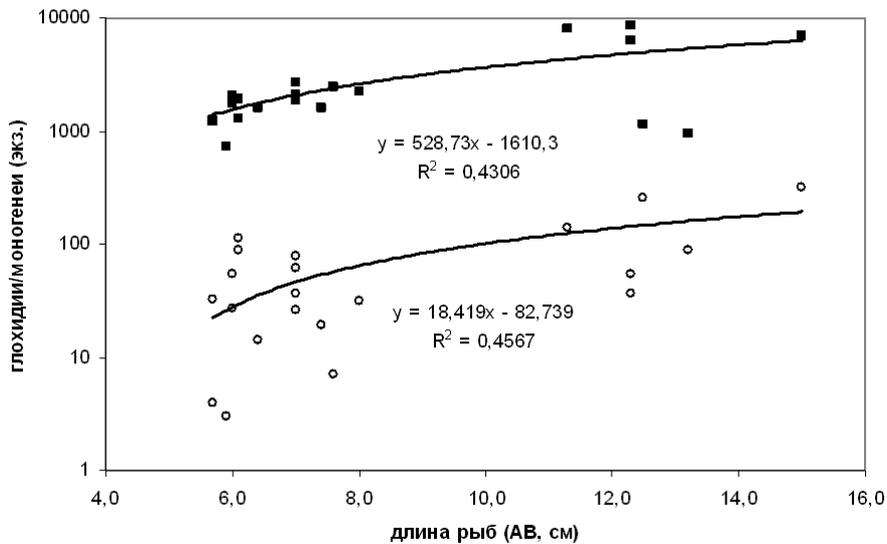


Рис. 1. Зависимость численности гноидий *M. margaritifera* (□) и моногней *G. salaris* (■) от размеров (АВ) разновозрастной молоди лосося в р. Кереть. Ось Y шкала логарифмическая

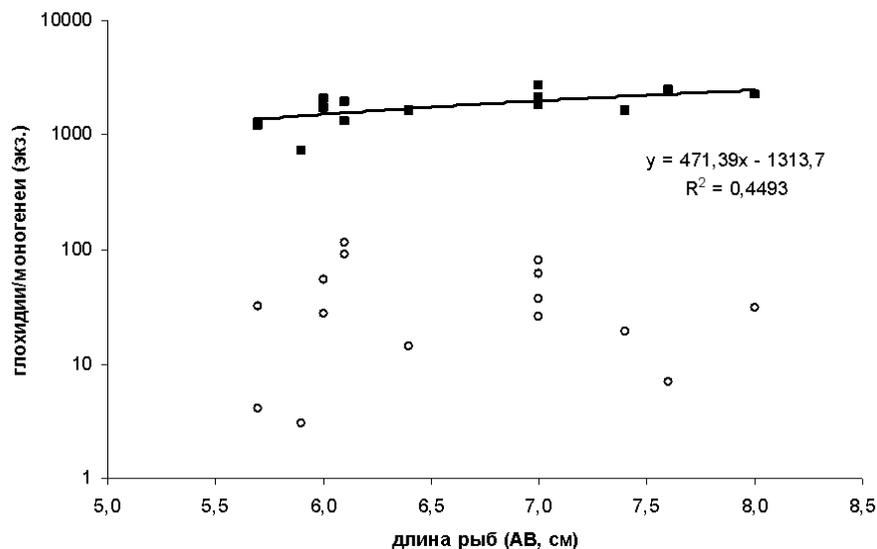


Рис. 2. Зависимость численности гноидий *M. margaritifera* (□) и моногней *G. salaris* (■) от размеров (АВ) сеголетков (0+) молоди лосося в р. Кереть. Ось Y шкала логарифмическая

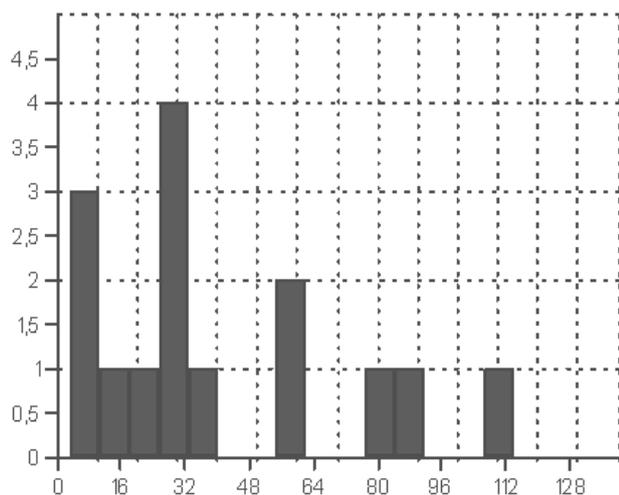


Рис. 3. Гистограмма распределения численности гложидий *M. margaritifera* в популяции сеголетков лосося р. Кереть. По оси X – значения численности гложидий, по оси Y – частоты

(НБР). Показатели параметров НБР представлены в таблице, значения агрегированности k составили 1,368, а $p = 0,036$. Установленный тип распределения свидетельствует об устойчивом характере отношений в системе паразит-хозяин, и в популяции явно преобладают рыбы с невысокими значениями интенсивности заражения. Особи с максимальной интенсивностью инвазии были единичны.

Заражение рыб моногенейми *G. salaris*

Так же как и в случае с *M. margaritifera*, все исследованные рыбы были заражены *G. salaris* (см. табл.). Обнаруженная минимальная зараженность молоди лосося составила 727 экз., а максимальная – 8485 экз. моногеней на рыбу. Минимальная численность паразитов на рыбу составила 727 экз., а максимальная – 8485 экз. При этом сеголетки были заражены несколько слабее, чем более крупные годовики, для первых индекс обилия составил 1794,33, а для вторых 5343,5 экз./на рыбу (см. табл.). Показана также достоверная связь ($P > 0,01$) интенсивности заражения и длины тела зараженных рыб (см. рис. 1). Следует отметить, что выявленная тенденция сохранилась и при анализе зависимости зараженности сеголетков от длины тела исследованных рыб (см. рис. 2). Показанная на рис. 2 зависимость была достоверной ($P > 0,01$).

Как показано на рис. 4, распределение численности *G. salaris* в популяции сеголетков лосося моделируется НБР. Однако значения показателей параметров НБР, представленные в таблице, указывают на невысокую агрегиро-

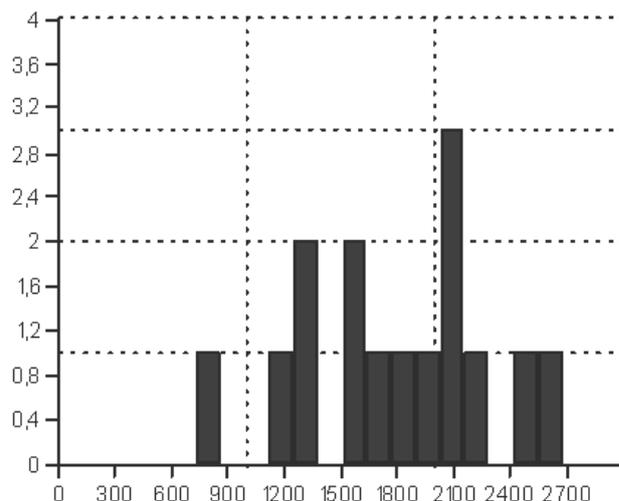


Рис. 4. Гистограмма распределения численности моногеней *G. salaris* в популяции сеголетков лосося р. Кереть. По оси X – значения численности моногеней, по оси Y – частоты

ванность – значения k оказались высокими и составили 10,93, а $p = 0,0067$. Данный тип распределения численности паразитов свидетельствует о неустойчивом характере отношений в системе паразит-хозяин и о том, что в популяции хозяев явно преобладают рыбы с высокой восприимчивостью к заражению *G. salaris*. Особи с низкой интенсивностью инвазии были единичны. В данном случае можно говорить, что заражение молоди лосося носит характер эпизоотии, и заражение паразитом может приводить к гибели части рыб.

Обсуждение

Сравнительное изучение совместного заражения молоди лосося гложидиями *M. margaritifera* и моногенейми *G. salaris* представляет особый интерес в исследовании особенностей отношений паразит-хозяин, так как эти виды имеют разную стратегию в инвазии рыб и сезонные различия в динамике численности.

Встречаемость и динамика численности гложидий *M. margaritifera*

Достигшие половой зрелости самки пресноводной жемчужницы выделяют в воду миллионы личинок. Заражение рыб гложидиями происходит пассивно. Рядом исследований отмечается, что от численности первично осевших на жабрах молоди лосося гложидий инцистирование и метаморфоз претерпевают только несколько процентов. Как показано [Hastie, Young, 2001], паразитарная фаза жемчужницы начинается в конце июля и продолжается 350 дней,

что характерно и для р. Кереть [Зюганов, 2008]. Процесс заражения рыб гложидиями распадается на два основных этапа. В начальный период (июль–август) происходит активное расселение гложидий, когда наблюдаются высокие значения встречаемости и интенсивности заражения, при этом приживаемость личинок очень низкая. Благодаря высокой плодовитости моллюсков зараженность молоди лосося в этот период может достигать высоких значений, на что указывается во многих работах [Karna, Millemann, 1978; Young, Williams, 1984a; Bauer, 1987a, b; Bauer, Vogel, 1987]. На фазе активного расселения личинок молодь рыб старших возрастов может быть заражена сильнее, чем сеголетки.

На другом этапе (конец августа – сентябрь), когда прекращается поступление новых гложидий, зараженность рыб стабилизируется, гложидии инцистируются и закрепляются на жабрах своих промежуточных хозяев. При этом в силу более высокой сопротивляемости к заражению старших рыб, закрепившиеся гложидии сохраняются преимущественно на сеголетках [Young, Williams, 1984a; Bauer, 1987b].

Как было показано [Иешко и др., 2009], у молоди форели в р. Скиеллбеккен (Норвегия) заражение рыб гложидиями начинается в августе и достигает максимальных значений в сентябре–октябре. Созревание личинок продолжается весь зимний период, а в июне следующего года они начинают покидать хозяев. При этом различия в интенсивности заражения рыб молодыми (т. е. личинками, которые только что осели на жабрах рыб в сентябре–октябре) и зрелыми (перезимовавшими на рыбе гложидиями) в большинстве случаев незначительны, что свидетельствует о высокой выживаемости личинок в зимний период.

Изучение заражения сеголетков лосося (0+) в р. Кереть гложидиями *M. margaritifera* показало, что распределение численности личинок жемчужницы моделируется негативным биномиальным распределением. Статистические показатели численности и оценки параметров НБР представлены в таблице.

Соответствие распределения численности паразитирующих гложидий НБР позволяет нам проверить гипотезу о вероятностных характеристиках процесса заражения рыб и динамике отношений в системе паразит-хозяин. В большинстве случаев плодовитость паразитов всегда высока, в связи с чем количество поселившихся (закрепившихся) паразитов преимущественно определяется сопротивляемостью хозяина. Ранее показано [Иешко и др., 2009], что при НБР значительная часть хозяев имеет слабое заражение, и лишь единичные особи заражены

большим числом паразитов (см. рис. 3). В силу этого средняя зараженность рыб в популяции или индекс обилия (M) будет определяться параметром k НБР, что характеризует соотношение в популяции восприимчивых и не восприимчивых к заражению рыб. При высоких значениях k агрегированность уменьшается, т. е. большее число хозяев заражается, а при малых k агрегированность растет, указывая на то, что в пределах популяции увеличивается доля устойчивых к заражению рыб. Выявленный тип распределения численности гложидий в р. Кереть свидетельствует о выраженной устойчивости системы паразит-хозяин популяций *M. margaritifera* и молоди лососевых рыб в осенний период.

Установленная нами модель распределения численности гложидий указывает на активное участие рыб-хозяев в регуляции численности и приживаемости личинок жемчужницы. По-видимому, сопротивляемость молоди лосося заражению во многом зависит от температурных условий. Фаза расселения личинок совпадает с периодом, когда температура воды в р. Кереть имеет значения, близкие к температурному оптимуму лососевых рыб (август–сентябрь) (см. рис. 5), при котором иммунная система рыб способна активно реагировать на приживаемость гложидий.

Было показано, что при 12 °С они вырабатывают значительно больше антител, чем при 8 °С, что указывает на формирование неспецифического иммунного ответа при низких температурах, а специфического – при высоких [Stewart et al., 2002]. Таким образом, поздней осенью в октябре, когда температура воды падает ниже 10 °С, регулирующая роль иммунитета снижается, и прижившиеся личинки успешно сохраняются до весны следующего года [Иешко и др., 2009]. Однако следует отметить, что параметры



Рис. 5. Среднемноголетний ход летне-осенних изменений температуры воды в р. Кереть

НБР глохидий в р. Кереть были несколько выше значений p и k , отмеченных нами для форели р. Скиеллбеккен (Норвегия) и лосося р. Гридино [Иешко и др., 2009]. Более высокие значения агрегированности k в р. Кереть, наблюдаемые в сходные сроки (октябрь), свидетельствуют об относительно более высокой доле восприимчивых к заражению рыб в этой реке.

Встречаемость *Gyrodactylus salaris* на молоди лосося в р. Кереть

В последние годы активно обсуждаются вопросы, связанные с изучением фауны паразитов и распространением опасных видов в лососевых реках Северной Европы. Особо актуальными эти исследования стали в связи с распространением эктопаразита *G. salaris*, которое привело практически к полному уничтожению стад атлантического лосося в реках Норвегии [Vakke et al., 2007].

Как было установлено нами [Иешко и др., 2008], в период с 1990 по 1996 гг. плотность заселения сеголетками лосося р. Кереть снизилась более чем в 120 раз. Численность пестряток старших возрастов (1+, 2+, 3+) к 1996 г. упала практически до нуля. Снижение численности сопровождалось изменениями в возрастной структуре популяции молоди. Так если в 1990–1992 гг. доля сеголеток (0+) составляла 46,6–64,2 % от общего числа отловленных рыб, то, начиная с 1994 г., она увеличилась и изменялась в пределах от 80 и 100 %, при выраженном снижении доли пестряток возраста 1+ и старше. Одной из причин наблюдаемых изменений в численности и структуре популяции атлантического лосося можно считать расселение в р. Кереть опасного паразита *Gyrodactylus salaris* – нового для данного региона вида моногеней. Данный вид паразитирует на плавниках, а при высокой интенсивности инвазии и на жабрах и поверхности тела рыб. Моногенея *G. salaris* впервые была отмечена в 1992 г. на Варацком пороге [Иешко, Шульман, 1994].

Было установлено [Шульман и др., 2001, 2005; Иешко и др., 2008], что встречаемость моногеней *G. salaris* имеет выраженные сезонные различия в экстенсивности и интенсивности инвазии. В летние месяцы зараженность паразитом относительно невысокая, но осенью, по мере снижения температуры воды, происходит ее возрастание. Так, если 14 сеголетков, исследованных 21 сентября 2008 г. при 100 % зараженности *G. salaris* имели индекс обилия 536,3 экз./на рыбу, то уже в октябре, как показали наши исследования, последний показатель был намного выше (см. табл.).

При выявленном типе распределения значения параметров i , в первую очередь k , были высоки (см. табл.). Это свидетельствует об относительно высокой восприимчивости рыб к заражению моногенями и практически полному отсутствию в популяции молоди лосося устойчивых особей (см. рис. 4). Данные о сезонной динамике заражения *G. salaris* согласуются с ходом изменения температуры воды в реке (см. рис. 5). При высоких ее значениях иммунные механизмы молоди лосося способны участвовать в регуляции численности моногеней, однако в октябре, при температуре ниже 10 °С, рыбы становятся более восприимчивыми к заражению [Stewart et al., 2002]. Темпы размножения *G. salaris* оказываются намного выше, чем скорость нарастания иммунного ответа рыб в условиях низких температур. По-видимому, в силу этих причин поздней осенью, при низких температурах наблюдается резкий рост численности моногеней, а выживаемость сильно зараженных сеголетков лосося резко падает, и на следующий год из-за гибели, вызванной паразитом, наблюдается единичная встречаемость молоди в возрасте 1+ [Иешко и др., 2008]. Установленная достоверная связь между численностью *G. salaris* и размерами тела молоди лосося (см. рис. 3, 4), позволяет предположить, что гибель, вызванная паразитом, главным образом, наблюдается для данной группы рыб.

Заключение

Проведенные исследования показали, что основные закономерности зараженности и распределения численности паразитов молоди лосося имеют выраженную связь с температурными условиями. Характер заражения рыб и параметры НБР личинок жемчужницы свидетельствуют о выраженной регуляции численности паразита со стороны хозяина. Нерест жемчужницы, расселение и закрепление глохидий на жабрах молоди лосося проходят в ограниченный срок и полностью совпадают с периодом оптимальных температур, благодаря чему хозяин способен контролировать заражение. По-видимому, именно в этой связи практически нет работ, показывающих патогенную роль глохидий жемчужницы [Nezlin et al., 1994; Treasurer et al., 2006]. Гистограмма распределения численности личинок жемчужницы демонстрирует структуру популяции молоди по устойчивости к заражению паразитом, в которой явно преобладают слабоинвазированные особи.

Результаты, характеризующие встречаемость моногеней *G. salaris*, показывают, как развивается эпизоотия молоди лосося в

р. Кереть. При температурах, близких к оптимальным для молоди лосося, хозяин имеет возможность контролировать численность и приживаемость моногеней. По этой причине нами регистрировалась относительно низкая зараженность молоди [Иешко и др., 2008]. Гиродактилюсы являются типичными холодолюбивыми видами паразитов рыб, имеющими выраженный рост численности, приуроченный к периоду действия низких температур. Понижение температуры ниже оптимальной способно существенно снизить темп формирования иммунной реакции молоди лосося. В этих температурных условиях, как показали наши данные по распределению численности *G. salaris*, со стороны хозяина не наблюдается выраженных индивидуальных различий в устойчивости к заражению, они практически все характеризовались одинаковой и высокой восприимчивостью.

Заражение молоди лосося глехидиями *M. margaritifera* и зафиксированный нами в октябре тип распределения численности сформировался ранее в августе–сентябре и отражает соотношение устойчивых и восприимчивых рыб в популяции в тот период. Параметры же заражения *G. salaris* сложились близко к периоду проведения исследований и, соответственно, отражают характер взаимодействия в системе паразит-хозяин в период низких температур, когда молодь не проявила индивидуальных различий в устойчивости к заражению. По-видимому, благодаря тому, что заражение паразитами формировалось в разное время и при отличающихся условиях, определяющих состояние популяции рыб, нет достоверной связи между численностью глехидий и моногеней.

Следует также отметить, что установленный характер заражения молоди лосося и последствия, вызванные эпизоотией *G. salaris* в р. Кереть, пагубно сказались на численности рыб, которые играют важную роль в жизненном цикле моллюсков. В связи с этим дальнейшее сокращение численности лосося может значительно повлиять на существование пресноводной жемчужницы в этой реке.

Исследование проведено при поддержке программ ОБН РАН – «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» № г.р. 01200955241 и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг., госконтракт П1299.

Литература

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.

Зюганов В. В. Мониторинг биосистемы «жемчужница – лосось» в карельской реке Кереть за последние 17 лет // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 4. С. 424–430.

Зюганов В. В., Зотин А. А., Третьяков В. А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: Ин-т биологии развития РАН, 1993. 134 с.

Иешко Е. П., Шульман Б. С., Щуров И. Л., Барская Ю. Ю. Многолетние изменения эпизоотии молоди лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (бассейн Белого моря), вызванной вселением *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 6. С. 486–496.

Иешко Е. П., Ларсон Б. М., Павлов Ю. Л. и др. Популяционная динамика численности глехидий пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* L., паразитирующих на молоди лососевых рыб северных водоемов // Известия РАН. Серия биологическая, 2009. № 6. С. 1–6.

Иешко Е. П., Шульман Б. С. Паразитофауна молоди семги некоторых рек Карельского побережья Белого моря // Экологическая паразитология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1994. С. 45–53.

Махров А. А., Иешко Е. П., Щуров И. Л. и др. Оценка состояния популяций европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera*) северной Карелии с использованием данных о численности и зараженности рыб-хозяев // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 12. С. 1–8.

Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П. Сезонные изменения зараженности молоди пресноводного лосося (*Salmo salar morpha sebago* Girard) моногенеей *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 4. С. 318–321.

Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П., Широков В. А. Влияние *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) на популяцию атлантического лосося (*Salmo salar*) в реке Кереть и возможные меры борьбы с ним // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 40–48.

Bakke T. A., Cable J., Harris P. D. The Biology of *Gyrodactylid* Monogeneans: The «Russian-Doll Killers» // Advances in parasitology. 2007. Vol. 64. P. 161–376.

Bauer G. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) III. Host relationships // Archiv für Hydrobiol. 1987a. Vol. 76. P. 413–423.

Bauer G. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) II. Susceptibility of brown trout // Archiv für Hydrobiol. 1987b. Vol. 76. P. 403–412.

Bauer G., Vogel C. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) I. Host response to glochidiosis // Archiv für Hydrobiol. 1987. Vol. 76. P. 393–402.

Hastie L. C., Young M. R. Freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) glochidiosis in wild and farmed salmonid stocks in Scotland // Hydrobiologia. 2001. Vol. 445. P. 109–119.

Karna D. W., Millemann R. E. Glochidiosis of salmonid fishes. III. Comparative susceptibility to natural infection

with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritiferidae) and associated histopathology // J. Parasitol. 1978. Vol. 64. P. 528–537.

Nezlin L. P., Cunjak R. A., Zotin A. A., Ziuganov V. V. Glochidium morphology of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and glochidiosis of Atlantic salmon (*Salmo salar*): a study by scanning electron microscopy // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72, N 1. P. 15–21.

Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitol. 2000. V. 86. P. 228–232.

Stewart W. Alcorn, Anthony L. Murray, Ronald J. Pascho. Effects of rearing temperature on immune functions in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)

// Fish & Shellfish Immunology. 2002. Vol. 12, Issue 4. P. 303–334. doi:10.1006/fsim.2001.0373

Treasurer J. W., Hastie L. C., Hunter D. et al. Effects of *Margaritifera margaritifera* glochidial infection on performance of tank-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 2006. Vol. 256, Issues 1–4. P. 74–79.

Young M. R., Williams J. C. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland I. Field studies // Archiv für Hydrobiol. 1984a. Vol. 99(4). P. 405–422.

Young M. R., Williams J. C. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland II. Field studies // Archiv für Hydrobiol. 1984b. Vol. 100. P. 29–43.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Иешко Евгений Павлович

зав. лаб. паразитологии животных и растений, д. б. н., профессор
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ieshko@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Шульман Борис Соломонович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: biology@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Лебедева Дарья Ивановна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: biology@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Барская Юлия Юрьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: biology@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Щуров Игорь Львович

зав. лаб. популяционной экологии лососевых рыб, к. б. н.
Северный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства ПетрГУ
наб. Варкауса, 3, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185031
эл. почта: shurov@research.karelia.ru
тел./факс: (8142) 783285

Широков Вячеслав Анатольевич

зам. директора по научной работе
Северный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства ПетрГУ
наб. Варкауса, 3, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185031
эл. почта: shirokov@research.karelia.ru
тел./факс: (8142) 783285

Ieshko, Evgueny

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ieshko@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Shulman, Boris

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: biology@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Lebedeva, Darja

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: biology@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Barskaya, Yulia

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: biology@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Shchurov, Igor

Northern Fisheries Research Institute, Petrozavodsk State University
3 Varkaus Nab., 185031 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shurov@research.karelia.ru
tel./fax: (8142) 783285

Shirokov, Vyacheslav

Northern Fisheries Research Institute, Petrozavodsk State University
3 Varkaus Nab., 185031 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shirokov@research.karelia.ru
tel./fax: (8142) 783285

ХРОНИКА

ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ «ЛЕСНЫЕ РЕСУРСЫ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ РОССИИ: ПРОБЛЕМЫ ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЯ И ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИЯ»

В период с 30 сентября по 3 октября 2009 г. в Институте леса Карельского научного центра РАН под эгидой Научного совета РАН по лесу проходила Всероссийская научная конференция с международным участием «Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления». Ее инициаторами и организаторами были Институт леса Карельского научного центра РАН, Санкт-Петербургский НИИ лесного хозяйства, Карельский научно-исследовательский институт лесопромышленного комплекса Петрозаводского государственного университета, а также Министерство лесного комплекса Республики Карелия и Институт экономики Карельского научного центра РАН.

Необходимость в проведении такой конференции нарастала по мере того, как за годы реформ ослабевали связи между научно-исследовательскими организациями лесного профиля, что с неизбежностью отрицательно сказывалось на развитии управления лесными ресурсами страны. Вместе с тем создававшаяся обстановка настоятельно требует формирования фундаментальных подходов к решению комплекса лесоводственных, экономических и экологических проблем, характерных в разной степени для всей таежной зоны и во всей полноте отражающихся на жизни Карелии, находящейся на перекрестке международных экономических интересов.

На проводившихся в последние годы международных лесных форумах освещались политико-экономические аспекты использования ресурсного потенциала лесов, но фактически не было серьезных профессиональных обсуждений многих весьма важных для лесопользования проблем, хотя хозяйственная практика претер-

пела весьма существенные изменения, связанные как с состоянием лесов, так и с международной экономической обстановкой.

Давние традиции таежного лесоводства, изначально развивавшегося на Северо-Западе России, требовали применения накопленного потенциала знаний и осмысления в научных дискуссиях различий, обусловленных географией исследований, и выработки научно обоснованных позиций в решении проблемы поддержания экономики, ориентированной на лес, на фоне растущего внимания к его экологической значимости. В то же время именно Карелия, лидирующая по ряду важных позиций формирования лесных отношений среди субъектов Северо-Запада РФ, являлась в последние годы ареной столкновения самых различных точек зрения в отношении развития лесопользования, в основе которых лежат экономические интересы, подкрепляемые разнообразными научными либо административными обоснованиями.

В конференции приняли участие 66 докладчиков и 35 гостей из научно-исследовательских институтов и вузов Москвы, Санкт-Петербурга, Петрозаводска, Архангельска, Екатеринбурга, Красноярска, Вологды, Перми, Сыктывкара, Кировска, Брянска, представители министерства лесного комплекса РК, проектно-исследовательских организаций и лесопромышленных предприятий, а также исследователи из Белоруссии, Литвы и Финляндии.

Совещание открыл директор Института леса Карельского научного центра РАН д. б. н. В. И. Крутов. С приветственным словом к участникам совещания обратился заместитель председателя Карельского научного центра РАН

д. б. н. А. М. Крышень, который рассказал о структуре и задачах КарНЦ РАН и месте лесоводственных исследований в научной тематике центра.

В ходе конференции состоялись пленарное (15 докладов) и три секционных заседания, на которых выступили ведущие ученые-лесоводы страны, молодые ученые и аспиранты, представители производственных и проектных организаций.

Первый день работы конференции был посвящен пленарным докладам. Открывая пленарную сессию д. б. н. Т. В. Черненко (ЦЭПЛ РАН) представила доклад «Мониторинг биоразнообразия лесов: подходы и результаты», подготовленный в соавторстве с академиком РАН А. С. Исаевым, в котором рассказала о методических разработках по оценке биоразнообразия лесов РФ. Одним из основных результатов этой работы явилось создание карт лесной растительности в пределах политико-административных единиц и природно-территориальных комплексов. Проф. В. Ф. Цветков (АГТУ, Архангельск) в своем докладе «Проблемы лесовозобновления на Европейском Севере России» основное внимание сосредоточил на реабилитации естественного лесовозобновления на вырубках региона с учетом складывающейся системы ведения лесного хозяйства. Проф. А. И. Шишкин (ИЭ КарНЦ РАН, Петрозаводск) охарактеризовал роль лесопромышленного комплекса в реализации стратегии развития Республики Карелия до 2020 г. Представители Министерства лесного комплекса РК (Петрозаводск) С. Э. Шарлаев, В. В. Валдаев и Д. В. Макаров выступили с докладом «Лесной план Республики Карелия: стратегия развития использования лесов», а проф. А. И. Чистобаев (СПбГУ) – «Лесные планы как элементы схем территориального планирования». В докладе директора филиала ФГУП «Рослесинфорг» «Кареллеспроект» (Петрозаводск) А. И. Сороки и к. с.-х. н. В. А. Ананьева (ИЛ КарНЦ РАН, Петрозаводск) рассмотрены современная структура лесного фонда, динамика и перспективы лесопользования в Карелии, а представитель ЗАО «Инвестлеспром» И. В. Скадорва (Петрозаводск) обратил внимание на проблемы интенсификации лесопользования в Республике Карелия. Д. э. н. Г. Б. Козырева (ИЭ КарНЦ РАН, Петрозаводск) выступила с докладом «Социальные институты лесного хозяйства, их влияние на эффективность лесопользования (вопросы теории и практики)». Проф. И. Р. Шегельман и проф. М. Н. Рудаков (КарНИИЛПК ПетрГУ, Петрозаводск) свой доклад посвятили актуальной проблеме – противоречиям интеграционных процессов в лесопро-

мышленном комплексе. Итоги работы большой группы российских и финских исследователей в докладе «Лесовосстановление на Северо-Западе России – методы, результаты и перспективы развития» осветил к. б. н. А. В. Дорошин (ООО «ЮПМ – Кюммене Форест Руссия», Санкт-Петербург). Д. б. н. В. И. Крутов сделал сообщение о научных разработках Института леса КарНЦ РАН и их реализации в области лесопользования и лесовосстановления. К. б. н. К. А. Шестибратов (Филиал ИБХ РАН, Пущино) и проф. А. В. Жигунов (СПбНИИЛХ) рассказали о возможностях и преимуществах применения биотехнологии в плантационном лесовыращивании. Д. с.-х. н. А. Н. Громцев (ИЛ КарНЦ РАН) и Н. В. Петров представили доклад «Районирование таежных лесов по ресурсным, хозяйственным и экологическим параметрам на ландшафтной основе», в котором показали достоинства такого подхода при планировании многоцелевого лесопользования. Проф. Ю. Г. Пузаченко (ИПЭЭ РАН, Москва) в своем докладе продемонстрировал основанные на использовании данных дистанционного зондирования методы оценки параметров экологических ниш растений, образующих лесное сообщество. Д. б. н. А. М. Крышень (ИЛ КарНЦ РАН, Петрозаводск) выступил с докладом «Динамическая типология как основа для планомерной лесохозяйственной деятельности», в котором изложил разработанную им схему классифицирования лесов, учитывающую прохождение ими нескольких возрастных этапов, начиная с момента образования вырубки. Проф. В. К. Константинов (СПбНИИЛХ) в докладе «Состояние осушаемых земель и современные проблемы гидроресомелиорации» в противовес противникам лесоосушительной мелиорации обосновал и подтвердил необходимость этого мероприятия, оценил состояние осушенных в прошлом лесных земель и осветил проблемы и задачи гидроресомелиорации на перспективу.

В последующие два дня работа конференции продолжалась на секционных заседаниях по трем направлениям: «Состояние и динамика лесов, экологические аспекты интенсификации лесопользования» (22 доклада), «Современные проблемы лесовосстановления и пути их решения» (14 докладов) и «Актуальные вопросы ведения лесного хозяйства на осушенных землях» (15 докладов).

К началу конференции был издан сборник материалов «Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления» (Петрозаводск, 2009) общим объемом 240 с. (27,9 п. л.), включающий 101 статью. Среди них, помимо перечисленных

выше докладов, представленные, но, к сожалению, незвученные материалы к докладам председателя Научного совета РАН по лесу акад. А. С. Исаева и чл.-корр. РАН Г. Н. Коровина (ЦЭПЛ РАН): «Основные цели и задачи совершенствования государственного управления лесами России и развития лесного хозяйства», чл.-корр. РАН Л. П. Рысина (Институт лесоведения РАН, Успенское) «Есть ли будущее у лесной типологии в России?», проф. С. Н. Сеннова (СПбГЛТА) «Значение рубок ухода и современная их практика» и ряда других.

Во время завершавших конференцию экскурсий на опытные объекты Института леса

состоялись оживленные дискуссии по методическим и организационным аспектам проведения стационарных исследований в области лесоводства, лесовосстановления, гидротехнической мелиорации лесных земель и организации лесного мониторинга.

По итогам конференции после бурного обсуждения, в котором приняли участие чл.-корр. РАСХН И. В. Шутов, проф. А. И. Шишкин, проф. В. Ф. Цветков, проф. В. К. Константинов, проф. М. Ю. Пузаченко, проф. В. И. Шубин и другие, была принята приведенная ниже резолюция.

В. И. Крутов, С. М. Синькевич



РЕЗОЛЮЦИЯ

по итогам Всероссийской конференции с международным участием

«Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления»

Прошедшая 30.09–03.10 2009 г. на базе Института леса Карельского научного центра РАН конференция явилась заметной вехой в развитии лесоводства в бореальной зоне, экономика и жизненный уклад населения которой традиционно тесно связаны с освоением и использованием лесных ресурсов.

Конференция отмечает стремление всех участников лесных отношений к разрешению эколого-экономических проблем таежной зоны, которые в условиях реформы лесопользования приобретают все большую значимость.

В прозвучавших на конференции докладах указывалось, что в стране до сих пор не сформирована единая целенаправленная лесная политика, основанная на подлинно научно обоснованном и организованном управлении лесопользованием. Не предпринимается действенных мер к развитию глубокой переработки древесины, предприятий деревообработки; реформирование основной базы лесного комплекса – лесохозяйственного производства – не способствует его эффективной работе.

В условиях существующей правовой и финансовой неустойчивости техническое перевооружение лесозаготовительных предприятий и внедрение лесной сертификации не дают реальной отдачи в плане рационального управления лесными ресурсами. Растущие противоречия между уровнем технологий лесозаготовок, запросами потребителей продукции и требованиями эффективного воспроизводства лесных ресурсов ведут, в конечном счете, к росту социальной напряженности в лесных регионах.

На конференции были широко представлены результаты исследований и разработок, основанных на традициях лесоводов России и других стран и новых подходах к эффективному использованию лесных ресурсов. В частности, конференция отмечает накопленный в Республике Карелия положительный опыт проведения лесоводственных исследований в тесном сотрудничестве с разработками новых технологий и оборудования для лесной промышленности и лесного хозяйства, заслуживающих внимания и поддержки со стороны федеральных органов.

С трибуны конференции неоднократно указывалось, что прогрессирующее ухудшение сырьевой базы лесного комплекса требует

внедрения интенсивных методов ведения лесного хозяйства, а отсутствие научно-технической программы его развития отрицательно сказывается, в конечном счете, на экономической устойчивости страны. Вступая в третье тысячелетие, она находится в большом долгу перед своими лесами, и этот долг необходимо как можно скорее возвращать, чтобы обеспечить само существование российского народа.

Участники конференции единодушно поддерживают мнение комитета Государственной Думы РФ по природным ресурсам и Президента РФ Д. А. Медведева о необходимости переработки действующего Лесного кодекса, несовершенство которого в значительной мере тормозит реализацию базовых требований, необходимых для подъема лесного сектора экономики, и препятствует налаживанию комплексного использования лесных богатств как организациями, так и местным населением лесных территорий.

Обсудив состояние и пути развития лесной отрасли страны, участники конференции считают необходимым:

- возродить практику разработки на федеральном уровне «Основных положений...» по проведению хозяйственных мероприятий с привлечением всех заинтересованных организаций, а также регулярного проведения координационных совещаний с участием полномочных представителей федеральных органов с целью совершенствования лесных нормативов;

- расширить тематику лесоводственных исследований в таежной зоне, в том числе направленных на разработку региональных критериев и нормативной базы лесопользования и лесовыращивания, усилить финансовую поддержку и материальное обеспечение научной базы исследований;

- совершенствовать правовые и экономические основы мотивации фондодержателей к повышению продуктивности лесов путем проведения лесохозяйственных мероприятий, в том числе осушения лесных земель и внедрения природосберегающих технологий лесопользования;

- обратить внимание органов управления лесами и крупных лесопользователей на то, что в таежной зоне, где осадки превышают испарение, невозможно достичь устойчивого роста

лесоиспользования в масштабах регионов без организации производства лесомелиоративных работ и надлежащего содержания лесосушительных систем;

- для обеспечения эффективного и интенсивного воспроизводства лесов в зонах действия крупных потребителей хвойной древесины применять наиболее рациональные для условий конкретных регионов методы лесовосстановления, строго соблюдать принципы лесосеменного районирования;

- использовать ландшафтные методы в планировании лесопользования;

- просить ОБН РАН координировать усилия для скорейшей подготовки типовых положений по учету и сохранению биологического разнообразия таежных лесов;

- обратить внимание Федерального агентства лесного хозяйства на острую необходи-

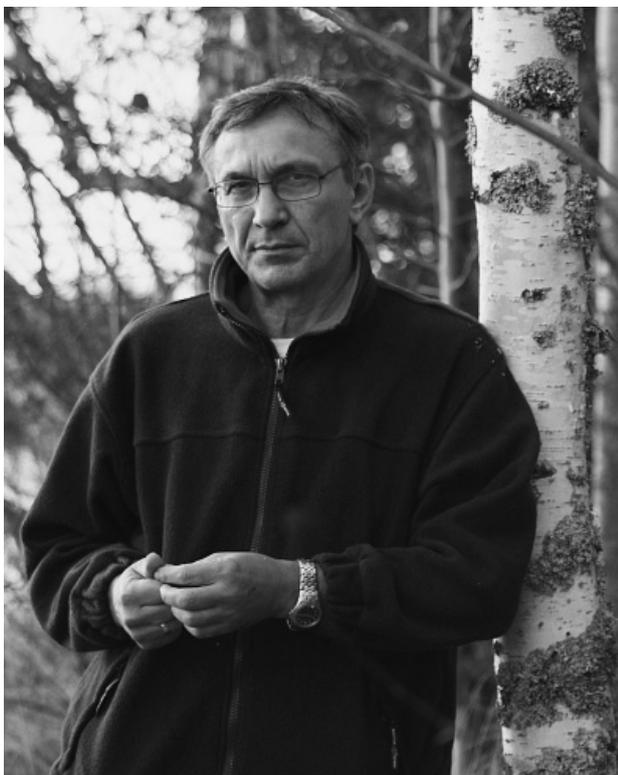
мость сохранения для практики и науки экспериментальных лесных участков, в том числе стационарных пробных площадей и географических культур.

Оргкомитет и участники конференции сделают все необходимое, чтобы довести резолюцию конференции до федеральных и территориальных органов управления лесным хозяйством, исполнительных и законодательных органов власти регионов, руководства крупных лесных компаний и специалистов лесного профиля всех заинтересованных организаций, работающих в таежной зоне страны.

Участники конференции отмечают высокий уровень ее организации и считают целесообразным провести следующую встречу, посвященную вопросам таежного лесоводства, в 2011 г. в Санкт-Петербурге.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ЕВГЕНИЙ ПАВЛОВИЧ ИЕШКО (к 60-летию со дня рождения)



Исполнилось 60 лет Евгению Павловичу Иешко – д. б. н., профессору, заведующему лабораторией паразитологии животных и растений Института биологии КарНЦ РАН, заслуженному деятелю науки Республики Карелия.

Евгений Павлович родился 10 января 1950 г. в с. Миндерла Сухобузинского района Красноярского края. Окончил Петрозаводский государственный университет (ПетрГУ) по специальности «Ихтиология». Увлёкся паразитологией со студенческих лет. Под руководством

В. К. Митенева (ПИНРО, Мурманск) собирал материал по паразитам сиговых рыб, осваивал методы вскрытия рыб, сбора, фиксации и окраски паразитов. В лабораторию паразитологии Института биологии (1974 г.) пришел сложившимся исследователем с широким кругом интересов. В 1981 г. защитил кандидатскую диссертацию, в 1987 г. стал заведующим лаборатории. В 1993 г. защитил докторскую диссертацию на тему «Популяционная экология паразитов рыб (пространственная структура, распределение численности и роль паразитов в структуре сообщества)».

Е. П. Иешко – признанный в стране и за рубежом исследователь в области экологической паразитологии. Он продолжает учение В. А. Догеля о паразитизме как экологическом явлении, разрабатывает проблемы взаимоотношений паразитических организмов с окружающей средой, специфичности паразитов, использования паразитов как индикаторов для изучения биологии и экологии рыб, вопросов зоогеографии и эволюции¹. Им разработана концепция формирования фауны паразитов рыб в пресноводных экосистемах в условиях их антропогенной трансформации². Установлены основные закономерности становления фауны и пути расселения паразитов лососевых рыб Восточной Фенноскандии³, выявлены факторы, определяющие пространственное распределение паразитов мелких млекопитающих, составлены карты ключевых территорий природных очагов трансмиссивных заболеваний человека и животных, ведутся работы по созданию баз данных паразитов с использованием ГИС-технологий⁴.

Евгений Павлович развивает и углубляет идеи В. Н. Беклемишева и С. С. Шульмана о системном подходе к изучению паразитов и объединению организменного, популяционно-го и биоценотического уровней взаимодействия паразита – хозяина. Он разработал методологические и концептуальные подходы к изучению популяционной экологии паразитов рыб, сформировал представление о пространственной структуре, динамике численности и распределении паразитов в популяциях рыб, предложил и обосновал гипотезу о роли паразитов в поддержании биологического разнообразия сообществ. Полученные результаты имеют общебиологическое и прикладное значение^{5, 6}.

Е. П. Иешко не только прекрасный ученый, но и замечательный педагог. Под его руководством защищено 6 диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук. Он читает спецкурсы по общей и частной паразитологии, руководит дипломными и курсовыми работами студентов. Евгений Павлович – член специализированного совета по защите докторских диссертаций в ПетрГУ и участвует в работе ГАК в Карельской государственной педагогической академии. В 2009 г. научные исследования и подготовка кадров, проводимые под руководством Е. П. Иешко, были поддержаны грантом ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг.

С 1996 по 2006 гг. Е. П. Иешко работал заместителем председателя КарНЦ РАН по научной работе. Он разрабатывал региональную целевую программу «Экология и природные ресурсы Республики Карелия», руководил комплексными исследовательскими проектами в области экологии и охраны природы Карелии, которые поддерживались международными научными фондами и организациями, проводил большую работу по формированию сети особо охраняемых природных территорий Республики Карелия. При его непосредственном участии был организован ряд международных конференций, а также международных рабочих совещаний по биологическому разнообразию и паразитам рыб Европейского Севера. Е. П. Иешко был инициатором возобновления издания «Трудов Карельского научного центра РАН». Он также является редактором ряда научных изданий КарНЦ РАН, заместителем главного редактора и руководителем общественной редакции «Биология и экология» Энциклопедии Карелии⁶.

Е. П. Иешко – автор и соавтор более 250 научных работ. Проводимые им исследования поддерживаются конкурсными грантами ФЦП, российских и международных фондов и организаций. За последние 5 лет он являлся руководи-

телем и ответственным исполнителем 11 конкурсных проектов: ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники на 2002–2006 годы» (2002–2005 гг.), ФЦП «Интеграция» (2003–2005 гг.), ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы» (2007–2008 гг.); РФФИ – Королевское общество Англия 08-04-91864-КО_а, (2008–2009 гг.), РФФИ – Академия Финляндии 08-04-91771-АФ_а (2008–2010 гг.); Гранты Президента РФ для государственной поддержки молодых российских ученых – кандидатов наук и их руководителей (2006–2007 гг., 2 гранта), программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН (2003–2005 гг., 2006–2008 гг., 2009–2012 гг.); 6 международных проектов: Российско-Финляндский проект INTERREG III (2002–2005 гг.), гранты Совета Министров северных стран (2002–2004 гг., 2 проекта), Российско-Финско-Шведско-Норвежский проект (2003–2006 гг.), Финляндско-Российские проекты (2003–2007 гг., 2 проекта).

Научная, научно-организационная и педагогическая деятельность Е. П. Иешко отмечена государственными наградами и знаками отличия. Он награжден Почетной грамотой Совета Министров Карельской АССР (1993 г.). Ему присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки Республики Карелия» (2000 г.), «Лауреат Республики Карелия 2009 года».

Поздравляем **Евгения Павловича** с юбилеем, желаем крепкого здоровья, творческих успехов и новых научных открытий!

Л. В. Аникиева

¹ Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука, 1983. 167 с. Иешко Е. П. Полиморфизм эмбриональных крючьев цестод рода *Proteocephalus*. Паразитология. 1980. Т. 14, вып. 1. С. 56–60. Иешко Е. П., Аникиева Л. В. Полиморфизм цестод рода *Proteocephalus exiguus* массовых паразитов сиговых рыб. Паразитология. 1980. Т. 14, вып. 5. С. 422–426. Иешко Е. П., Аникиева Л. В., Бушман Л. Г. Использование паразитологических данных для оценки пищевых потребностей ряпушки *Coregonus albula* L. Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 2. С. 377–380. Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Обнаружение *Sphaerospora pectinacea* у рыб Сев. Карелии. Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 5. С. 471–472. Иешко Е. П., Шустов Ю. А. Определение воздействия диплостомидной инвазии на остроту зрения рыб. Паразитология. 1982. Т. 16, вып. 1. С. 81–83. Румянцев Е. А., Иешко Е. П. Паразиты рыб водоемов Карелии. Петрозаводск, 1997. 120 с. Румянцев Е. А., Иешко Е. П., Шульман Б. С. Формирование

паразитофауны обыкновенного подкаменщика (*Cottus gobio* L.) (Pisces: Cottidae). Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 2. С. 140–144. Ieshko E. P., Malakhova R. P., Golitsyna N. B. Ecological characteristics of lake fish parasite fauna formation in the River Kivijoki system Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship / Eds. T. Lindholm, R. Heikkilä & M. Heikkilä. Finnish Environment Institute. 1997. P. 311–328. Румянцев Е. А., Шульман Б. С., Иешко Е. П. *Gyrodactylus osmeri* sp.n. (Monogenea) – паразит корюшки (*Osmerus eperlanus*). Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 1. С. 95–96. Лебедева Д. И., Иешко Е. П. Особенности фауны трематод рыб на границе ареала. Известия РАН. Серия биологическая, 2009. № 5. С. 553–558.

² Евсеева Н. В., Иешко Е. П., Шульман Б. С. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в условия Сямозера (Карелия). Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 404–409. Иешко Е. П., Евсеева Н. В., Стерлигова О. П. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*). Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 118–124. Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Стерлигова О. П. Сукцессионные особенности динамики численности и структуры популяции цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae). Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 6. С. 526–532. Иешко Е. П., Новохацкая О. В. Экологические аспекты динамики фауны паразитов рыб озерных сообществ. Труды ГОСНИИОРХ. 2007. Вып. 337. С. 295–306. Иешко Е. П., Новохацкая О. В. Закономерности сукцессии паразитофауны рыб эвтрофируемых водоемов. Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. (Journal of Ichthyology. 2008. Vol. 48, N 8. P. 665–670). С. 696–701. Новохацкая О. В., Иешко Е. П., Стерлигова О. П. Характер многолетних изменений паразитофауны леща *Abramis brama* L. в эвтрофируемом водоеме. Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 4. С. 308–317.

³ Иешко Е. П. Паразиты пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Пресноводный лосось. Л.: Наука, 1979. С. 114–119. Румянцев Е. А., Иешко Е. П., Шульман Б. С. Фауна паразитов благородных лососей (*Salmo salar*, *S. trutta*). Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 167–175. Berland B. V., Ieshko E. P., Bristow G. et al. On some parasites of salmon parr (*Salmo salar* L., 1758) (Pisces, Salmonidae) from Rivers of the Karelian White Sea Basin // Report ICES/NASCO Norwegian Institute for Nature Research (NINA). Norway, 1998. P. 66–73. Румянцев Е. А., Иешко Е. П., Шульман Б. С. Формирование фауны паразитов Европейского хариуса (*Thymallus thymallus*). Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 2. С. 136–143. Johsen B.-O., Ieshko E. P., Karasev A. et al. Report on the joint research on *Gyrodactylus salaris* in the northern region of Norway and Russia // NINA-NIKU Project report 009. Norway, Trondheim, 1999. 20 p. Иешко Е. П., Шульман Б. С. Особенности паразитофауны молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) рек системы реки Тено (Северная Финляндия). Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 4. С. 344–352. Шульман Б. С., Иешко Е. П. *Chloromyxum schurovi* sp. n. – новый вид микроспоридий (Mycosporozoa: Sphaerosporidae) лососевых рыб (Salmonidae). Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 3.

С. 246–247. Barskaya Yu. Yu., Ieshko E. P. The parasite fauna of brown trout *Salmo trutta*, white fish *Coregonus lavaretus* and grayling *Thymallus thymallus* from waterbodies of Karelia Wiadomości Parazytologiczne. 2004. Vol. 50. Zeszyt 3. P. 595–602. Шульман Б. С., Иешко Е. П., Щуров И. Л. и др. Особенности паразитофауны пресноводного лосося *Salmo salar* L. бассейна р. Намсен. Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 1. С. 94–97. Барская Ю. Ю., Иешко Е. П. Формирование паразитофауны лососевидных рыб озерно-речной системы Паанаярви-Оланга. Паразитология. 2005. № 1. С. 14–20. Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П. Сезонные изменения зараженности молоди пресноводного лосося (*Salmo salar morfa sebago* Girard) моногеней *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957. Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 4. С. 318–321. Иешко Е. П., Шульман Б. С., Щуров И. Л., Барская Ю. Ю. Многолетние изменения эпизоотии молоди лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (бассейн Белого моря), вызванной вселением *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957. Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 6. С. 486–496. Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Каукоранта М., Шустов Ю. А. Особенности биологии и паразитофауны молоди лососевых рыб рода *Salmo* системы реки Торнио (бассейн Балтийского моря). Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, № 4. С. 488–494.

⁴ Аниканова В. С., Бойко Н. С., Иешко Е. П. Гельминтофауна бурозубок Кандалакшского заповедника. Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 6. С. 221–230. Бугмырин С. В., Иешко Е. П., Аниканова В. С., Беспятова Л. А. Особенности паразито-хозяйственных отношений нематоды *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) и европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 5. С. 414–422. Anikanova V. S., Ieshko E. P., Bugmyrin S. V. Nematode community structure of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in Southern Karelia. Russian Journal of Nematology. 2005. Vol. 13, N 2. P. 142. Bugmyrin S. V., Anikanova V. S., Ieshko E. P. The seasonal and long-term abundance dynamics of the nematode *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) parasite. Russian Journal of Nematology. 2005. Vol. 13, N 2. P. 143. Anikanova V. S., Ieshko E. P., Bugmyrin S. V. Nematode fauna in shrews of the genus *Sorex* (Soricidae, Insectivora) from transformed forests of Karelia. Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 162. Ieshko E. P., Bugmyrin S. V. Patterns in the dynamics of the frequency distribution of nematode abundance in bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Russian Journal of Nematology. 2007. Vol. 15, N 2. P. 167. Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Динамика гельминтофауны обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) разновозрастных вырубков Карелии. Паразитология. 2009. Т. 43, вып. 1. С. 79–89. Бугмырин С. В., Беспятова Л. А., Аниканова В. С. Численность личинок и нимф *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodidae) у мелких млекопитающих на рубках среднетаежной подзоны Карелии. Паразитология. 2009. Т. 43, вып. 4. С. 338–346. Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Динамика гельминтофауны обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) разновозрастных вырубков Карелии. Паразитология. 2009. Т. 43, вып. 1. С. 79–89. Бугмырин С. В., Беспятова Л. А.,

Аниканова В. С. Численность личинок и нимф *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodidae) у мелких млекопитающих на вырубках среднетаежной подзоны Карелии. Паразитология. 2009. Т. 43, вып. 4. С. 338–346.

⁵ Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с. Иешко Е. П. О популяционном подходе к изучению моногеней родов *Discocotyle* и *Diplozoon*. Зоологический журнал. № 4. С. 175–183. Иешко Е. П. Структура и динамика численности популяций *Discocotyle sagittata*. Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 2. С. 107–111. Иешко Е. П., Голицына Н. Б., Степанов И. А. Популяционная структура *Zschokkella nova*-паразита карповых рыб. Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 3. С. 229–232. Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Bunodera luciopercae* паразита окуня *Perca fluviatilis* L. Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 3. С. 374–382. Ieshko E. P., Kaufman V. Z. Emergence of the mature trematode *Bunodera luciopercae* from infected fish under different light conditions. J. Zoology. London, 1984. Vol. 203. P. 537–539. Иешко Е. П., Кауфман В. З. Влияние термических и фотопериодических условий на выклев мирацидиев трематоды *Bunodera luciopercae*. Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 1. С. 78–80. Павлов Ю. Л., Иешко Е. П. Модель распределения численности паразитов. ДАН СССР. 1986. 289. № 3. С. 746–748. Бушман Л. Г., Иешко Е. П. Роль суточного рациона молоди окуня в заражении *Bunodera luciopercae*. Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 489–495. Иешко Е. П., Аникиева Л. В., Павлов Ю. Л. Моделирование паразит-хозяинных отношений на примере системы *Proteocephalus exiguus* и ряпушки *Coregonus albula*. Тр. Зоологического ин-та АН СССР. 1987. Т. 161. С. 63–72. Иешко Е. П., Томнатик В. К. Особенности взаимодействия между популяциями *Dactylogyrus vastator* (Monogenea) и сеголетков карпа *Cyprinus carpio*. Тр. Зоологического ин-та АН СССР. 1988. Т. 177. С. 99–106. Иешко Е. П., Евсеева Н. В. Популяционный анализ изменчивости кречьев цестоды

Trienophorus crassus. Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 4. С. 296–301. Олейник Е. К., Иешко Е. П. Иммунологические реакции рыб на заражение паразитами в различных температурных условиях. Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 3. С. 216–21. Petkevichute R., Ieshko E. P. The karyotypes of *Trienophorus nodulosus* and *T. crassus* (Cestoda: Pseudophyllidea). International Journal for Parasitology. 1990. Vol. 29, N 5. P. 145–152. Ieshko E. P., Anikieva L. V. Life tables of fish helminths and their analysis with the cestode *P. percae*, specific parasite of perch *P. fluviatilis*, taken as an example. Ecological Parasitology. 1992. Vol. 1, N 1. P. 31–41. Аникиева Л. В., Иешко Е. П. Морфологический полиморфизм цестоды *Proteocephalus longicollis* Zeder. 1800 (Cestoda: Proteocephalidae) в онтогенезе. Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 2. С. 103–111. Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Особенности заражения и распределения численности метацеркарий *Diplostomum huronense* (La Rue, 1927) Hughes, 1929 в плотве Ладожского озера. Паразитология. 2007. Т. 41, вып. 3. С. 195–200. Матвеева Е. М., Иешко Е. П., Груздева Л. И. Экспериментальное изучение популяционных аспектов взаимодействия хозяина и паразита на примере картофеля – золотистая картофельная нематода *Globodera rostochiensis*. Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 4. С. 438–447. Иешко Е. П., Ларсон Б. М., Павлов Ю. Л. и др. Популяционная динамика численности глохий пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* L., паразитирующих на молоди лососевых рыб северных водоемов. Известия РАН. Серия биологическая, 2009. № 6. С. 1–6.

⁶ Ieshko E. P. Green Fennoscandia – Unity of Nature and Man // Local involvement and economic dimensions in biosphere reserve activities. Proceedings of 3th EUROMAB Meeting August 31-September 5, 1999. P. 239–242. Махров А. А., Иешко Е. П., Щуров И. Л. и др. Оценка состояния популяций европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera*) северной Карелии с использованием данных о численности и зараженности рыб-хозяев. Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 12. С. 1–8.

СЕРГЕЙ ФЕДОРОВИЧ КОМУЛАЙНЕН (к 60-летию со дня рождения)



Наступивший 2010 г. – юбилейный для Сергея Федоровича Комулайнена, д. б. н., ведущего научного сотрудника лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии Карельского научного центра РАН. Сергей Федорович относится к числу высококвалифицированных специалистов в области гидробиологии и экологии, широко известных в России и за ее пределами. Его научная деятельность связана с изучением систематики, экологии и продукции водорослевых сообществ во внутренних водоемах Восточной Финноскандии.

С. Ф. Комулайнен родился 24 января 1950 г. в г. Петрозаводске. Еще во время учебы (1970–1975 гг.) в Петрозаводском государственном университете (ПетрГУ) включился в комплексные работы лаборатории экологии рыб и вод-

ных беспозвоночных по изучению лососевых нерестовых рек Карелии. Здесь он приобрел первый опыт научной работы и успешно прошел проверку на пригодность к специфической экспедиционной работе. За этот период Сергей Федорович собрал значительный объем материалов по высшей водной растительности и перифитону лососевых нерестовых рек бассейна Онежского озера, на основе которых в дальнейшем были подготовлены его курсовая и дипломная работы, посвященные изучению макрофитов и перифитона лососевых рек бассейна Онежского озера. А уже в 1975 г. после окончания биофака ПетрГУ (специальность «биология») он был принят в штат Института биологии Карельского филиала АН СССР. С первых дней работы в лаборатории приступил к активному выполнению комплексной программы, связанной с естественным воспроизводством атлантического лосося в реках Карелии и Кольского полуострова. Он постоянно совершенствует свои профессиональные качества: проходил стажировку у ведущих специалистов в Институте озероведения РАН (г. Санкт-Петербург); в Институте NINA (Норвегия, грант Совета Министров Северных стран, 1997 г.) в университете г. Упсала (Швеция, грант VISBY, 2002 г.). За время работы в Институте Сергей Федорович прошел все ступени научной карьеры от лаборанта до ведущего научного сотрудника. Ему удалось собрать и проанализировать обширные и совершенно новые для науки материалы по фитоперифитону рек, расположенных на территории от Северного побережья Ладожского озера до Баренцева моря, которые позднее легли в основу его кандидатской и докторской диссертаций.

В 2002 г. в Институте озероведения РАН (г. Санкт-Петербург) Сергей Федорович защитил кандидатскую диссертацию на тему: «Формирование структуры фитоперифитона рек Карелии», а уже через три года – и докторскую диссертацию на тему: «Структура и функционирование фитоперифитона в малых реках

Восточной Фенноскандии» (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург). С. Ф. Комулайнен впервые применительно к водоемам Восточной Фенноскандии разработал оригинальные методы изучения и анализа альгоценозов перифитона как части экосистем при мониторинге на водотоках по совокупности показателей (таксономический состав, разнообразие, эколого-географические спектры, обилие), оценив правомерность их использования в тех или иных условиях. Используя современные гидробиологические методики и авторские разработки, впервые представил данные о видовом составе и уровне развития фитоперифитона в многочисленных реках Восточной Фенноскандии (Республика Карелия, Финская Лапландия, Ленинградская и Мурманская области). Выполнил большой объем работ по сравнительному таксономическому и эколого-географическому анализу их альгофлоры с оценкой уровня биомассы и первичной продукции фитоперифитона, показал роль природных условий в водотоках на развитие антропогенных процессов и их влияние на структуру фитоперифитона. Важным итогом научно-исследовательской работы С. Ф. Комулайнена явилась публикация в 2004 г. монографии «Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии», которая вызвала значительный научный интерес и широко цитируется в работах специалистов-альгологов и экологов.

С. Ф. Комулайнен установил и поддерживает тесные партнерские отношения с ведущими учеными нашей страны, ближнего и дальнего зарубежья, которые способствуют повышению уровня проводимых исследований, расширению их тематики и совершенствованию методической основы. Он постоянно получает финансовую поддержку в виде грантов государственных научно-технических программ, РФФИ, программ фундаментальных исследований Президиума РАН, ОБН РАН, программ ФЦНТП («Биоразнообразие»). Участвует в выполнении многих международных проектов, направленных на изучение водорослевых сообществ речных экосистем бореальных и умеренных зон Европы (Венгрия, Польша, Финляндия, Швеция), принимает участие в комплексных научных исследованиях, осуществляемых в рамках проектов по приграничному сотрудничеству (Финляндия). Результаты этих работ использовались при подготовке научных обоснований для создания новых особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в Карелии. Он является постоянным участником всероссийских и международных научных конференций, совещаний и съездов (Санкт-Петербург, Сыктывкар, Архан-

гельск, Борок, Новгород; Венгрия, Польша, Финляндия, Швеция, Германия, Ирландия, Англия, Италия). Неоднократно выступал в качестве преподавателя с тематикой по диатомовым водорослям и перифитону водоемов на российских (Сыктывкар, Борок) и международных научных школах (Швеция, Белоруссия).

В настоящее время Сергей Федорович продолжает активную многоплановую работу по изучению фитоперифитона рек Восточной Фенноскандии.

С. Ф. Комулайнен участвует в общественной жизни научного сообщества. Является членом Гидробиологического общества при РАН, рецензент международных журналов («Journal of Environmental Biology», «Central European Journal of Biology») и входит в состав редколлегии журнала «Альгология» и Трудов Карельского научного центра РАН. Выступает в качестве официального оппонента на защитах кандидатских и докторских диссертаций, пишет отзывы на монографии, авторефераты кандидатских и докторских диссертаций, отчеты, статьи. Постоянно оказывает консультативную помощь аспирантам, молодым ученым, коллегам.

За период научной деятельности им опубликовано более 200 печатных работ, включая монографии, статьи в международных и в центральных российских журналах, в сборниках трудов различных научных учреждений, материалы конференций, совещаний, съездов различного уровня.

За научные достижения С. Ф. Комулайнен награжден Почетными грамотами Российской академии наук и Профсоюза работников РАН, Президиума Карельского НЦ РАН, медалью «Ветеран труда» Российской Федерации.

Хочется пожелать юбиляру дальнейших творческих успехов, осуществления всех новых идей и планов.

О. П. Стерлигова, А. Н. Круглова

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ С. Ф. КОМУЛАЙНЕНА

1978. Водная и прибрежная растительность притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л.: Наука. С. 14–31.

1980. Устройство для изучения перифитона в потоке. Информационный листок. ЦНТИ. Петрозаводск. 4 с.

1985. Оборудование для изучения перифитона в потоке // Гидробиол. журн. Т. 21, № 2. С. 96–97 (совместно с Ю. А. Смирновым).

Equipment for studying periphyton in a stream // *Hydrobiological J.* 21. 6. Scripta Technica, Inc. P.108–110 (совместно с Ю. А. Смирновым).

1988. Reproduction of coregonids in eutrophicated Lake Syamozero, Karelian ASSR // *Finnish Fisheries Research.* 9. P. 485–488 (совместно с О. П. Стерлиговой, С. А. Павловским).

1989. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск. 41 с. (совместно с А. Н. Кругловой, В. В. Хренниковым, В. А. Широковым).

1990. Periphytic diatoms in small rivers in North-Western USSR. Proceeding of 10th Inter. diatom Symposium. Koengstein. P. 545–552.

Макрофиты в малых реках Карелии и Кольского полуострова // *Гидробиол. журн. Деп. в ВИНТИ 05.01.90. № 75.* 22 с.

1991. Реакция речного перифитона на изменение трофности проточных озер // Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб.: Гидрометеоздат. С. 283–286.

1993. Питание беспозвоночных эпилитона в небольшой реке // *Проблемы лососевых на Европейском Севере.* Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 89–105 (совместно с В. В. Хренниковым).

1994. Фитоперифитон в малых реках Кольского полуострова. *Гидробиол. журн. Киев. Деп. ВИНТИ. 22. 08. 94. № 2097–В94.* 27 с.

1995. Перифитон реки Кенти // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 47–60.

1996. Перифитон рек Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 39 с.

1997. Биомониторинг озерно-речной системы реки Лижма (Южная Карелия) // Мониторинг биоразнообразия. М. С. 307–312 (совместно с О. П. Стерлиговой, Я. А. Кучко, С. А. Павловским, Н. В. Ильмастом, А. К. Морозовым).

1998. Climate changes and some peculiarities of periphyton development in streams // *Climate and waters.* Helsinki. Finland. P. 527–532.

1999. Формирование и функционирование фитоперифитона в реках. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск.: КарНЦ РАН. 50 с.

2000. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии. Бассейн р. Лижмы (Кедрорекка, Тарасмозеро). *Журн. Альгология. Киев. Т. 10, № 1.* С. 63–65 (совместно с С. И. Генкал).

2001. Effect of the trout farm on the lake-river ecosystem of the salmon river Lishma. // *Ecohydrology & Hydrobiology Poland.* 1. P. 219–228 (совместно с О. П. Стерлиговой, С. А. Павловским, Н. В. Ильмастом, Я. А. Кучко).

2002. Features of periphyton in some rivers of north-western Russia. Stuttgart // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27 (5). P. 3159–3161.

Use of periphyton for monitoring in rivers in Northwest Russia // *J. of Applied Phycology.* 14. P. 57–62.

Экосистема Сямозера (биологический режим и использование). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 119 с. (совместно с О. П. Стерлиговой, В. Н. Павловым, Н. В. Ильмастом, С. А. Павловским, Я. А. Кучко).

Periphyton in lake – river system – an ecotone within an ecotone // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* Stuttgart. 28. P. 1824–1826.

2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 43 с.

Перифитон // *Разнообразие биоты Карелии: виды, сообщества и условия формирования.* Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 178–188.

Оценка влияния форелевой фермы на озерно-речную систему реки Лижма (Бассейн Онежского озера) // *Журн. Биология внутренних вод. № 2.* С. 92–99 (совместно с С. П. Китаевым, О. П. Стерлиговой, С. А. Павловским, Я. А. Кучко).

Algae cenosis biodiversity formation in the North Russian rivers // *The Finnish Environment. N 485. Vantaa. Finland.* P. 170–174.

Periphyton // *Biotic diversity of Karelia: species, communities and condition of formation.* P. 153–163.

2004. Фитоперифитон рек Республики Карелия // *Ботан. журн. Т. 89, № 3.* С. 18–35.

Experience of using phytoperiphyton monitoring in urban watercourses // *Oceanological and Hydrobiological Studies.* 33(1). P. 65–75.

Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 182 с.

2005. Водоросли в озерно-речных системах Восточной Фенноскандии // *Тр. КарНЦ РАН. Биогеография Карелии. Вып. 7.* С. 78–86.

Фитоперифитон реки Тено и ее притоков (Финская Лапландия) // *Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии.* Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 31–41.

2006. Питание беспозвоночных, ассоциированных с перифитоном в небольшой реке // *Журн. Экология. № 5.* С. 372–378.

Diet of periphytonic invertebrates in small river // *Russian J. of Ecology. Vol. 37, N 5.* P. 337–343.

Библиография работ по водорослям Европейского Севера России (Республика Карелия, Мурманская область). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 66 с. (совместно с Г. А. Антипиной, И. Г. Вислянкой, Т. А. Иешко, Г. Ц. Лаком, Т. А. Чекрыжевой, А. Н. Шаровым, Т. С. Шелеховой).

Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 78 с. (совместно с Т. А. Чекрыжевой, И. Г. Вислянской).

Динамика структуры и первичная продукция перифитона в небольшой реке // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии / Под. ред. А. Ф. Алимova, В. В. Бульона. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 163–174.

2007. Изменение структуры фитоперифитона в малых реках урбанизированных территорий // Журн. Водные ресурсы. 34 (3). С. 346–353 (совместно с А. К. Морозовым).

Short- and long-term changes in phytoplankton structure and production in small streams of Eastern Fennoscandia // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 36 (1). P. 1–10.

Альгологические исследования в озерно-речных системах Севера Европейской части России // Журн. Альгология. 17 (2). P. 220–229.

Влияние ландшафта на особенности структуры фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии // Журн. Биология внутренних вод. 1. P. 55–60.

Формирование гидробиоценозов реки Сяся (бассейн Онежского озера) в условиях воздействия стоков форелевой фермы // Журн. Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 2. С. 17–23 (совместно с А. Н. Кругловой, И. А. Барышевым).

Альгологические исследования в озерно-речных системах Севера Европейской части России // Журн. Альгология. 2007. 17 (2). С. 220–229.

Algological studies of fluvio-lacustrine systems in the northern European part of Russia // *International J. of Algology*. Begell House Ink. 9 (2). P. 139–149.

Spatial and temporal variation of heavy metal levels in phytoplankton in small streams of Northwest Russia // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 161 (3–4). P. 435–442 (совместно с А. К. Морозовым).

Гидробиология // Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов / Под. ред. Н. Н. Филатова и А. Ю. Тержевика. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 104–114 (совместно с А. Н. Кругловой, И. А. Барышевым).

Структура и видовое разнообразие фитопланктона в реке Лижма // Тр. КарНЦ РАН. Биогеография Карелии. Вып. 7. С. 146–155 (совместно с Ю. Л. Сластиной).

Гидробиологическая характеристика рек Терского берега Кольского полуострова // Тр. КарНЦ РАН. Биогеография Карелии. Вып. 7. С. 28–44 (совместно с А. Н. Кругловой, И. А. Барышевым).

2008. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии. IV. Реки Карельского побережья Белого моря // Ботан. журнал. 93 (3). С. 393–398 (совместно с С. И. Генкал).

Phytoplankton community structure and distribution in the Teno River and its tributaries (Finnish Lapland) // *Boreal Env. Res.* 13. P. 517–524.

The green algae as structural element of phytoplankton communities in streams of the Northwestern Russia // *Biology*. 63 (6). P. 859–865.

Альгофлора перифитона малых рек побережья Баренцева моря // Тр. КарНЦ РАН, 14. С. 17–31.

2009. Diatoms of Periphyton assemblages of Small Rivers in North-Western Russia // *Stud. Trent. Sci. Nat.* 84. P. 153–160.

Материалы к флоре Bacillariophyta приграничной реки Пасвик (Патсойки, Мурманская область, Россия). 1. Centrophyceae // Журн. Альгология. 19 (3). С. 273–281 (совместно с С. И. Генкал).

РЕЦЕНЗИИ И БИБЛИОГРАФИЯ

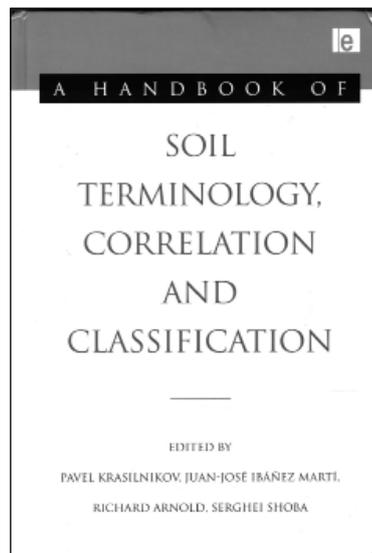
A Handbook of Soil Terminology, Correlation and Classification / Edited By Pavel Krasilnikov, Juan-José Ibáñez Marti, Richard Arnold, Serghei Shoba. Earthscan Publ., London; New York, 2009. 448 p.

Классификация и терминология почв представляют собой базовые вопросы для ясного понимания почвоведения и для профессионального общения. В первой части книги рассматриваются теоретические вопросы классификации в естественных науках с акцентом на классификации почв. Вторая часть посвящена национальным классификациям почв. Существует множество национальных систем классификации почв, которые не коррелируют друг с другом напрямую. Это приводит к определенной путанице и к затруднениям при научных работах, требующих включения данных, представленных более чем в одной национальной системе; также тяжело представлять данные для международных публикаций в системе, незнакомой читателям. Данная книга имеет целью прояснить этот вопрос, описывая и сравнивая разные системы классификации, оценивая их в контексте Мировой реферативной базы почвенных ресурсов (WRB). Последняя была создана для решения указанных выше проблем путем создания международной системы для корреляции почвенных терминов. Почвовед теперь должен классифицировать почвы в международной системе, равно как и в национальной классификации.

Помимо существующих классификаций, монография включает характеристику некоторых важнейших классификаций почв, использовавшихся ранее, поскольку до сих пор существует обширная литература и картографические источники, выполненные в этих классификациях. Отдельно рассматриваются классификации палеопочв и народные почвенные классификации. Книга включает около 4000 названий почв; все термины приводятся в алфавитном указателе в конце книги. Эта книга призвана служить справочным пособием для студентов, изучающих почвоведение как часть

биологических, сельскохозяйственных, географических наук и иных смежных наук, равно как и для профессиональных почвоведов.

Soil classification and terminology are fundamental issues for the clear understanding and communication of the subject. However, while there are many national soil classification systems, these do not directly correlate with each other. This leads to confusion and great difficulty in undertaking comparative scientific research that draws on more than one system and in making sense of international scientific papers using a system that is unfamiliar to the reader. This book aims to clarify this position by describing and comparing different systems and evaluating them in the context of the World Reference Base (WRB) for Soil Resources. The latter was set up to resolve these problems by creating an international «umbrella» system for soil correlation. All soil scientists should then classify soils using the WRB as well as their national systems. The book is a definitive and essential reference work for all students studying soils as part of life, earth or environmental sciences, as well as professional soil scientists.



ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы «Анкеты» и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия «Анкеты» и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее, чем через месяц после получения рецензии. Перед сдачей в печать авторам высылаются распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Почтовый адрес редакции: 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 780109.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН и другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступна на сайте <http://transactions.krc.karelia.ru>.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отрецензированы авторами.

Статьи должны быть подписаны всеми авторами.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи. Рукописи большего объема (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

Рукописи присылаются в электронном виде, а также в двух экземплярах, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку через 1,5 интервала (12 пунктов шрифта типа Times New Roman). Размер полей: сверху, снизу – 2,5 см, справа, слева – 2,5 см. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – место работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, то следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: ВВЕДЕНИЕ. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ. ВЫВОДЫ. ЛИТЕРАТУРА); благодарности; литература (с новой страницы); таблицы (на отдельном листе); рисунки (на отдельном листе); подписи к рисункам (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилия, имя, отчество всех авторов полностью на русском и английском языках; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языках; должности авторов; адрес электронной почты для каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи* и содержать не более 8–10 значащих слов.

АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, содержать только главную информацию статьи, не превышать объем – 15 строк.

Отдельной строкой приводится перечень **КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ**. Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга запятой, в конце фразы ставится точка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ должны содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

ИЗЛОЖЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Для фаунистических и флористических работ следует указывать место хранения коллекционных образцов. Если в статье приводятся сведения о новых для исследованной территории таксонах, то желательно и процитировать этикетку. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вкладышах (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во Введении. Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более), и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Рыбаков, 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIF (*.TIF) или JPG (не встраивать в Word). Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указанием желательного размера рисунка в книге, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и, желательно, с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L. 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicus* (Gmelin 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения — названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общепутребительных.

* Названия видов приводятся на латинском языке **КУРСИВОМ**, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

ЛИТЕРАТУРА. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32 : 635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шеруди́ло¹, М. И. Сысо́ева¹, Г. Н. Алексе́йчук², Е. Ф. Марковская¹

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L., кратковременное снижение температуры, устойчивость.

E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Key words: *Cucumis sativus* L., temperature drop, resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2

Частота встречаемости видов нематод в исследованных биотопах

Биотоп (площадка)	Кол-во видов	Встречаемость видов нематод в 5 повторностях				
		100 %	80 %	60 %	40 %	20 %
1Н	26	8	4	1	5	8
2Н	13	2	1	1	0	9
3Н	34	13	6	3	6	6
4Н	28	10	5	2	2	9
5Н	37	4	10	4	7	12

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: биотоп 1Н – территория, заливаемая в сильные приливы; 2Н – постоянно заливаемый луг; 3Н – редко заливаемый луг; 4Н – незаливаемая территория; 5Н – периодически заливаемый луг.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Илиел Э. Стереохимия соединений углерода / пер. с англ. М.: Мир, 1965. 210 с.

Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 285 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, N 4. P. 507–516.

Ссылки на материалы конференций

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

Ссылки на авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Ссылки на диссертации

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: дис. ...канд. биол. наук. М., 1985. С. 21–46.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28, 04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

Ссылки на архивные материалы

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии : материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

Ссылки на Интернет-ресурсы

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.11.2006).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999-2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия/Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

CONTENTS

I. B. Kucherov. THE PROBLEM OF THE CONSERVATISM OF THE SPECIES COMPOSITION OF PLANT COMMUNITIES	3
A. N. Gromtsev, A. V. Kravchenko, Ju. P. Kurhinen, S. V. Sazonov. DYNAMICS OF THE DIVERSITY OF FOREST COMMUNITIES, FLORA AND FAUNA IN EUROPEAN TAIGA UNDER PRISTINE CONDITIONS AND UPON HUMAN IMPACT: RESEARCH EXPERIENCE AND FIRST CONCLUSION	16
G. A. Elina, P. N. Tokarev. REGULARITIES OF PEAT AND ORGANIC MATTER ACCUMULATION IN MIRE ECOSYSTEMS OF KARELIA	34
S. A. Kutenkov, N. V. Stojkina. RELICT PEATLANDS OF THE WHITE SEA ISLANDS	52
A. Yu. Doronina. FLORA OF THE «CARBONIFEROUS OUTLIERS» AREA (LENINGRAD REGION, «VEPSKY LES» NATURE PARK)	57
M. A. Boychuk, V. Ya. Gorkovets, M. B. Raevskaya. THE SPECIES DIVERSITY OF MOSSES ON ROCKS IN THE EASTERN PART OF CENTRAL FINLAND	70
A. V. Sonina, M. V. Melentjev, A. N. Antonova. HABITAT DISTRIBUTION OF LICHEN SPECIES ON COASTAL ROCKS OF THE GULF OF KANDALAKSHA, WHITE SEA	78
N. V. Medvedev, T. Sipilä. WINTERING AND BREEDING PECULIARITIES OF RINGED SEAL (<i>PHOCA HISPIDA LADOGENSIS</i>) IN THE NORTHERN PART OF LAKE LADOGA	86
A. V. Polevoi. FUNGUS GNATS (DIPTERA: BOLITOPHILIDAE, KEROPLATIDAE, MYCETOPHILIDAE) OF PASVIK STRICT NATURE RESERVE	95
I. A. Baryshev. FORMATION OF ZOOBENTHOS IN RIVER RAPIDS IN THE NORTH-WEST OF THE MURMANSK REGION UNDER HEAVY METAL IMPACT	105
E. P. Ieshko, D. I. Lebedeva, Ju. Ju. Barskaja, B. S. Shulman, I. L. Schurov, V. A. Shirokov. CHARACTERISTICS OF JUVENILE ATLANTIC SALMON SIMULTANEOUS INFECTION WITH <i>MARGARITIFERA MARGARITIFERA</i> (L.) GLOCHIDIA AND THE MONOGENEAN <i>GYRODACTYLUS SALARIS</i> MALMBERG.	113
CHRONICLE	
V. I. Krutov, S. M. Sin'kevich. CONFERENCE «FOREST RESOURCES OF RUSSIAN TAIGA: FOREST USE AND REFORESTATION PROBLEMS»	121
DATES AND ANNIVERSARIES	
L. V. Anikieva. EVGUENY IESHKO (on the 60 th anniversary)	126
O. P. Sterligova, A. N. Kruglova. SERGEY KOMULAINEN (on the 60 th anniversary)	130
REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY	134
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	135

Научное издание

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**

№ 1, 2010

Серия БИОГЕОГРАФИЯ. Вып. 10

*Печатается по решению
Президиума Карельского научного центра РАН*

Редактор М. А. Радостина
Оригинал-макет Г. А. Тимонен

Подписано в печать 28.05.2010. Формат 60x84¹/₈.
Гарнитура Pragmatica. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 14,8. Усл. печ. л. 16,2.
Тираж 300 экз. Изд. № 107. Заказ 878.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50