

И. В. Зенкова, А. С. Зайцев, Л. В. Залиш, А. А. Лисковая. ПОЧ-
ВООБИТАЮЩИЕ ПАНЦИРНЫЕ КЛЕЩИ (ACARIFORMES:
ORIBATIDA) ТАЕЖНОЙ И ТУНДРОВОЙ ЗОН МУРМАН-
СКОЙ ОБЛАСТИ 54

Д. Н. Ковалев, И. Ю. Попов. ГОДОВОЙ ЦИКЛ ПРОСТРАН-
СТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ
ПРУДОВОЙ НОЧНИЦЫ (*MYOTIS DASYSNEME*) САНКТ-
ПЕТЕРБУРГА И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ 68

Методы исследований

**А. Ф. Титов, В. Т. Вдовицын, А. М. Крышень, В. А. Лебедев,
А. К. Полин.** СОВРЕМЕННЫЕ ИНФОРМАЦИОННЫЕ ТЕХ-
НОЛОГИИ И РАЗВИТИЕ СЕТИ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ
ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ (НА ПРИМЕРЕ РЕСПУБЛИКИ
КАРЕЛИЯ) 82

Хроника

Е. П. Иешко, Д. И. Лебедева, Л. В. Аникиева. Международный
симпозиум «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, 4–8 октября
2010 г.) 87

Юбилеи и даты

В. И. Крутов, О. О. Предтеченская. Владимир Иванович Шубин
(к 85-летию со дня рождения) 92

Рецензии и библиография

С. Ф. Комулайнен. ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ К «БИБ-
ЛИОГРАФИИ РАБОТ ПО ВОДОРΟΣЛЯМ ЕВРОПЕЙСКОГО
СЕВЕРА РОССИИ» 97

Правила для авторов 104

ТРУДЫ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН. № 1, 2011. Серия БИОГЕОГРАФИЯ

ISSN 1997-3217



Труды

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 1, 2011

transactions.krc.karelia.ru

Серия БИОГЕОГРАФИЯ. Выпуск 11

СОДЕРЖАНИЕ

В. Ю. Нешатаева. РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ПОЛУОСТРОВА
КАМЧАТКА И ЕГО ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВА-
НИЕ 3

Н. Е. Королева. К СИНТАКСОНОМИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СО-
ОБЩЕСТВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *DRYAS OCTOPETALA* L.
В ФЕННОСКАНДИИ И НА ШПИЦБЕРГЕНЕ 23

А. А. Ильинов, Б. В. Раевский, О. А. Рудковская, Л. В. Топчиева.
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО И ГЕНЕ-
ТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ МАЛО-
НАРУШЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ ФИНСКОЙ (*PICEA X*
FENNICA) 37

П. С. Бурлаков, К. А. Хмара. ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ ОТ ГРОЗ
КАК ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ
СВЕТЛОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ БАССЕЙНА РЕКИ СОЯНА НА
БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОМ ПЛАТО 48

Карельский научный центр
Российской академии наук

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Серия БИОГЕОГРАФИЯ. Выпуск 11

Петрозаводск
2011

Главный редактор
А. Ф. Титов

Редакционный совет

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

Editor-in-Chief
A. F. Titov

Editorial Council

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

Редакционная коллегия серии «Биогеография»

А. В. Артемьев, В. Ф. Брызгин, Х. Васандер, 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, В. Т. Ярмишко

Editorial board of «Biogeography» series

A. V. Artem'ev, V. F. Bryazgin, H. Vasander, 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 (Executive Secretary), A. I. Slabunov, N. G. Fedorets, V. T. Yarmishko

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>

УДК 581.524.4 (571.66) + 911.6

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА И ЕГО ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ

В. Ю. Нешатаева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

На основании материалов многолетних полевых исследований разработано новое геоботаническое районирование Камчатки. Обосновано отнесение территории полуострова к *Камчатской лиственно-лесной подобласти Евразийской таежной области*. В пределах подобласти выделено 6 провинций и 20 округов, приведена характеристика растительного покрова, охарактеризованы особенности его зональной дифференциации и высотной поясности. Обсуждаются принципы геоботанического районирования горных территорий.

Ключевые слова: высотная поясность, геоботаническое районирование, полуостров Камчатка, растительный покров.

V. Yu. Neshataeva. THE PLANT COVER OF THE KAMCHATKA PENINSULA AND ITS GEOBOTANICAL SUBDIVISION

The territory of the Kamchatka Peninsula is considered to be a special *Kamchatka deciduous forest sub-region of the Eurasian taiga region*. The plant cover of the sub-region is characterized by the predominance of stone-birch (*Betula ermanii*) forests. The area was subdivided into 6 geobotanical provinces and 20 districts. The plant cover of the units is described.

Key words: altitudinal zonality, geobotanical subdivision, Kamchatka Peninsula, plant cover.

Полуостров Камчатка расположен между 50°52' и 60°52' с. ш. и 155°34' и 164°00' в. д., его площадь составляет 350 000 км². Протяженность полуострова с севера на юг 1 200 км, максимальная ширина 480 км. Северная граница полуострова, отделяющая его от Корякского нагорья, проходит по линии бухта Рекинники – залив Анапка. Территория Камчатки представляет собой систему складчатых и вулканических горных хребтов, разделенных продольными депрессиями. Важнейшие орографические структуры полуострова – Срединный и Восточный хребты, Центральная Камчатская депрессия, Западно-Камчатская и Восточно-Камчатская низменности – ориентированы меридионально.

Климат Камчатки холодный, избыточно-влажный, с многоснежной зимой. Среднегодовая сумма активных температур (выше 10 °С) не превышает 1 200°. Средняя температура июля не превышает 15 °С, февраля – от –10 °С до –20 °С. Среднегодовое количество осадков составляет от 350 мм (в Центральной долине Камчатки) до 1000 мм (на побережьях). Средняя мощность снегового покрова около 100 см, на побережьях до 300 см. Во всех районах полуострова осадки преобладают над испарением, коэффициент увлажнения (по Н. И. Иванову) не менее 1.3.

Сложный рельеф, различные климатические условия, активный вулканизм определяют

высокую пестроту почвенного покрова полуострова. Почвообразование происходит под воздействием сочетания зональных факторов и химизма свежего вулканического материала. Извержения вулканов сопровождаются поступлением на поверхность рыхлых вулканических продуктов – пепла, песка, пемзы, шлака. Под влиянием частых пеплопадов мощность почвенного профиля увеличивается, формируются вулканические слоисто-пепловые и слоисто-охристые почвы. Они отличаются слоистостью и полигенностью профиля, состоящего из двух и более наложенных друг на друга элементарных профилей, в каждом из которых выделяются органогенные и органоминеральные горизонты и прослойки вулканического пепла.

Таким образом, п-ов Камчатка отличается обособленным географическим положением и чрезвычайно своеобразными природными условиями. Это обусловлено как сложной геологической историей, своеобразными климатическими особенностями, сильно расчлененным горным рельефом, так и постоянным воздействием современного вулканизма. В связи с этим Камчатка характеризуется своеобразным растительным покровом, что дает основание большинству исследователей рассматривать территорию полуострова как особую единицу районирования высокого ранга. В большинстве существующих схем природного, физико-географического или ландшафтного районирования полуостровов Камчатка выделяется в ранге провинции [Естественноисторическое районирование..., 1947; Любимова, 1961; Сочава, 1962а, б; Куницын, 1963а, б; Кожемяко, 1963; Потапова, 1963; Исаченко, 1985] либо как область в системе геоботанического районирования [Васильев, 1947; Колесников, 1961, 1963; Хоментовский и др., 1989; Нешатаева, Нешатаев, 2000].

Для Камчатки имеется ряд схем геоботанического районирования. Первая из них разработана Я. Я. Васильевым [1947], территория полуострова отнесена им к Камчатской травяно-лиственнолесной области, выделено пять округов: 1) *Западно-Камчатский прибрежный*, 2) *Средне-Камчатский горный*, 3) *Внутри-Камчатский* и 4) *Восточно-Камчатский горный*, 5) *Командорские о-ва*. Еще два округа дополнительно выделены Е. М. Лавренко: 6) *Северо-Курильский* и 7) *Средне-Курильский* [Геоботаническое районирование..., 1947]. Позже Е. М. Лавренко [1950] относил п-ов Камчатка с прилегающими островами к *Северотихоокеанской луговой области*.

Другое геоботаническое районирование Камчатской области разработано Б. П. Колесниковым [1961, 1963]. Полуостров Камчатка с при-

легающей материковой частью отнесен им к двум геоботаническим областям. В *Берингийскую лесотундровую область* он включил Корякское нагорье, Парапольский дол, Пенжинский и Пенжино-Анадырский округа, а также три горных округа на п-ове Камчатка: 1) *Восточного Камчатского хребта*, 2) *Срединного Камчатского хребта*, 3) *Предгорий Срединного хр. и о-ва Карагинский*. Остальную территорию полуострова он отнес к *Северотихоокеанской лугово-лиственнолесной области*, в пределах которой выделил 5 округов: 1) *Западно-Камчатский*, 2) *Центрально-Камчатский*, 3) *Петропавловский*, 4) *Лопаткинско-Северокурильский* и 5) *Командорский*. Существенным недостатком этого районирования является отнесение горных систем и прилежащих межгорных долин к разным геоботаническим областям, что, на наш взгляд, ошибочно. Кроме того, при выделении округов автор не придерживается единых принципов. В основу выделения равнинных округов им положена плакорная растительность. В то же время горные округа он выделяет по высотной растительности тундр, редколесий и стлаников, что заставило его отнести горные округа полуострова к лесотундровой области. В связи с этим геоботаническое районирование Б. П. Колесникова, по нашему мнению, является принципиально неверным.

Третье геоботаническое районирование п-ова Камчатка предложено П. А. Хоментовским с соавт. [Хоментовский и др., 1989]. В основу положена схема горных округов Б. П. Колесникова, не учитывающая плакорную растительность. Авторы подчеркивают преобладание на полуострове лесотундровой растительности, к которой они относят горные лиственничные редколесья и сообщества стлаников. Авторы отнесли п-ов Камчатка к *Камчатской полуостровной тундрово-лесистой области*, в пределах которой выделили 3 провинции: 1) *Центрально-Камчатская равнинно-предгорная провинция хвойно-каменноберезовых лесов*, 2) *Срединно-Западная среднегорно-равнинная камменноберезово-тундроволесная провинция*, 3) *Восточная горно-прибрежная камменноберезово-тундроволесная провинция*. По нашему мнению, это геоботаническое районирование, выполненное по высотной растительности гор и не учитывающее плакорную растительность равнинных территорий, также нельзя признать правильным.

Материалы и методы

В основу нового геоботанического районирования положены результаты детально-марш-

рутных геоботанических исследований, проведенных в 1974–2009 гг. полевыми отрядами Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и СПбГУ. Было выполнено около 4000 геоботанических описаний, заложено 45 опорных геоботанических профилей общей протяженностью около 250 км. При анализе закономерностей распределения растительного покрова использовали также литературные и фондовые материалы: «Геоботаническая карта Кроноцкого заповедника» под ред. Ю. Н. Нешатаева, М 1 : 100 000 [1979]; Карта «Леса СССР» под ред. А. С. Исаева, М 1 : 2 500 000 [1990]; «Карта растительности Южно-Камчатского природного парка», составленная В. Ю. Нешатаевым и В. Ю. Нешатаевой, М 1 : 300 000 [1992]; «Геоботаническая карта центральной части Южно-Камчатского заказника», М 1 : 100 000, составленная В. Ю. Нешатаевым и В. Ю. Нешатаевой [1993]; «Карта растительности трассы магистрального газопровода Кшук – Петропавловск-Камчатский», М 1 : 500 000, составленная Л. И. Рассохиной и Т. И. Кузякиной [2000]; планы лесонасаждений Петропавловского, Елизовского, Быстринского, Усть-Большерецкого, Усть-Камчатского, Атласовского и Мильковского лесхозов, М 1 : 100 000; топографические карты М 1 : 100 000 и 1 : 200 000, аэрофотоснимки и космические снимки.

Принципы и основные единицы геоботанического районирования

Геоботаническое районирование представляет собой результат анализа широтной и региональной дифференциации растительного покрова на разных уровнях его организации [Сочава, 1979; Геоботаническое районирование..., 1989]. Оно отражает закономерности пространственной дифференциации растительного покрова, как зональные, так и провинциальные, и выявляет признаки растительного покрова, характерные для различных единиц районирования, а также признаки, общие для единиц различных уровней. Геоботаническое районирование – это типологическая схема растительного покрова, исторически сложившегося на данной территории. Главным критерием районирования являются признаки самого растительного покрова, а не условий его существования. При геоботаническом районировании учитывают типы растительных сообществ, состав доминантов-эдификаторов плакорных и неплакорных сообществ, набор дифференцирующих видов, характерных для экологических и географических вариантов плакорных сообществ [Лавренко, 1947; Геоботаническое районирование..., 1989].

Основные принципы геоботанического районирования разработаны в Отделе геоботаники Ботанического института АН СССР. В 1935 г. в БИН АН СССР состоялась дискуссия «Принципы и методы геоботанического районирования», в которой участвовали Е. М. Лавренко, Б. Н. Городков, А. П. Шенников, С. Я. Соколов, А. В. Прозоровский и др. [Принципы..., 1940]. В 1940 г. были подготовлены к печати «Карта геоботанических районов СССР» и сопроводительный текст к ней [Васильев и др., 1940], опубликованные после окончания Великой Отечественной войны [Геоботаническое районирование..., 1947]. Дальнейшее развитие принципы и единицы геоботанического районирования получили в работах многих авторов [Сочава, 1945, 1948, 1952, 1958, 1961, 1966, 1979; Лавренко, 1947, 1948, 1950, 1968; Исаченко, 1962; Карамышева, Рачковская, 1969; Куминова, 1970, 1971; Юрцев, Сафронова, 1973; Ильина, 1975; Лавренко, Исаченко, 1976; Исаченко, Лавренко, 1980; Малышев, 1987; Геоботаническое районирование..., 1989; Огуреева, 1991; Волкова, 1994, 1997; Сафронова, 1996; Рачковская и др., 2003 и др.].

Наиболее крупной единицей подразделения растительного покрова является *геоботаническая область (зона)*, выделяемая по господству одного или нескольких типов растительности, которые соответствуют зональным климатическим условиям. При этом в каждой области могут встречаться сопутствующие фитоценозы, относящиеся к другим типам растительности, занимающие иногда значительные площади. Например, в таежной области наряду с лесами широко распространена растительность болот. Геоботаническая область характеризуется преобладанием на плакорах определенного типа растительности, а также ряда сопутствующих ему типов растительности, приуроченных к неплакорным местообитаниям. Для геоботанической области характерна определенная система типов высотной поясности растительности. В пределах геоботанических областей различаются *подобласти*, отличающиеся по особенностям типологии и структуры растительного покрова в пределах области. В связи с закономерным изменением растительного покрова с севера на юг в пределах областей (подобластей, провинций) выделяются *широтные полосы*. В соответствии с региональными изменениями структуры растительного покрова с запада на восток различаются *географические варианты*. Они характеризуются изменением роли тех или иных видов в растительном покрове, наличием или отсутствием дифференциальных видов [Сафронова и др.,

1999]. Геоботанические области (подобласти) подразделяются на провинции. *Провинции* характеризуются набором плакорных формаций, а также определенным типом высотной поясности растительности, т. е. отличаются по видовому составу основных эдификаторов плакорных сообществ. По набору подзональных полос, набору и соотношению эдафических вариантов плакорных сообществ, а также по составу дифференцирующих видов преобладающих плакорных ассоциаций иногда выделяют *подпровинции*. Подпровинция характеризуется определенным соотношением типов плакорных сообществ, их эдафических вариантов, территориальных единиц, а также наличием специфических региональных неплакорных сообществ. Таким образом, подпровинции отличаются друг от друга по составу эдификаторов коренных плакорных сообществ и другим флористическим особенностям фитоценозов [Геоботаническое районирование..., 1989]. Провинции и подпровинции подразделяются на *округа*. Округ характеризуется определенным набором растительных ассоциаций, обусловленным почвенно-геоморфологическими факторами, а также определенным подтипом (или вариантом) высотной поясности растительности. При выделении округов существенное значение имеет не только плакорная растительность, но также и растительность неплакорных местообитаний (пойм, болот, приморских маршей и др.). Таким образом, важнейшей характеристикой округа является определенное соотношение плакорных и неплакорных типов сообществ. При этом для плакорных типов сообществ и их вариантов учитывают те же единицы (группы ассоциаций), что и для подпровинций, для болот – типы болотных массивов. Границы округов не выходят за рамки широтных полос. Округ является основной единицей региональной размерности, поскольку именно округа отражают качественные характерные черты растительного покрова в пределах провинции [Куминова, 1970, 1971; Сочава, 1979; Геоботаническое районирование..., 1989 и др.].

Геоботаническое районирование горных территорий представляет собой более сложную задачу, чем районирование равнин. В горных районах выражена тесная связь между дифференциацией растительного покрова и геоморфологическими особенностями горных систем. На фоне общих зональных закономерностей структуры растительного покрова здесь особое значение имеет высотная поясность растительности. В горных районах мы выделяем аналоги плакоров (в смысле В. Б. Сочавы,

1979). Особенности горной растительности отражены при выделении единиц районирования высокого уровня (провинций), как это принято в Лаборатории географии и картографии растительного покрова БИН РАН [Волкова, 1994, 1997; Сафронова, 1996; Рачковская и др., 2003 и др.]. Горная провинция характеризуется общностью зонального и секторного положения горных систем, единой группой типов поясности растительности и общностью истории формирования флоры и растительности [Рачковская и др., 2003]. Закономерности типологической структуры растительности горного округа в наибольшей степени связаны с рельефом, а потом уже с широтным положением. Как следствие, структура растительного покрова округа и соотношение площадей различных типологических единиц растительности могут заметно отличаться от типичной структуры соответствующей широтной полосы подпровинции, к которой этот округ относится. В таком случае целесообразно выделять *экстразональные округа* [Геоботаническое районирование..., 1989]. По особенностям структуры растительного покрова, отражающим своеобразие геологических, геоморфологических и почвенных условий, на основании картометрического анализа в пределах округов выделяются *районы*. Однако в связи с отсутствием до настоящего времени крупномасштабных геоботанических карт для большей части п-ова Камчатка, геоботаническое районирование доведено нами только до уровня округов.

Общие закономерности растительного покрова Камчатки

Зональная дифференциация растительного покрова. Основной географической закономерностью, которой подчиняется дифференциация растительного покрова, является зональность. Зональные закономерности растительного покрова определяются широтными изменениями климатических показателей, прежде всего количеством и соотношением тепла и влаги. Наиболее четко зональные закономерности растительного покрова выражены на равнинах. На территории п-ова Камчатка, разделенной высокими горными хребтами, простирающимися меридионально, зональные закономерности растительного покрова лучше всего проявляются на приморских равнинах и в широких межгорных депрессиях, также имеющих меридиональное простираение. Таким своеобразным явлением «меридионального» проявления зональности растительного покрова территория Камчатки весьма сходна с

западным побережьем Северной Америки, где широтные зоны растительности также простираются вдоль горных хребтов. Мы присоединяемся к тем исследователям, которые относят Камчатку к *таежной зоне*, несмотря на то, что таежная зона, как правило, характеризуется преобладанием хвойных лесов. В приокеанических районах восточного и западного побережий Евразии распространены коренные березовые леса, образованные на тихоокеанском побережье Азии каменной березой (*Betula ermanii*)¹, а на атлантическом побережье Европы – березой извилистой (*B. pubescens* subsp. *tortuosa*), которые замещают на обоих побережьях хвойные леса. Л. Намет-Аhti и Т. Аhti [1969] убедительно обосновали необходимость отнесения приокеанических березовых лесов Евразии и Северной Америки к бореальной зоне. Они считают, что приокеанические березняки, образованные *B. ermanii* и *B. pubescens* subsp. *tortuosa*, являются экологически и физиономически сходными, гомологичными формациями [Намет-Аhti, Аhti, 1969; Хамет-Аhti, 1976; Намет-Аhti, 1981, 1987]. Ботанико-географический феномен существования бореальных приокеанических березняков объясняется воздействием холодного и влажного климата побережий.

На Камчатке равнины расположены на побережьях Охотского, Берингова морей и Тихого океана, а также в Центральной Камчатской депрессии. На карте «Зоны и типы поясности растительности...» [1999] вся территория полуострова Камчатка отнесена к подзоне северной тайги. Мы также относим большую часть равнин полуострова к подзоне северной тайги. *Западно-Камчатский географический вариант*, выделенный И. Н. Сафроновой и др. [1999], отличается господством в растительном покрове каменноберезовых лесов из *Betula ermanii* и широким распространением субокеанических верховых болот-плащей. Центральную Камчатскую депрессию мы относим к подзоне средней тайги, поскольку здесь широко распространены кустарничковые и мелкотравно-зеленомошные хвойные леса в сочетании с кустарничково-сфагновыми болотами и лиственничными марями. Мы выделяем особый *Центрально-камчатский географический вариант*, отличающийся участием в растительном покрове ельников из *Picea ajanensis* мелкотравно-зеленомошных и лиственничников из *Larix cajanderi* кустарничково-разнотравных, багульниковых, зеленомошных с кедровым стлаником. *Восточ-*

но-Камчатский географический вариант, выраженный на побережье Берингова моря, мы относим к подзоне лесотундры. Он отличается господством в растительном покрове кедрового и ольхового стлаников (*Pinus pumila*, *Alnus Kamtshatica*) и широким распространением сообществ приморских кустарничковых тундр (вороничников).

Вертикальная поясность растительного покрова. Большая часть полуострова Камчатка занята горными системами. Наиболее крупными являются системы Срединного и Восточного хребтов, имеющие меридиональное простираие. Пространственная дифференциация растительного покрова в горных районах определяется прежде всего особенностями общей циркуляции атмосферы, т. е. зависит от положения горной страны в системе широтной зональности растительного покрова. Кроме того, вертикальная дифференциация растительного покрова обусловлена геоморфологическими и ландшафтными особенностями территории (размерами горных массивов, высотой и барьерной ролью хребтов, характером расчленения поверхности и др.). Этими факторами определяется неравномерное поступление тепла и влаги на склоны различной формы (выпуклые, вогнутые), разной экспозиции и крутизны. Поэтому каждой широтной зоне присущ свой спектр высотных поясов растительности [Васильев и др., 1940; Еленевский, 1940; Толмачев, 1948; Лавренко, 1950, 1964; Станюкович, 1955, 1973; Сафронова и др., 1999]. Р. А. Еленевский [1940] впервые привел характеристику горно-поясной системы океанического типа, в которой выделил альпийский, субальпийский и лесной высотные пояса растительности. Я. Я. Васильев с соавт. [Васильев и др., 1940] установили особый Камчатский (гольцово-березово-лесной) тип поясности растительности. А. И. Толмачев [1948] указывал, что в горных районах с выраженным океаническим климатом встречается альпийский (высокогорно-луговой) тип поясности, а гольцовый (горно-тундровый) тип поясности характерен для континентальных районов Сибири и Дальнего Востока. К. В. Станюкович [1955, 1973] выделил группу приморских типов поясности растительности, которая соответствует горно-поясной системе океанического типа Р. А. Еленевского [1940]. В ее составе выделено три типа поясности: 1) островной северо-тихоокеанский, 2) береговой (прибрежный) северо-тихоокеанский, 3) береговой (прибрежный) атлантический. К. В. Станюкович [1973] различал на Камчатке несколько типов поясности. Типы поясности Восточной и Западной Камчатки он

¹ Названия сосудистых растений даны по В. В. Якубову и О. А. Черныгиной [2004].

включал в *береговую тихоокеанскую группу типов поясности*, для которой, по его мнению, характерны следующие высотные пояса: I. Нижний узкий пояс лиственничных лесов с примесью темнохвойных. II. Широкий пояс каменноберезовых лесов. III. Широкий пояс кедрового стланика. IV. Пояс тундр и лугов, для которого «характерны широкие луговые пространства» [Станюкович, 1973, с. 90]. Типы поясности Центральной Камчатки он включает во *влажно-континентальную группу типов поясности востока Евразии*, для которой характерны четыре высотных пояса растительности: I. Узкий пояс лиственничных лесов. II. Пояс каменноберезовых лесов. III. Пояс кедрового стланика. IV. Пояс тундр с пятнами лугов. Тип поясности Южной Камчатки он относит к *островной тихоокеанской группе типов поясности*, для которой характерно наличие трех высотных поясов: I. Пояс каменноберезняков. II. Пояс стлаников и кустарников. III. Пояс тундр и лугов. По нашему мнению, К. В. Станюкович недостаточно четко отграничил береговые Камчатские типы поясности от влажно-континентальных типов. В соответствии с имеющимися у нас данными, не следует выделять в островной тихоокеанской группе типов поясности, к которой он относит южную оконечность Камчатки, северные Курилы и Командоры, пояс каменноберезняков, который здесь отсутствует. Неверным является также указание на то, что «для пояса стлаников и кустарников характерны пятна высокотравий» [Станюкович, 1973, с. 97]. В действительности для указанных районов высокотравные сообщества не характерны.

Другой подход к выделению и наименованию высотных поясов растительности разработан Л. Хамет-Ахти [Hämet-Ahti, 1963, 1965, 1978, 1979, 1981, 1987; Ahti et al., 1968; Hämet-Ahti, Ahti, 1969; Hämet-Ahti et al., 1974; Хамет-Ахти, 1976]. Для бореальной зоны Северо-Восточной Азии она установила пять высотных поясов: орогемибореальный пояс, нижний, средний и верхний оробореальные пояса и орогемиарктический пояс [Хамет-Ахти, 1976; Hämet-Ahti, 1981]. Для Камчатки Л. Хамет-Ахти [1976] выделяет три оробореальных пояса: 1) средний оробореальный, образованный на приморских склонах каменной березой и сообществами ольхового (на западном побережье с участием кедрового) стланика, в континентальных долинах – елью аянской и лиственницей; 2) верхний оробореальный, образованный во всех районах сообществами ольхового и кедрового стлаников; 3) орогемиарктический, образованный сообществами кедрового стланика (с примесью ольхового). Систему высотных

поясов Л. Хамет-Ахти подвергли критике Л. И. Малышев [1977], П. Л. Горчаковский и В. Б. Куваев [1985]. Мы согласны с ними в том, что принятые Л. Хамет-Ахти наименования поясов (нижний, средний, верхний) основаны на признаках рельефа, а не растительного покрова. Также не совсем удачны ее попытки разработать единую типологию для высотных поясов растительности северного и южного полушарий. По нашему мнению, типология высотной поясности растительности горных районов должна соответствовать общим ботанико-географическим закономерностям, подразделению материков на крупные ботанико-географические (или геоботанические) единицы районирования.

Наиболее подробно типы поясности растительности России охарактеризованы на карте «Зоны и типы поясности...» [1999]. Для Камчатки здесь выделен один тип поясности – *нижнеальпийско-тундрово-стланиково-редколесно-таежный* с поясом приморских верещатников (Камчатский), представленный одним географическим вариантом (Западно-Камчатским) и двумя подтипами: 1) горнотундрово-стланиковым (Южная Камчатка, северные Курилы); 2) горнотаежным (Центрально-Камчатская депрессия).

Однако мы не во всем согласны с авторами этой интересной работы. Например, Центрально-Камчатская депрессия на их карте показана как горный округ, в то время как ее следует рассматривать как равнинную территорию и относить к Центрально-Камчатскому географическому варианту подзоны средней тайги таежной зоны. Для горно-таежного пояса Центрально-Камчатской депрессии в сопроводительном тексте ошибочно указана пихта грациозная (*Abies gracilis*), в действительности же единственное реликтовое местообитание этой пихты находится на восточном побережье Камчатки в устье р. Новый Семячик. Кроме того, на карте и в пояснительном тексте к ней [Огуреева и др., 1999] группа северотихоокеанских островных высотно-поясных систем ошибочно включена в *неморальный класс типов поясности*, отличающийся участием в высотно-поясных спектрах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

Мы выделяем на Камчатке один *горнотундрово-стланиково-каменноберезово-горнотаежный* (Камчатский) тип поясности, представленный тремя подтипами (рис. 1), и относим его к Бореальному классу типов поясности, Берингскому подклассу типов поясности и группе Северотихоокеанских островных высотно-поясных систем, выделенный Г. Н. Огуреевой и др.

[1999]. Для Камчатского типа поясности характерны четыре высотных пояса растительности, неодинаково выраженные в различных районах полуострова: горно-тундровый (*Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina*, *Phyllodoce caerulea*,

Cassiope lycopodioides, *Bryanthus gmelinii*, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Rhododendron aureum*, *R. camtschaticum*), стланиковый (*Pinus pumila*, *Alnus kamtschatica*), каменноберезовый (*Betula ermanii*) и горно-таежный (*Picea ajanensis*, *Larix cajanderi*).

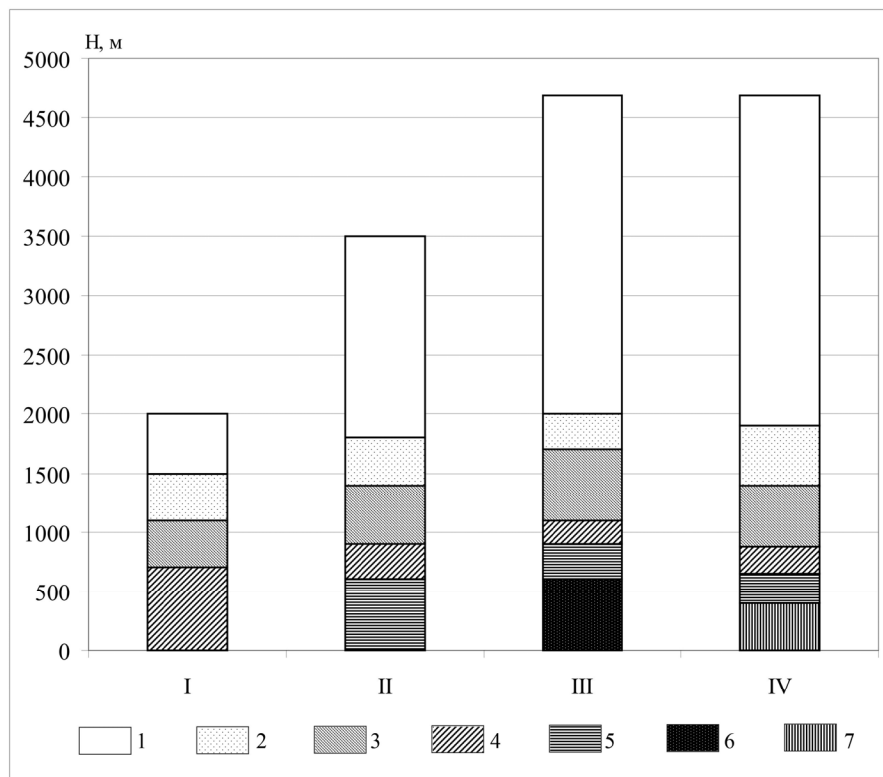


Рис. 1. Подтипы поясности растительности Камчатки:

I – Южно-камчатско-Северокурильский, II – Западно- и Восточно-камчатский, III – Центрально-камчатский, IV – Центрально-камчатский вулканогенный вариант. 1 – ледники и снежники, 2 – разреженные группировки осыпей и скал, 3 – горно-тундровый пояс, 4 – стланиковый пояс, 5 – каменноберезовый пояс, 6 – хвойнолесной пояс, 7 – белоберезняки на месте хвойных лесов

В пределах Камчатского типа поясности различаются три подтипа и один вариант: I. Подтип поясности *океанический горнотундрово-стланиковый* (Южно-камчатско-северокурильский). Характерны два высотных пояса: горно-тундровый (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron camtschaticum*, *Phyllodoce aleutica*, *Arctica nana*, *Bryanthus gmelinii*, *Harimanella stelleriana*, *Cassiope lycopodioides*) и стланиковый (*Alnus kamtschatica*, *Pinus pumila*); II. Подтип поясности *горнотундрово-стланиково-каменноберезовый* (Западно- и Восточно-камчатский). Характерны три высотных пояса: горно-тундровый (*Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*, *Betula exilis*, *Arctous alpina*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope lycopodioides*, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata*, *Rhododendron aureum*), стланиковый (*Pinus pumila*, *Alnus kamtschatica*) и каменнобе-

резовых лесов (*Betula ermanii*); III. Подтип поясности *горнотаежный* (Центрально-Камчатский), где выражены все четыре высотных пояса: горно-тундровый, стланиковый, каменноберезовый и горно-таежный. Характерной особенностью является горно-таежный пояс еловых (*Picea ajanensis*) и лиственничных (*Larix cajanderi*) лесов; IV. Вариант *Центрально-Камчатский вулканогенный* – производный вариант горно-таежного подтипа поясности, связанный с вулканогенными нарушениями растительного покрова, проявляющимися в уничтожении горно-таежного пояса хвойных лесов (на восточном макросклоне Ключевской группы вулканов). Здесь вместо горно-таежного пояса выражен пояс производных белоберезовых лесов и редколесий из *Betula platyphylla*, возникших на месте еловых и лиственничных лесов, уничтоженных извержениями вулканов.

Новое геоботаническое районирование полуострова Камчатка

На схеме предлагаемого геоботанического районирования Камчатки (рис. 2) территория полуострова отнесена к *Камчатской лиственнолесной подобласти* Евразийской таежной (хвойнолесной) области. При прежних районированиях ее рассматривали в качестве Камчатской травяно-лиственнолесной области [Васильев, 1947] или Камчатской лугово-лиственнолесной области [Колесников, 1961а], тем самым подчеркивая господствовавшее в те годы мнение о широком распространении на полуострове коренных лугов [Лавренко, 1950; Сочава, 1953; Лукичева, 1956 и др.]. Однако луговые сообщества на Камчатке встречаются в лесном поясе небольшими по площади участками. Разнотравные луга образуются на месте лесов вследствие

естественных или антропогенных нарушений. В окрестностях селений распространены производные разнотравные луга на месте вырубок и гарей. Существование этих лугов поддерживается выпасом и сенокошением. Их производный характер подтверждается наличием в составе луговых сообществ видов, характерных для камменноберезовых лесов и ольховых стлаников, а также древесными остатками в почве. По нашему мнению, следует пересмотреть представления о широком распространении на Камчатке коренной травяной растительности.

Камчатская лиственнолесная подобласть

Территория подобласти включает п-ов Камчатка и прилегающие к нему острова Тихого океана и Берингова моря. Растительный покров подобласти в целом характеризуется преобладанием на плакорных местообитаниях (на равнинах и в нижнем поясе гор) камменноберезовых лесов из *Betula ermanii*. Северная граница подобласти проходит по линии бухта Рекинники – залив Уала, по южной границе Парапольского дола, территорию которого мы относим к Берингийской лесотундровой области [Лесков, 1947]. Южная граница подобласти проходит по проливу Круzenshterna, отделяющему северные Курильские о-ва от средних. Западная граница подобласти проходит по охотскому берегу Камчатки. Восточная граница подобласти с востока огибает о-ва Верхотурова и Карагинский и далее идет по тихоокеанскому берегу Камчатки. В пределах подобласти мы выделяем 6 провинций и 20 округов (см. рис. 2). При выделении провинций и округов мы принимали во внимание признаки коренной растительности; при анализе пространственной структуры растительного покрова учитывали степень его вулканогенной трансформации.

РАВНИННЫЕ ПРОВИНЦИИ

I. ВОСТОЧНО-КАМЧАТСКАЯ ТУНДРОВО-СТЛАНИКОВО-КАМЕННОБЕРЕЗОВАЯ ПРИМОРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ

Территория провинции охватывает восточное побережье Камчатки от Авачинской бухты до залива Уала. Климат провинции морской, влажный, годовые суммы осадков составляют от 800–1000 до 1 200–1 300 мм (на вдающихся в океан гористых полуостровах). Часты метели и туманы. Снежный покров в закрытых долинах достигает мощности 3,5–4 м и не стает до середины лета. Территория провинции сложена

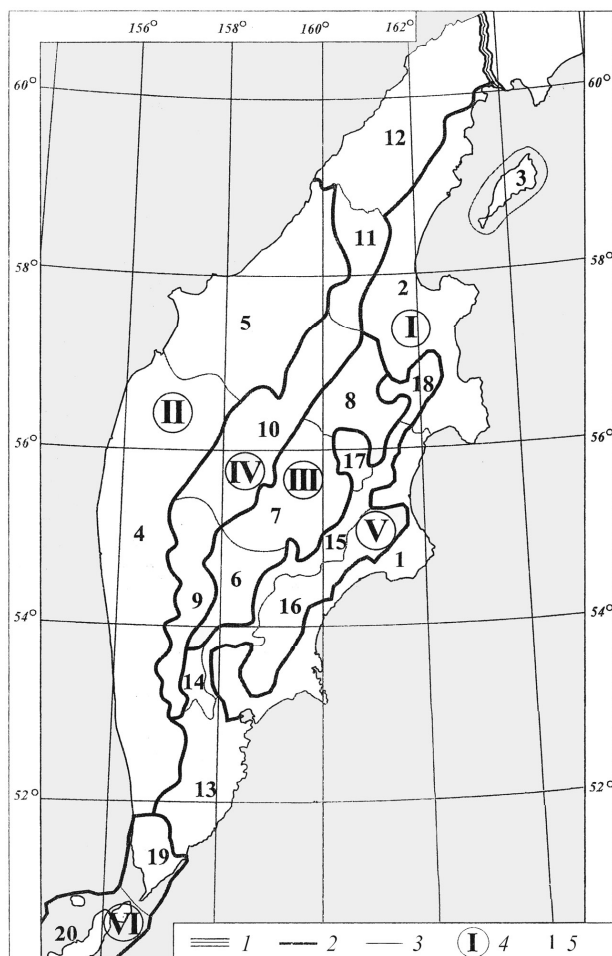


Рис. 2. Схема геоботанического районирования полуострова Камчатка:

1 – граница Камчатской лиственнолесной подобласти, 2 – границы провинций, 3 – границы округов, 4 – номера провинций, 5 – номера округов

осадочными и четвертичными вулканическими породами, отличается разнообразием типов рельефа. Развита обширная приморская низменность, холмисто-увалистые равнины (с высотами 100–250 м н.у.м.) и низкие горные хребты. Приморские низменности сложены морскими и речными отложениями, сильно заболочены. Гористые полуострова восточного побережья, вдающиеся в океан (Шипунский, Кроноцкий, Камчатский, Озерной), сложены древними эффузивными и осадочными породами. Для них характерны складчатые нагорья, плосковершинные хребты и древние вулканические постройки. Высоты горных систем полуостровов – 400–1 200 м. Хорошо выражены ледниковые формы рельефа. На некоторых полуостровах имеются узлы современного оледенения (п-ова Кроноцкий, Камчатский). Берега полуостровов крутые, скалистые. На приморских низменностях преобладают осоково-гипново-сфагновые грязево-мочажинные болота, на севере провинции распространены стланиково-гипново-лишайниково-сфагновые (бугристые) болота и приморские кустарничковые тундры. На нормально дренированных местообитаниях в южной и центральной частях провинции господствуют кустарничково-разнотравные и вейниковые камменноберезовые леса, в северной части – заросли ольхового и кедрового стлаников. На дренированных приморских равнинах, обдуваемых склонами и горными плато развиты кустарничковые тундры (вороничники) с господством *Empetrum nigrum*. На подветренных склонах и в депрессиях встречаются субальпийские разнотравные лужайки и сообщества рододендрона (*Rhododendron aureum*). В поймах рек распространены сообщества крупнокустарничковых ив (*Salix alaxensis*, *S. pulchra* subsp. *parallelinervis*), характерны леса из ивы удской (*S. udensis*) и ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*) с участием тополя (*Populus suaveolens*). В составе провинции выделено три округа:

1. Восточный приморский округ камменноберезовых лесов, травяно-сфагново-гипновых болот, приморских кустарничковых тундр и приморских лугов – от Авачинской губы до устья р. Камчатки. Развита аккумулятивная приморская равнина побережий Авачинского, Кроноцкого и Камчатского заливов. Растительность округа отличается широким распространением травяно-сфагново-гипновых (аапа) болот на аккумулятивных равнинах и в устьях крупных рек, кустарничковых сообществ (вороничников) на дренированных участках приморских равнин, приморских лугов на аккумулятивных приморских террасах (рис. 3). На нормально дренированных место-

обитаниях встречаются кустарничково-разнотравные, вейниковые и папоротниковые камменноберезняки. Сообщества ольхового и кедрового стлаников распространены на склонах приморских холмов и увалов. Территория округа включает скалистые полуострова (Шипунский и Кроноцкий), характеризующиеся сниженной высотной поясностью растительности.

2. Северо-Восточный приморский округ кустарничковых тундр, сообществ ольхового и кедрового стлаников и кедровостланиково-гипново-лишайниково-сфагновых болот – от устья р. Камчатки до залива Ула. Территория округа включает крупные полуострова, Камчатский и Озерной, побережья заливов Озерного и Карагинского. Растительный покров округа характеризуется широким распространением приморских кустарничковых сообществ, зарослей ольхового и кедрового стлаников. Развита кедровостланиково-гипново-лишайниково-сфагновые (бугристые) болота. В долинах рек встречаются островные низкотравные и вейниковые камменноберезовые рощи.

3. Карагинский островной округ приморских кустарничковых тундр, кедровых стлаников и кедровостланиково-гипново-лишайниково-сфагновых болот – выделен на о. Карагинский. Растительный покров характеризуется широким развитием кустарничковых тундр и болот на приморских равнинах и господством кедровостланиковых сообществ на склонах увалов. В низких складчатых горах (высшая точка г. Высокая – 920 м) господствуют сообщества кедрового стланика и лишайниково-кустарничковые горные тундры. Отдельные вейниковые и кедровостланиковые камменноберезовые рощи отмечены в южной части острова. Характерна сниженная высотная поясность растительности. Кедровостланиковые сообщества распространены от приморских террас до высот 350–400 м н. у. м. На высотах от 400 до 700 м развит горно-тундровый пояс, образованный кустарничково-лишайниковыми сообществами. На 700–900 м растительный покров разреженный, фрагментарный, распространены скальные гребни, камменные осыпи и россыпи.

II. ЗАПАДНО-КАМЧАТСКАЯ ПРОВИНЦИЯ КАМЕННОБЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ, КРУПНОТРАВНЫХ ЛУГОВ, СФАГНОВЫХ БОЛОТ-ПЛАЩЕЙ И КУСТАРНИЧКОВЫХ ПРИМОРСКИХ ТУНДР

Провинция простирается от 51°30' до 59° с. ш., включает территорию Западно-Камчатского прибрежного округа Я. Я. Васильева [1947], однако ее восточная граница проходит

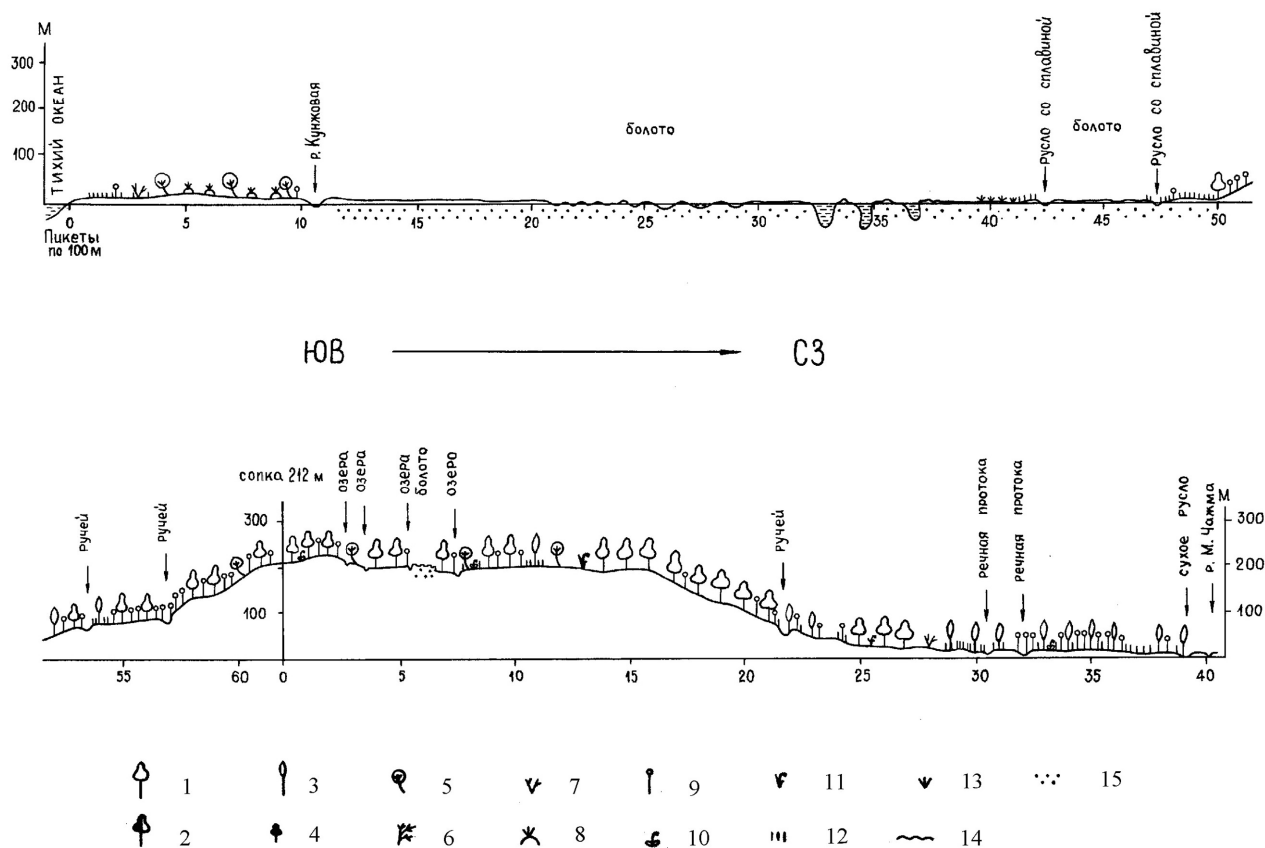


Рис. 3. Геоботанический профиль через приморскую равнину Восточного побережья Камчатки (устье р. Большая Чажма):

1 – каменноберезняки, 2 – пойменные древовидные ивняки и ольшаники, 3 – тополевики, 4 – ольховые стланики, 5 – рябинники, 6 – кедровые стланики, 7 – кустарниковые ивняки, 8 – шикшевые тундры, 9 – крупнотравные луга, 10 – приморские луга, 11 – разнотравные луга, 12 – веяниковые луга, 13 – крупноосошники, 14 – сфагновые болота, 15 – торфяники

восточнее, по лесистым предгорьям Срединного хребта, на высоте 600 м н. у. м. Зональный тип растительности представлен высокотравными (*Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*), кустарниково-разнотравными (*Lonicera chamissoi*, *Sorbus sambucifolia*, *Geranium erianthum*, *Thalictrum minus*) и низкотравными (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Maianthemum dilatatum*) каменноберезняками, образующими на высотах 200–600 м лесной пояс. Массивы каменноберезняков чередуются с высокотравными лугами с обилием дудника медвежьего (*Angelica ursina*). Растительный покров провинции отличается широким распространением на водоразделах осоково-кустарничково-сфагновых верховых болот-плащей. В провинцию входят два округа.

4. Юго-западный болотно-каменноберезовый округ (от устья р. Явины до водораздела рек Белоголовая и Хайрюзова). Территория округа представляет собой плоскую заболоченную равнину со слаборасчлененным рельефом, здесь выделяются: а) приморская аккумулятивная низменность (высота до 60–70 м

н. у. м.), где развиты обширные массивы болот-плащей, заболоченность более 80 %; б) холмисто-увалистая равнина (средние высоты 100–400 м), где плоские водоразделы и склоны холмов заняты болотами-плащами, на склонах водоразделов – каменноберезняки; в) предгорная наклонная равнина (до 500–600 м), рельеф расчлененный, заболоченность незначительная, преобладают каменноберезовые леса. Особенностью растительного покрова округа является широкое распространение осоково-кустарничково-сфагновых болот-плащей (с участием *Myrica tomentosa*, *Betula exilis*, *Carex middendorffii*, *C. limosa*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*). Массивы болот-плащей занимают плоские слабодренированные водоразделы и приморскую низменность. Склоны водоразделов, склоны речных террас и предгорья покрыты каменноберезовыми лесами, чередующимися с участками высокотравных лугов. В северной части провинции распространены сообщества кедрового

стланика в сочетании с участками кустарничково-лишайниковых и кустарничковых тундр с господством *Empetrum nigrum*, с участием *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Betula exilis*, зеленых мхов и кустистых лишайников (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*). В поймах рек распространены ивовые (*Salix udensis*) и ольховые (*Alnus hirsuta*) леса. Луга распространены меньше, представлены высокоотравными и вейниковыми лугами в долинах рек и разнотравными лугами с участием *Angelica ursina* на склонах водоразделов.

5. Северо-западный болотно-тундрово-стланиковый округ (от р. Хайрюзова до р. Палана). Растительный покров округа характеризуется распространением на водоразделах бугристых лишайниково-кустарничково-сфагновых болот с мерзлыми буграми, на которых обычен кедровый стланик, а на нормально дренированных местообитаниях – мохово-лишайниково-кустарничковых тундр с участием кедрового стланика. На склонах в долинах рек и в холмистых предгорьях встречаются низкотравные (*Chamaepericlymenum suecicum*, *Maianthemum dilatatum*), вейниковые (*Calamagrostis langsdorffii*) и кедровостланиковые каменноберезняки.

III. ЦЕНТРАЛЬНО-КАМЧАТСКАЯ БЕРЕЗОВО-ХВОЙНОЛЕСНАЯ ПРОВИНЦИЯ

Провинция расположена в Центральной Камчатской депрессии, представляющей собой грабен-синклиналь, лежащий между горными системами Срединного и Восточного хребтов. Южная граница провинции проходит по водоразделам рек Юртиная и Озерная Камчатка, Быстрая и Правая Камчатка. Западная и восточная границы проходят по водораздельным гребням горных систем соответственно Срединного и Восточного хребтов. Территория провинции представляет собой холмисто-увалистую равнину, расчлененную долинами рек, из которых крупнейшей является р. Камчатка. В южной части провинции выражены ледниковые формы рельефа. Северная часть представляет собой обширную заболоченную равнину, покрытую многочисленными озерами. Значительная часть территории занята аккумулятивными равнинами притоков р. Камчатки. В восточной части у подножий действующих вулканов развиты наклонные пролювиально-делювиальные равнины, образованные континентальными дельтами «сухих рек». На большей части территории встречаются участки еловых лесов из *Picea ajanensis*, являющихся зональной формацией, а также елово-лиственничные

леса. Широко распространены лиственничники из *Larix cajanderi* и производные белоберезняки из *Betula platyphylla*. Распространение хвойных лесов, имеющих среднетаежный характер, связано с относительно теплым и сухим климатом провинции (годовое количество осадков 300–400 мм, сумма активных температур 1 200 °С). На юге провинции хвойные леса выклиниваются, их замещают белоберезняки и каменноберезняки. Вдоль рек тянутся пойменные леса из тополя (*Populus suaveolens*), чозении (*Chosenia arbutifolia*), ольхи (*Alnus hirsuta*), ивы (*Salix udensis*, *S. schwerinii*). На севере провинции распространены лиственничные мари, осоковые болота и осоково-вейниковые заболоченные луга. Растительный покров провинции имеет таежный характер и сходен с растительностью западного побережья Охотского моря и северного Сахалина. Нами пересмотрены границы округов Я. Я. Васильева [1947]: Центрально-Камчатская березово-хвойнолесная провинция включает территорию прежнего Внутрикамчатского округа и южную часть Восточно-Камчатского горного округа, находящуюся в Центрально-Камчатской депрессии. В пределах провинции мы различаем три округа:

6. Верхне-Камчатский лугово-белоберезовый округ – от водораздела истоков рек Камчатка и Быстрая до водораздела рек Кирганик и Малая Кимитина (по левому берегу р. Камчатки) и рек Китильгина и Урц (по правому берегу). Растительный покров округа отличается широким распространением белоберезовых (*Betula platyphylla*) лесов и производных разнотравных лугов. Кустарничково-разнотравные белоберезовые леса характеризуются разреженным древостоем, развитым подлеском из *Juniperus sibirica*, *Lonicera caerulea* и травяным ярусом (*Geranium erianthum*, *Thalictrum minus*, *Saussurea pseudo-tilesii* и др.). На высотах более 250–300 м (а южнее с. Пушино и на равнинах) преобладают кустарничково-разнотравные каменноберезовые леса, на склонах холмов и увалов – сообщества ольхового стланика. Притеррасные понижения и низовья притоков р. Камчатки заболочены, развиты осоково-вейниковые и кустарничково-сфагновые болота. Растительный покров района значительно преобразован под влиянием сельскохозяйственной деятельности. Распространены вырубki, гари, сеяные луга, сенокосы и пастбища, пашни. Наибольшей антропогенной трансформации подвержен район с. Мильково.

7. Средне-Камчатский хвойнолесной округ (от р. Кирганик до р. Рыборазводной). Для большей части территории округа корен-

ной формацией на плакорах являются еловые леса из *Picea ajanensis*, представленные сообществами низкотравных, зеленомошных, хвощовых, долгомошных и разнотравных ельников. На высоких надпойменных террасах, водораздельных увалах и в предгорьях широко распространены кустарниково-разнотравные, багульниковые, хвощовые, зеленомошные и лишайниковые лиственничники из *Larix cajanderi* и елово-лиственничные леса, а также производные кустарниково-разнотравные и кустарничковые белоберезняки из *Betula platyphylla*. Растительный покров округа значительно нарушен хозяйственной деятельностью. В настоящее время ельники встречаются небольшими участками на склонах холмов и в предгорьях Срединного и Восточного хребтов. Массивы коренных старовозрастных еловых лесов сохранились на дренированных склонах в бассейнах рек Левая Щапина, Николка, Сухарики и др. В сырых котловинах встречаются низинные осоковые болота и осоково-вейниковые луга. На плоских вершинах водоразделов отмечены небольшие участки кустарниково-разнотравных осинников с участием боярышника (*Crataegus chlorosarca*) и подлеском из *Spiraea beauverdiana*, *Rosa acicularis*, *Lonicera edulis*. На низких заболоченных террасах р. Камчатка встречаются лиственнично-сфагновые мари. Вдоль русел рек Камчатка, Козыревка и их притоков развиты пойменные тополево-чозениевые леса с участием ольхи пушистой, ивы сахалинской и ивы удской.

8. Нижне-Камчатский березово-хвойно-лесной округ (от р. Рыборазводной до верхнего течения р. Еловки и бассейна р. Маимля). Растительный покров характеризуется широким распространением каменноберезовых и белоберезовых лесов, пойменных осоковых и осоково-вейниковых болот. На дренированных участках водоразделов по левому берегу р. Камчатка севернее р. Крюки и в бассейне р. Еловки распространены кустарниково-разнотравные лиственничники и производные белоберезняки, в поймах рек Камчатка и Еловка – лиственнично-сфагновые мари. В среднем течении р. Еловки и в предгорьях вулкана Шивелуч сохранились участки старовозрастных ельников, крупный массив ельников находится на правом берегу р. Еловки, в нижнем течении ее притоков – рек Левая и Мостовая (Урылычан). Растительный покров округа значительно нарушен, обширные территории заняты вырубками и гарями. В окрестностях действующих вулканов растительность подвержена периодическим вулканогенным нарушениям.

ГОРНЫЕ ПРОВИНЦИИ

Особенности истории формирования различных горных систем Камчатки, неодинаковое воздействие на них проявлений современного вулканизма, различное геоморфологическое расчленение поверхности, наличие узлов современного оледенения обуславливают более высокий уровень фитоценотического и флористического разнообразия горных районов полуострова по сравнению с равнинными территориями. Каждая крупная горная система Камчатки (Срединный и Восточный хр.), в силу общности исторического развития, высотного положения, орографического единства и связанной с ними специфики пространственной дифференциации растительного покрова представляет собой самостоятельную общность в геоботаническом отношении. В связи с этим каждую обособленную крупную горную систему Камчатки мы рассматриваем как самостоятельный геоботанический регион достаточно высокого ранга и выделяем на полуострове три горные провинции. Внутри каждой из них мы выделяем горные округа, которые отличаются по типам или вариантам типов поясности растительности, внутрипоясным различиям, господству тех или иных формаций или ассоциаций в сложении поясов, особенностям геоморфологического строения и территориальной размерности.

IV. СРЕДИННО-КАМЧАТСКАЯ ГОЛЬЦОВО-ТУНДРОВО-СТЛАНИКОВАЯ ПРОВИНЦИЯ

Территория провинции охватывает обширную горную систему Срединного хребта. Провинция выделена в границах Среднекамчатского горного округа Я. Я. Васильева [1947]. Рельеф провинции сильно расчленен, средние высоты хребтов 1 200–1 400 м н. у. м., отдельные вершины поднимаются до 2 500 м. Высшая точка (вулкан Ичинский) 3 621 м. Выражены следы древнего оледенения (кары, цирки, морены, троговые долины). Имеются районы современного оледенения. Распространены плосковершинные и сглаженные хребты, древние вулканы и лавовые плато. Нижний пояс растительности на высотах 200–600 м образуют каменноберезовые леса, местами поднимающиеся до 700 м, на высотах 600–800 м распространены сообщества ольхового и кедрового стлаников. На высотах 1000–1 200, иногда до 1 300–1 400 м распространены горные кустарничково-лишайниковые тундры. Выше поднимаются вершины и хребты, лишенные сомкнутой растительности, покрытые каменными

россыпями, снежниками и ледниками. В северной части провинции пояс каменноберезовых лесов постепенно выклинивается. Здесь на обширных пространствах преобладают кедровые стланики и горные тундры. По особенностям растительного покрова можно выделить четыре округа.

9. Хангарский высокогорный округ. Расположен в южной части Срединного хребта. Территория округа тянется от южной оконечности Срединного хребта до водораздельного перевала между верховьями рек Левый Кирганик и Ича. Приводораздельная часть хребта с высотами 1 800–1 900 м характеризуется альпийским рельефом. Имеются древние вулканические сооружения: вулканы Хангар (2000 м н. у. м.) и Левинсона-Лессинга. Климат округа испытывает охлаждающее влияние Охотского моря. На склонах гор до 500–600 м распространены каменноберезовые леса, на высотах 600–800 м – пояс ольхового и кедрового стлаников. Выше 800–900 м – горные кустарничковые и лишайниковые тундры.

10. Ичинский горно-вулканический округ – от верховьев рек Левый Кирганик и Ича до верховьев рек Шишей и Воямполка. Здесь Срединный хребет достигает наибольшей ширины. Обширные долины разделяют хребты с выровненными «столовыми» поверхностями. Территория округа находится в орографической тени к восточным ветрам. На восточных склонах Срединного хребта климат более континентальный, близкий к климату Центральной Камчатской депрессии. Осадков выпадает около 300–400 мм в год, средняя температура января –18–20°, июля +12–14°, снежный покров не превышает 1 м. Западные склоны хребта отличаются более высокими зимними температурами (–16–18°) и более низкими летними (+11–13); осадков здесь выпадает вдвое больше (600–800 мм). Снежный покров достигает 2 м. Соответственно восточные и западные склоны хребта отличаются по характеру растительного покрова. На восточном склоне до высот 300–400 м распространены хвойные леса. Преобладают лиственничники багульниковые и зеленомошные. В верховьях рек Кимитина, Караковая и Козыревка на горных склонах изредка встречаются участки ельников зеленомошных и мелкотравных. Вдоль рек узкой полосой тянутся пойменные леса из тополя, чозении, ольхи пушистой и ивы удской. На высотах 400–700 м развит пояс каменноберезняков, выше – пояс стлаников (700–900 м), преобладают сообщества кедрового стланика. На высотах 1000–1 200 (до 1 400) м распространены горные кустарнич-

ковые и лишайниковые тундры. На западном склоне Срединного хребта хвойные леса отсутствуют, до высот 500–600 м тянется пояс каменноберезовых лесов, образованный вейниковыми и низкотравными каменноберезняками, а до 700–800 м – пояс кедрового и ольхового стлаников. Выше 800–900 м на плоских поверхностях вулканических плато распространены горные кустарничковые и кустарничково-лишайниковые тундры.

11. Хувкойтунский высокогорный округ – от водораздела верховьев рек Шишей и Воямполка до водораздела верховьев рек Палана и Дранка. Средние высоты гор в этой части Срединного хребта довольно велики – около 1 800–2000 м, отдельные вершины достигают 2 500 м. Территория округа на высотах от 1000 м и выше характеризуется значительным развитием современного оледенения (на склонах гор Шишей, Ангей, Хувкойтун, Острая, Ульваней и др.). Крупнейшие ледники – Хувкойтун, Начикинский, Слюнина, Правый и Левый Еловские. Общая площадь ледников составляет около 500 км². Растительный покров района характеризуется отсутствием хвойных лесов, преобладанием стлаников и горных тундр. Каменноберезовые леса занимают значительно меньшие площади, чем в двух предыдущих районах, встречаются в нижних частях склонов и в долинах рек.

12. Шаманский среднегорный округ – от водораздела рек Шишей и Воямполка до северной оконечности Срединного хребта. Растительный покров отличается общей сниженностью высотных поясов. Прямоствольные леса отсутствуют, на склонах гор господствуют сообщества кедрового стланика, на горных плато – кустарничково-лишайниковые тундры. На вершинах хребтов на высотах 900–1000 м значительные площади заняты каменными россыпями, лишенными растительного покрова. Ниже господствуют горные тундры, широко распространены ерниковые сообщества из *Betula divaricata* и ивковые тундры с участием *Salix arctica*, *S. sphenophylla*, *S. chamissonis*, *S. polaris* и др. Нижние части склонов и подножия гор покрыты зарослями кедрового стланика, в приморских районах – ольховника.

V. ВОСТОЧНО-КАМЧАТСКАЯ ТУНДРОВО-СТЛАНИКОВАЯ ГОРНО-ВУЛКАНИЧЕСКАЯ ПРОВИНЦИЯ

Территория провинции включает юго-восточную и восточную части п-ова Камчатка – от бухты Вестник на юге до р. Озерной на севере. Территория провинции сложена в основном

вулканогенными отложениями, рельеф, как правило, сильно расчленен, отличается разнообразием форм. Западная граница провинции проходит по Восточному хребту, являющемуся системой высоких складчатых хребтов – Ганальского, Валагинского, Тумрока и Кумроча, которые отличаются значительными высотами (вулкан Бакенинг – 2 276 м н. у. м.) и хорошо выраженными ледниковыми формами рельефа. Провинция включает также Ключевскую группу вулканов и вулкан Шивелуч. Большая часть территории характеризуется горно-вулканическим рельефом. Развита высокая вулканическая плато (средние высоты 600–800 м), на которых возвышаются вулканические конусы, вершины их достигают 3000–3 500 м и более (вулкан Ключевской – 4 688 м). Скопления вулканических конусов образуют обособленные группы: Ключевскую, Авачинскую, Южную (Курильскую), Большого Семячика и др. На вершинах крупнейших вулканов развиты ледники. В вулканических районах распространены шлаковые и лавовые поля, сухие речки, отмечены выходы термальных вод. Провинция включает территорию *Восточно-Камчатского горного округа* Я. Я. Васильева [1947]. Зональный тип растительности представлен кустарниково-разнотравными, вейниковыми и папоротниковыми каменноберезняками, образующими пояс растительности на высотах от 100 до 500–600 м. Выше расположен пояс стлаников с преобладанием *Pinus pumila* и *Alnus kamtschatica* (600–900 м). На высотах от 900–1000 до 1 400 м господствуют горные кустарничковые и кустарничково-лишайниковые тундры с участием: *Vaccinium uliginosum*, *V. vulcanorum*, *V. minus*, *Empetrum nigrum*, *Phyllodoce caerulea*, *Cassiope lycopodioides*, *Dryas punctata*, *Diapensia obovata* и кустистых лишайников (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria laevigata*, *C. nivalis*, *Stereocaulon alpinum*, *S. paschale*). Растительный покров провинции характеризуется преобладанием горных тундр и сообществ кедрового и ольхового стлаников. Обширные площади свежих вулканических отложений (пепловые, шлаковые и лавовые поля), как правило, лишены сомкнутой растительности и заняты серийными сообществами и пионерными группировками. Территория провинции подразделена на пять округов.

13. Южный вулканический округ. Территория округа расположена к югу от долины р. Плотникова до бассейна р. Озерной. На северо-западе вулканические нагорья граничат с Западно-Камчатской низменностью. Средние высоты вулканических плато и хребтов около

600–800 м. Климат округа отличается интенсивной циклонической деятельностью и характеризуется обилием осадков, высокой облачностью, мощным снежным покровом, частыми метелями. Растительный покров характеризуется значительной сниженностью высотных растительных поясов. Верхняя граница пояса каменноберезняков здесь находится на высоте около 200 м н. у. м. Характерно широкое развитие пояса ольховых и кедровых стлаников на высотах от 200 до 800 м. Лавовые плато на высотах 800–1000 м покрыты горно-тундровыми сообществами, среди которых характерны сообщества рододендрона камчатского (*Rhododendron camtschaticum*) и филлодоце алеутской и сизой (*Phyllodoce aleutica*, *P. caerulea*). Распространены нивальные лужайки с участием *Parageum calthifolium* и *Geranium erianthum*.

14. Ганальский низкогорный округ. Территория округа включает низкогорное плато Ганальский дол, расположенное на высотах 600–900 м между складчатыми горными системами Среднего и Восточного хребтов. Южная граница округа проходит по водоразделу рек Плотникова и Быстрая-Большая, северная – по водоразделу рек Быстрая и Озерная Камчатка. Растительность представлена кедровыми и ольховыми стланиками, кустарниковыми ивняками и ерниками. В урочище Ганальская тундра встречаются кустарничково-сфагновые болота и кустарничковые каменноберезовые редколесья.

15. Восточный округ складчатых хребтов. Территория округа расположена в пределах восточной климатической провинции, для которой характерны большое количество осадков и сравнительно высокие среднегодовые температуры. Горные вершины и верхние части крутых склонов хребтов лишены сомкнутого растительного покрова. На высотах более 900–1000 м на горных плато и пологих склонах коегде встречаются горные кустарничковые тундры, близ снежников – участки нивальных лужаек. На высотах 600–900 м распространены сомкнутые заросли ольхового и кедрового стлаников, ниже – кустарничково-разнотравные и вейниковые каменноберезовые леса.

16. Восточный вулканический округ. Южная граница округа проходит по долине р. Плотникова, северная – по долинам рек Сторож и Лиственничная. Вулканы Восточной Камчатки образуют группы – Карымскую, Большого Семячика, Жупановскую, Авачинскую. Характерна активная гидротермальная деятельность, на территории округа насчитывается 24 группы термальных источников. Самыми

крупными гидротермопроявлениями являются Долина гейзеров, кальдера Узон, Верхне-Семячские источники, источники долины р. Налычева. Растительность округа довольно бедная и однообразная. Обширные площади заняты свежими вулканическими отложениями – пеплами, шлаками, лавами и почти лишены сомкнутой растительности (рис. 4, 5). На высотах 900–1 200 м распространены кустарничковые и лишайниково-кустарничковые тундры, ниже, на высотах 600–900 м – пояс ольхового и кедрового стлаников. На высотах 200–600 м развит пояс каменноберезовых лесов, пред-

ставленный кустарничково-разнотравными, вейниковыми и папоротниковыми каменноберезняками.

17. Ключевской высокогорный вулканический округ. Территория округа включает Ключевскую группу вулканов, расположенную между хребтом Кумроч и долиной р. Камчатка. Некоторые авторы [Куницын, 1963а; Харкевич, 1981] относят Ключевскую группу к Центральной Камчатской депрессии. Округ характеризуется высокогорным рельефом с высокими вулканическими конусами, крупнейшими из которых являются вулканы Ключевской (4 850 м)

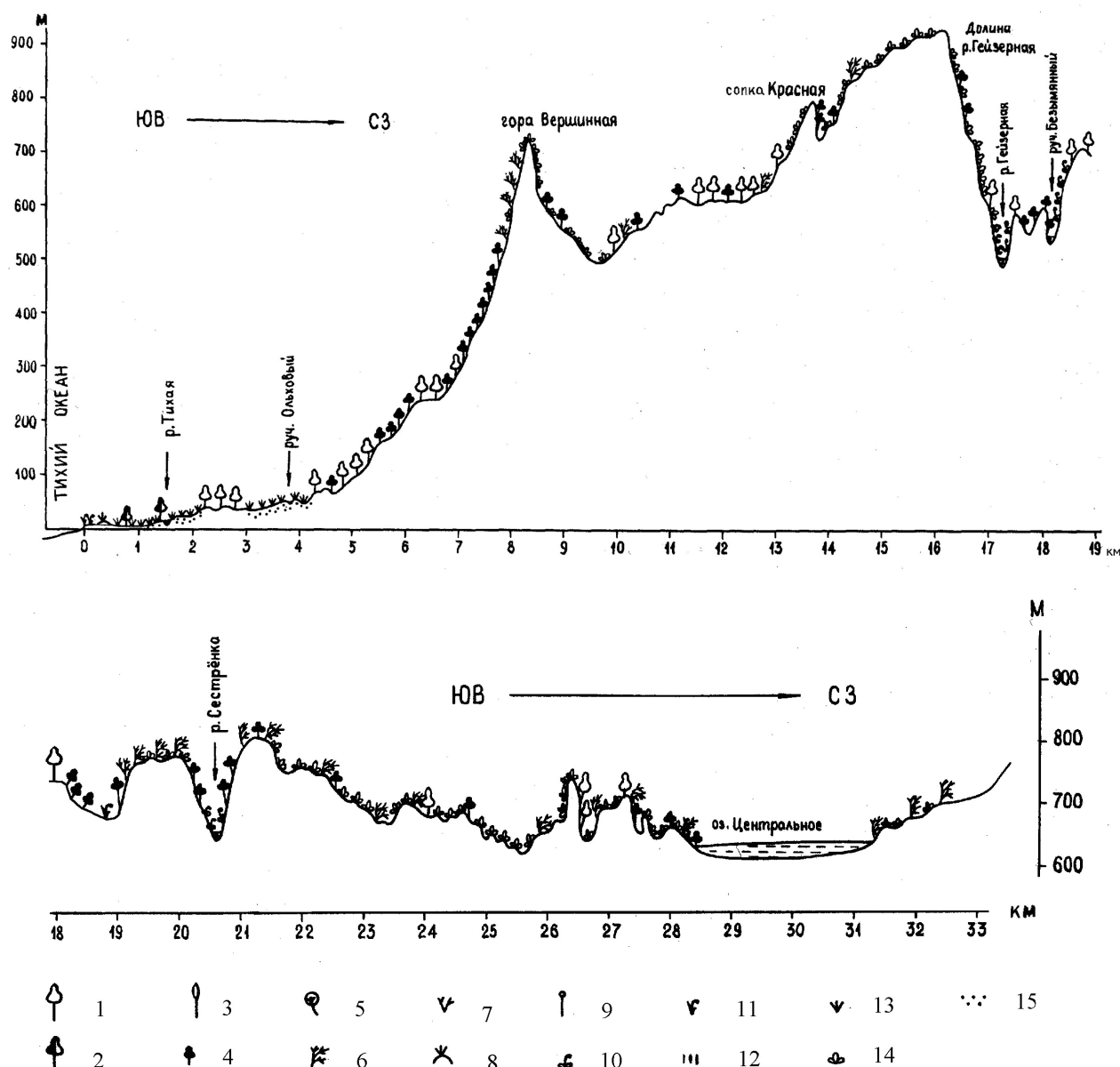


Рис. 4. Геоботанический профиль р. Тихая – кальдера Узон от Восточно-камчатской приморской провинции до Восточно-камчатской горно-вулканической провинции:

1 – каменноберезняки, 2 – пойменные древовидные ивняки и ольшаники, 3 – тополевики, 4 – ольховые стланики, 5 – рябинники, 6 – кедровые стланики, 7 – кустарничковые ивняки, 8 – шикшевые тундры, 9 – крупнотравные луга, 10 – приморские луга, 11 – разнотравные луга, 12 – вейниковые луга, 13 – крупноосочники, 14 – горные кустарничковые тундры, 15 – торфяники

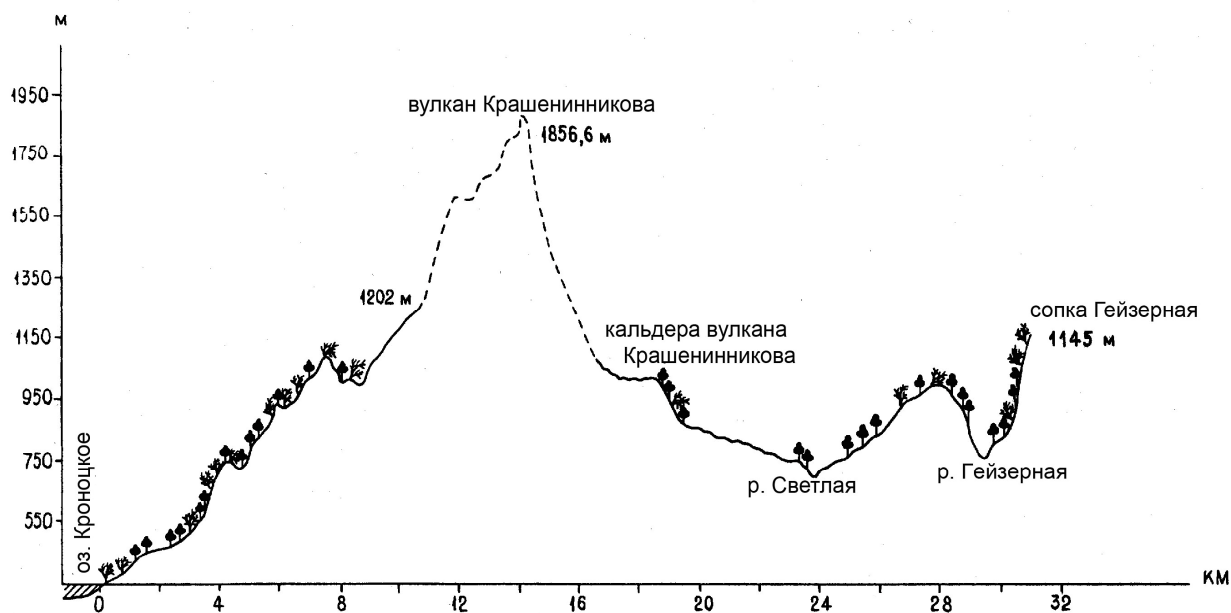


Рис. 5. Геоботанический профиль Кроноцкое озеро–сopка Гейзерная (Восточный вулканический округ).

Обозначения те же, что на рис. 3. Пунктирной линией показаны лавовые потоки, волнистой – шлаковые поля с пионерными открытыми группировками

и Камень (4 717 м). Действующими вулканами являются Ключевской, Плоский Толбачик, Ушковский, Безымянный. Наряду с крупными вулканами распространены многочисленные молодые экструзивные купола и шлаковые конусы. Основанием вулканических построек группы служит обширное вулканическое плато – Ключевской дол, сложенный древними мегаплагиофировыми лавами, перекрытыми мощной толщей рыхлых голоценовых вулканокластических отложений. Вершины и склоны высоких вулканов покрыты ледниками, языки которых спускаются до верхней границы леса. Всего здесь насчитывается 29 ледников длиной от 8 до 14 км. Крупнейшие ледники – Бильченок, Эульченок, Богдановича, Эрмана, Шмидта, Института вулканологии и др. Снеговая линия находится на высоте около 2000 м н. у. м. На высотах 1 700–2000 м господствуют каменные осыпи и россыпи, лишенные высшей растительности. На высотах 1000–1 600 (до 1 700 м) распространены сообщества горных тундр, занимающих на территории округа значительные площади. На высотах более 1 400–1 500 м встречаются лишайниковые тундры, на высотах 1 200–1 400 м преобладают дриадовые и ивовые тундры, на высотах 1000–1 200 м господствуют шикшево-голубичные кустарничковые тундры. На высотах 800–1000 м встречаются сообщества кедрового и ольхового стлаников и участки низкорослых лиственничных реди и редколесий.

Западные и южные склоны Ключевской группы отличаются произрастанием хвойных (лиственничных и еловых) лесов, в то время как на восточных и северных склонах хвойные леса отсутствуют. Здесь на высотах 200–700 м отмечены каменноберезняки и белоберезовые редколесья. На обширных площадях растительный покров значительно нарушен современными вулканическими воздействиями.

18. Шивелучский вулканический округ.

Территория округа находится в самой северной части провинции и включает горную систему вулкана Шивелуч с окружающими вулканическими постройками и хребтами, а также примыкающую к ней северную оконечность хребта Кумроч, отделенную от основного массива долиной р. Камчатки. Растительный покров округа значительно нарушен активной вулканической деятельностью. Для южных и западных склонов вулкана Шивелуч характерны лиственничные и еловые леса, выше них – каменноберезняки, на высотах от 700–800 до 900–1000 м развиты сообщества ольхового и кедрового стлаников, выше – горные кустарничковые и лишайниковые тундры.

VI. ЮЖНОКАМЧАТСКО-СЕВЕРОКУРИЛЬСКАЯ ТУНДРОВО-СТЛАНИКОВАЯ ПРОВИНЦИЯ

Территория провинции включает южную безлесную оконечность п-ова Камчатка и

территорию *Северокурильского округа* Е. М. Лавренко [1947]. Провинция объединяет южную оконечность п-ова Камчатка и группу северных Курильских островов. Северная граница проходит по южной границе бассейна р. Озерной, южная – по проливу Крузенштерна, разделяющему северные и средние Курильские о-ва. Растительный покров провинции отличается отсутствием каменноберезовых лесов, что обусловлено прохладным и влажным морским климатом и горным рельефом территории. Здесь на аналогах плакоров распространены ольховые (из *Alnus kamtschatica*) и кедровые (из *Pinus pumila*) стланики. На низких равнинных островах и полуостровах господствуют приморские кустарничковые тундры (вороничники). В пределах провинции выделено два округа.

19. Южнокамчатский тундрово-стланиковый округ. Растительный покров округа по сравнению с другими горными районами Камчатки отличается общей сниженностью растительных поясов. Выражены два высотных пояса: стланиковый (от 200 до 800 м н. у. м.) и тундровый. Ольховники преобладают на влажных приморских склонах полуостровов и вулканических плато, языками спускаясь на побережья почти до уровня моря. Сообщества кедрового стланика приурочены к сухим и олиготрофным местообитаниям, встречаясь на дренированных каменистых склонах, скалистых обрывах и приморских песчаных валах. Южная граница распространения кедрового стланика на полуострове проходит по склонам гор Лысая и Сопочная, находящихся в основании п-ова Лопатка. Горные тундры распространены на вулканических плато на высотах 800–1000 м, представлены лишайниковыми и кустарничковыми сообществами. На приморских равнинах западного побережья и мысе Лопатка распространены сообщества приморских кустарничковых тундр. Луговая растительность представлена разнотравными и высокотравными лугами, вейниковыми и шеломайниковыми сообществами в долинах рек, субальпийскими гераниево-лжегравилатовыми лугами пояса стлаников, а также приморскими лугами на побережьях. На приморских равнинах обоих побережий распространены обширные болотные массивы, образованные сообществами травяно-сфагновых и травяно-гипновых болот. На вулканических плато в окрестностях действующих вулканов (Ильинский, Желтовский, Кошелева, Камбальный) распространены серийные группировки заростающих шлаковых полей. Общее фитоценоотическое разнообразие растительного покрова на территории округа за-

метно ниже, чем в других районах полуострова: здесь отсутствует целый ряд формаций.

20. Северокурильский тундрово-стланиковый островной округ. Территория округа включает группу северных Курильских островов: Шумшу, Атласова, Парамушир, Анциферова, Маканруши, Авось, Онекотан, Харимкотан, Чиринкотан, Экарма, Шиашкотан, Ловушки. Рельеф большинства островов горный, высшие точки рельефа достигают 1 300–2 300 м. Наиболее значительными вершинами являются: вулкан Алаид на о. Атласова (2 339 м), вулкан Чикирачки на о. Парамушир (1 815 м), вулкан Креницына на о. Онекотан (1 324 м). Северные Курилы с обеих сторон омывают холодные морские течения. Безморозный период длится около 120 дней, средняя годовая температура воздуха составляет 1,5–3 °С. Годовая сумма осадков 1 200 мм. Растительный покров округа характеризуется отсутствием каменноберезовых лесов и широким распространением сообществ ольхового и кедрового стлаников. На приморских равнинах господствуют сообщества кустарничковых тундр. В речных долинах отмечены крупнотравные луга с участием шеломайника и крестовника и кустарниковые ивняки. В окрестностях действующих вулканов распространены шлаковые поля, лавовые потоки, а также термальные и сольфатарные поля со специфичной растительностью.

В предлагаемой схеме геоботанического районирования мы не рассматриваем Командорские острова, являющиеся самой западной группой островов Алеутского архипелага. Положение этих островов в схемах ботанико-географического и геоботанического районирования до сих пор остается дискуссионным. Различные авторы приводят весьма противоречивые сведения об их растительности. Так, А. Н. Лукичева [1956] характеризует растительность Командор как луговую, с незначительным участием тундр. В. Н. Васильев [1957, с. 10] указывает на наличие «небольших зарослей кедрового стланика» и «маленьких рощиц каменной березы». Б. П. Колесников [1961] относит Командорские о-ва к *Североприхоокеанской (Камчатской) лугово-лиственнолесной области*, подчеркивая лесной характер области в целом. К. В. Станюкович [1973] выделяет на Командорах три высотных пояса растительности: 1) разорванная полоса (или пятна) каменноберезняков; 2) гемикриофитный кустарниково-луговой пояс с тундрами и высокотравьем; 3) эукриофитный лугово-тундровый пояс. Л. Хамет-Аhti [Hämet-Ahti et al., 1974; Хамет-Аhti, 1976] относит Командоры к средней

подзоне бореальной зоны, которую характеризует как хвойно-лесную. В последние годы появились работы по флоре и растительности Командорских островов, основанные на материалах полевых исследований [Пономарева, Яницкая, 1991; Крестов, 2004; Мочалова, Якубов, 2004], из которых следует, что на Командорских о-вах лесная и стланиковая растительность полностью отсутствует. Таким образом, имеющихся данных явно недостаточно для обоснованного решения вопроса об отнесении Командорских островов к одной из крупных единиц геоботанического районирования: либо к *Камчатской лиственнолесной подобласти*, либо к *Северотихоокеанской луговой области* Е. М. Лавренко [1950]. Не исключено, что их следует рассматривать в пределах Аляскинско-Алеутского геоботанического региона Северной Америки. Для решения этого вопроса необходимо проведение дополнительных исследований.

Заключение

По своему широтному положению полуостров Камчатка находится в таежной области. Самая северная узкая его часть – Камчатский перешеек – относится к широтной полосе (подзоне) лесотундры. При этом тундровая растительность по обоим побережьям встречается значительно южнее, до п-ова Лопатка, где широко распространены приморские кустарничковые сообщества. На Камчатке, в связи с ее меридиональной протяженностью, выраженной океаничностью климата и сильной расчлененностью рельефа, наблюдается значительное меридиональное смещение широтных зон. При разработке геоботанического районирования полуострова мы обращали особое внимание на закономерности провинциальной дифференциации растительного покрова. В связи с преобладанием горного рельефа на полуострове при выделении единиц районирования мы учитывали типы высотной поясности растительности. Набор, сочетание и высотная приуроченность различных высотных поясов отражают провинциальные изменения растительного покрова полуострова. Растительный покров различных районов полуострова Камчатка отличается по набору высотных поясов. Разработана система высотной поясности растительности Камчатки, включающая один тип, три подтипа и один вариант высотной поясности.

Разработана новая схема геоботанического районирования территории полуострова, обоснованы критерии выделения единиц районирования различного ранга: подобластей, про-

винций и округов. Полуостров Камчатка отнесен к особой Камчатской лиственнолесной подобласти Евразийской таежной (хвойнолесной) области. В пределах подобласти выделено и охарактеризовано 6 провинций и 20 округов. Дифференциация растительного покрова Камчатки подчинена зональным и высотнопоясным закономерностям, на которые накладывается воздействие современного вулканизма. Это проявляется в постоянных локальных нарушениях растительного покрова. Уничтожение растительности на обширных площадях приводит к трансформации структуры растительного покрова и нарушению закономерностей высотной поясности растительности. Вулканогенная трансформация растительного покрова проявляется в поддержании существования пионерных и серийных сообществ на шлаковых полях, лавовых потоках, отложениях наземных дельт сухих рек, а также широком распространении длительнопроизводных березняков и лиственничников на месте коренных еловых лесов.

Автор выражает искреннюю признательность проф. И. Н. Сафроновой, проф. Г. Н. Огуревой, д. б. н. Т. К. Юрковской, к. б. н. Е. А. Волковой, к. б. н. В. Ю. Нешатаеву за ценные замечания и консультации. Работа поддержана Российским Фондом фундаментальных исследований, проекты № 08-04-012294-а и 11-04-00027-а.

Литература

- Васильев В. Н. Флора и палеогеография Командорских островов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 260 с.
- Васильев Я. Я. Камчатская травяно-лиственнолесная область // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 61–62.
- Васильев Я. Я., Городков Б. Н., Ильинский А. П. и др. О новой «Карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000» // Сов. ботаника. 1940. № 3. С. 49–58.
- Волкова Е. А. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. Тр. БИН РАН; Вып. 14. СПб., 1994. 132 с.
- Волкова Е. А. Система зонально-секторного распределения растительности на Евразийском континенте // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 8. С. 18–34.
- Геоботаническое районирование Нечерноземья Европейской части РСФСР / Под ред. В. Д. Александровой и Т. К. Юрковской. Л.: Наука, 1989. 64 с.
- Геоботаническое районирование СССР / Е. М. Лавренко (ред.). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 152 с.
- Горчаковский П. Л., Куваев В. Б. Экологические аспекты вертикальной дифференциации растительного покрова в бореальных высокогорьях // Экология. 1985. № 3. С. 12–20.
- Еленевский Р. А. Горные луга Евразии как ландшафтно-географическое явление // Землеведение. Отд. геогр. Нов. сер. 1940. Т. 1 (41). С. 72–100.

Естественноисторическое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 374 с.

Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Карта М 1 : 8 000 000 / Г. Н. Огуреева (ред.). М.: МГУ, 1999.

Ильина И. С. Некоторые вопросы объективизации геоботанического районирования // Докл. Ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1975. № 48. С. 49–55.

Исаченко А. Г. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. 320 с.

Исаченко Т. И. Принципы и методы генерализации при составлении геоботанических карт крупного, среднего и мелкого масштаба // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л., 1962. С. 28–46.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10–22.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Геоботаническое районирование // Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969. Ч. 1. С. 17–31.

Кожемяко Н. Н. Природные районы бассейнов рек Авачи и Паратунки // Природные условия и районирование Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 27–35.

Колесников Б. П. Изученность растительного мира Камчатской области и задачи научно-исследовательских работ // Сырьевые ресурсы Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 143–159.

Колесников Б. П. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов // Вопр. географии Дальнего Востока. Хабаровск, 1963. Вып. 6. С. 158–182.

Крестов П. В. Растительный покров Командорских островов // Ботан. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 1740–1762.

Куминова А. В. Дробное геоботаническое районирование горнотаежных территорий (на примере восточной части Западного Саяна) // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока. 1970. Вып. 25. С. 57–61.

Куминова А. В. Дробное геоботаническое районирование восточной части Алтае-Саянской горной области (правобережье Енисея) // Растительность правобережья Енисея. Новосибирск, 1971. С. 67–135.

Куницын Л. Ф. Опыт природного районирования Камчатки // Природные условия и районирование Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР, 1963а. С. 7–26.

Куницын Л. Ф. Физико-географическое районирование Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1963б. Т. 38, вып. 2. С. 164–175.

Лавренко Е. М. Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 9–13.

Лавренко Е. М. О принципах ботанико-географического расчленения Палеарктики // Ботан. журн. 1948. Т. 33, № 1. С. 157–166.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 530–548.

Лавренко Е. М. Типы вертикальной поясности растительности в горах СССР // Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964. С. 189–195.

Лавренко Е. М. Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР // Основные проблемы геоботаники. Л., 1968. С. 45–69.

Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение Европейской части СССР // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1976. № 6. С. 469–483.

Лукичева А. Н. Травяная растительность тихоокеанских островов // Растительный покров СССР (пояснительный текст к геоботанической карте). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 500–503.

Любимова Е. Л. Камчатка: Физико-географический очерк. М.: Географгиз, 1961. 190 с.

Малышев Л. И. Критерии подразделения растительного покрова и особенности поясности в горах Северной Азии // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 10. С. 1393–1403.

Малышев Л. И. Основные вопросы ботанико-географического районирования // География и природные ресурсы. 1987. № 1. С. 157–162.

Мочалова О. А., Якубов В. В. Флора Командорских островов // Программа «Командоры». Вып. 4. Владивосток, 2004. 120 с.

Нешатаева В. Ю. Растительность полуострова Камчатка: автореф. дис. ...докт. биол. наук. СПб., 2006. 62 с.

Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю. Принципы геоботанического районирования полуострова Камчатка // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии: Материалы Междунар. конф. к 100-летию со дня рожд. акад. Е. М. Лавренко. СПб.: Ботан. ин-т РАН, 2000. С. 88–90.

Огуреева Г. Н. Ботанико-географическое районирование СССР. М., 1991. 78 с.

Огуреева Г. Н. (ред.). Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Пояснительный текст и легенда к карте. М.: МГУ, 1999. 64 с.

Пономарева Е. О., Яницкая Т. О. Растительный покров Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М., 1991. С. 59–98.

Потапова Л. С. Типичные ландшафты центральной части долины р. Камчатки и их хозяйственное значение // Природные условия и районирование Камчатской области. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 36–53.

Принципы геоботанического районирования (стенограмма докладов С. Я. Соколова, Б. Н. Городкова и А. П. Шенникова на дискуссии при Ботаническом институте АН СССР 27–28 марта 1935 г. и выводы Геоботанического отдела Ботанического института АН СССР из этой дискуссии) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. М.; Л., 1940. Вып. 4. С. 9–35.

Рачковская Е. И., Сафронова И. Н., Волкова Е. А. Принципы и основные единицы районирования / Е. И. Рачковская, Е. А. Волкова, В. Н. Храмов (ред.). Ботаническая география Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). СПб., 2003. С. 192–195.

Сафронова И. Н. Пустыни Мангышлака: Очерк растительности // Тр. Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН. Вып. 18. СПб., 1996. 211 с.

Сафронова И. Н., Юрковская Т. К., Микляева И. М. Закономерности зонального распределения растительного покрова // Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Пояснительный текст и легенда к карте М 1 : 8000 000. М., 1999. С. 5–32.

Сочава В. Б. Фратрии растительных формаций СССР и их филогения // ДАН СССР. Нов. сер. 1945. Т. 47, № 1. С. 60–64.

Сочава В. Б. Различные пути геоботанического разделения земной поверхности и их самостоятельное значение // Ботан. журн. 1948. Т. 33, № 1. С. 156–157.

Сочава В. Б. Основные положения геоботанического районирования // Ботан. журн. 1952. Т. 37, № 3. С. 349–361.

Сочава В. Б. Пути построения единой системы растительного покрова // Тез. докл. делегат. съезда ВБО (май 1957 г.). Секция флоры и растительности. Л., 1958. Вып. 4. С. 40–49.

Сочава В. Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Классификация растительности и геоботаническая картография. Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. Вып. 27. Свердловск, 1961. С. 5–22.

Сочава В. Б. Опыт деления Дальнего Востока на физико-географические области и провинции // Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока. 1962а. № 1. С. 23–33.

Сочава В. Б. Природное районирование Дальнего Востока // Докл. конф. по развитию производительных сил Дальнего Востока. Иркутск, 1962б. 24 с.

Сочава В. Б. Районирование и картография растительности // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1966. С. 3–13.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 190 с.

Станюкович К. В. Основные типы поясности в горах СССР // Изв. ВГО. 1955. Т. 87. Вып. 3. С. 232–243.

Станюкович К. В. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе: Дониш, 1973. 310 с.

Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов север-

ного полушария // Ботан. журн. 1948. Т. 33, № 2. С. 161–180.

Хамет-Аhti Л. Биотические подразделения бореальной зоны // Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1976. С. 51–58.

Хоментовский П. А., Казаков Н. В., Чернягина О. А. Тундролесье Камчатки: проблемы сохранности и использования // Проблемы природопользования в таежной зоне. Иркутск, 1989. С. 30–46.

Юрцев Б. А., Сафронова И. Н. Дискуссия об отношении комплексного ботанико-географического районирования к неботаническим видам природного районирования // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 162–170.

Якубов В. В., Чернягина О. А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: изд-во «Камчатпресс», 2004. 165 с.

Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // Ann. bot. Fenn. 1968. Vol. 5, N 3. P. 169–211.

Hämet-Ahti L. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia // Ann. Bot. Soc. Vanamo. 1963. Vol. 34, N 4. P. 1–127.

Hämet-Ahti L. Notes on the vegetation zones of western Canada, with special reference to the forests of Wells Gray Park, British Columbia // Ann. Bot. Fennici. 1965. N 2. P. 274–300.

Hämet-Ahti L. Timberline meadows in Wells Gray Park, British Columbia, and their comparative geobotanical interpretation // Syesis. 1978. N 11. P. 187–211.

Hämet-Ahti L. The dangers of using the timberline as the “zero line” in comparative studies on altitudinal vegetation zones // Phytocoenologia. 1979. Vol. 7, N 6. P. 49–54.

Hämet-Ahti L. The boreal zone and its biotic subdivision // Fennia. 1981. Vol. 159. P. 69–75.

Hämet-Ahti L. Mountain birch and mountain birch woodland in NW Europe // Phytocoenologia. 1987. Vol. 15, N 4. P. 449–453.

Hämet-Ahti L., Ahti T. The homologies of the Fennoscandian mountain and coastal birch forests in Eurasia and North America // Vegetatio. 1969. Vol. 19, N 1–6. P. 208–219.

Hämet-Ahti L., Ahti T., Koponen T. A scheme of vegetation zones for Japan and adjacent regions // Ann. Bot. Fennici. 1974. N 11. P. 59–88.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Нешатаева Валентина Юрьевна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
лаб. экологии растительных сообществ,
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: vneshataeva@yandex.ru
тел.: (812) 5346703

Neshataeva, Valentina

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Science
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: vneshataeva@yandex.ru
tel.: (812) 5346703

УДК 581.9(470.21:211.7)

К СИНТАКСОНОМИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *DRYAS OCTOPETALA* L.¹ В ФЕННОСКАНДИИ И НА ШПИЦБЕРГЕНЕ

Н. Е. КОРОЛЕВА

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН

Приводится обзор растительных сообществ с доминированием *Dryas octopetala* L. в горных и зональных тундрах Фенноскандии (включая Мурманскую область, северные провинции Норвегии и Швеции). С целью уточнения синтаксономического положения этих сообществ выполнено сравнение с аналогичными сообществами Шпицбергена. Описана одна новая ассоциация и три новых варианта.

Ключевые слова: Фенноскандия, Шпицберген, дриадовые тундры, Браун-Бланке классификация.

N. E. Korolyova. ON SYNTAXONOMY OF *DRYAS OCTOPETALA* L.-DOMINATED TUNDRA PLANT COMMUNITIES OF FENNOSCANDIA AND SPITSBERGEN

The paper is a phytosociological survey of the *Dryas octopetala* L.-dominated plant communities in hemiarctic and orohemiarctic Fennoscandia (including Murmansk Region, northern provinces of Norway and Sweden). To more accurately specify their syntaxonomic position, the results were compared with *Dryas octopetala*-dominated units in Spitsbergen. One new association and three new variants were described.

Key words: Fennoscandia, *Dryas octopetala*-dominated plant communities, Braun-Blanquet classification.

Введение

Растительные сообщества с доминированием дриады (*Dryas octopetala*), а также *Cassiope tetragona*, *Carex rupestris*, *C. hepburnii* нечасто встречаются в горных и зональных тундрах севера Европы и резко выделяются в тундровом растительном покрове, особенно в период цветения дриады. Виды-ценозообразователи

этих сообществ *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Carex rupestris* внесены в Красную книгу Мурманской области [2003] с категорией «бионадзор», поэтому данные сообщества, очевидно, должны быть включены в список охраняемых в Мурманской области. До сих пор нет определенности в синтаксономическом положении этих сообществ в западноевропейском секторе Арктики и Субарктики, и его выяснение является целью данной статьи.

Первые сведения о дриадовых тундрах северной Европы были опубликованы почти столетие назад – Т. Фриз [Fries, 1913] описал дриадовые сообщества в горах Шведской Лапландии

¹ Номенклатура: Игнатов, Афонина, 1992; Konstantinova, Bakalin et al., 2009; Черепанов, 1995; Santesson et al., 2004. Здесь и далее в тексте и таблицах сборные виды понимаются в широком смысле: *Dryas octopetala* s. l., *Sanionia uncinata* s. l., *Hylocomium splendens* s. l., *Cladonia gracilis* s. l. и т. д.

как "Flechtenreiche *Dryas octopetala* Assoziation". Р. Нордхаген считал дриадовые растительные сообщества наиболее интересными в горах Фенноскандии, он же внес наибольший вклад в их синтаксономию, объединив их в союз **Kobresio-Dryadion** [Nordhagen, 1936]. К. Дирсен выполнил ревизию синтаксонов дриадовых тундр в Северной Европе [Dierssen, 1992] и предложил для них в Скандинавии и на Шпицбергене (т. е. и в субарктических, и в арктических тундрах) единственный союз **Caricion nardinae** (Nordh. 1935) Dierssen 1992, с ассоциациями **Caricetum nardinae** (Nordh. 1935) Dierssen 1992, **Campanulo unifloro-Elynetum** (Nordh. 1935) Dierssen 1992, **Dryado-Cassiopeum tetragonae** (Fries 1913) Hadač 1946 и **Carici rupestris-Dryadetum octopetalae** (Nordh. 1928) Dierssen 1992. Диагностические виды союза – *Dryas octopetala*, *Carex rupestris*, *C. hepburnii*, *Kobresia myosuroides* (только в Скандинавских горах), *Salix reticulata*, *Rhytidium rugosum* [Dahl, 1987; Dierssen, 1992].

Т. Оба [Ohba, 1974] провел объединение циркумполярных сообществ с доминированием *Dryas octopetala* в класс **Carici rupestris-Kobresietea**. До сих пор не выработано единого мнения о том, как этот класс «выглядит» экологически и физиономически. Существует точка зрения, что в растительном покрове здесь преобладают ксерофитные травянистые многолетники, а сообщества занимают довольно сухие и хорошо дренированные местообитания. Именно такая растительность была описана в рамках союзов **Oxytropidion nigrescentis** Ohba 1974 и **Androsacio arctisibiricae-Aconogonion laxmannii** Kucherov et Daniëls 2005 в центральных районах Чукотки [Kucherov, Daniëls, 2005]. В Гренландии в пределах союза **Dryadion integrifoliae** были выделены 2 подсоюза – более ксерофитный **Dryadenion** Sieg, Drees et Daniëls 2006 и мезо-гигрофитный **Rhododendrenion** Sieg, Drees et Daniëls 2006, одна из ассоциаций которого включает богатые болота (base-rich fens) [Sieg et al., 2006]. Существует мнение, что дриадовые ксерофитные пустоши и тундры следует рассматривать в классе **Caricetea curvulae** Hadač in Klika et Hadač 1944, а в классе **Carici rupestris-Kobresietea** представлены луга с участием дриады, кобрезии, высоким постоянством луговых видов злаков и разнотравья [Синельникова, 2008]. При столь широком разбросе мнений о содержании класса, будет полезным «вспомнить» содержание впервые описанного в горах Скандинавии союза **Kobresio-Dryadion** Nordh. 1936 (название-синоним союза **Caricion nardinae**), а также проанализировать синтаксономическое положение европейских тундровых сообществ с доминированием *Dryas octopetala*.

Материалы и методы

Материалом для синтаксономического анализа послужили 65 геоботанических описаний дриадовых сообществ гор севера Норвегии, Швеции и в горных и зональных тундрах Мурманской области, в том числе и ранее опубликованные [Kalliola, 1939; Nordhagen, 1955] (рис. 1). Р. Нордхаген делал геоботанические описания в Скандинавских горах, в округе Torne Lappmark (Швеция), в провинциях Nordland и Finmark (Норвегия) [Nordhagen, 1955, с. 76–81]. Р. Каллиола выполнял описания на северо-западе Мурманской области и на полуострове Рыбачий [Kalliola, 1939, с. 120–131]. Автором данной статьи были сделаны 18 описаний в Хибинских и Ловозерских горах, на побережье Териберской губы и на юго-западной оконечности полуострова Рыбачий. Районы выполнения описаний в Фенноскандии относятся к субарктическим или гемиарктическим (hemiarctic) тундрам и горно-тундровому (orohemiarctic) поясу [Ahti et al., 1968; Александрова, 1977].

Кроме того, с целью сравнения были использованы опубликованные описания дриадовых тундр, выполненные в разных районах арктических тундр Шпицбергена [Rønning, 1965; Hadač, 1989; Королева и др., 2008].

Площадь описаний автора статьи составляла 25 м², в случае, если сообщество занимало меньшую площадь, его описывали в естественных границах. Участие видов в сложении сообществ оценивали по 6-балльной шкале обилия–встречаемости Браун-Бланке [Becking, 1957; Александрова, 1969], а именно покрытию < 1 % соответствует балл '+', от 1 до 5 % – '1', от 6 до 25 % – '2', от 26 до 50 % – '3', от 51 до 75 % – '4', от 76 до 100 % – '5'.

Площадь описаний Р. Нордхагена [Nordhagen, 1955] и Р. Каллиолы [Kalliola, 1939] составляла 4 м², площадь описаний, выполненных на Шпицбергене, составляла от 1 до 10 м² [Rønning, 1965], все авторы использовали 5-балльную шкалу оценки покрытия.

Классификацию растительности выполняли по методу Браун-Бланке [Westhoff, Maarel, 1973] с некоторыми модификациями [Daniëls, 1982; Dahl, 1987]. Названия новых синтаксонов даны в соответствии с Кодексом геоботанической номенклатуры [Weber et al., 2000]. Для синтаксонов, для которых предложено изменение статуса или названия (по сравнению с данными опубликованных обзоров растительности северной Европы), в статье приводятся таблицы геоботанических описаний. Для синтаксонов, чей статус не изменяется, дается ссылка на опубликованные таблицы описаний, а также в сводной таблице описаний (табл. 1) приводятся данные о константности видов и разбросе их проективного покрытия.

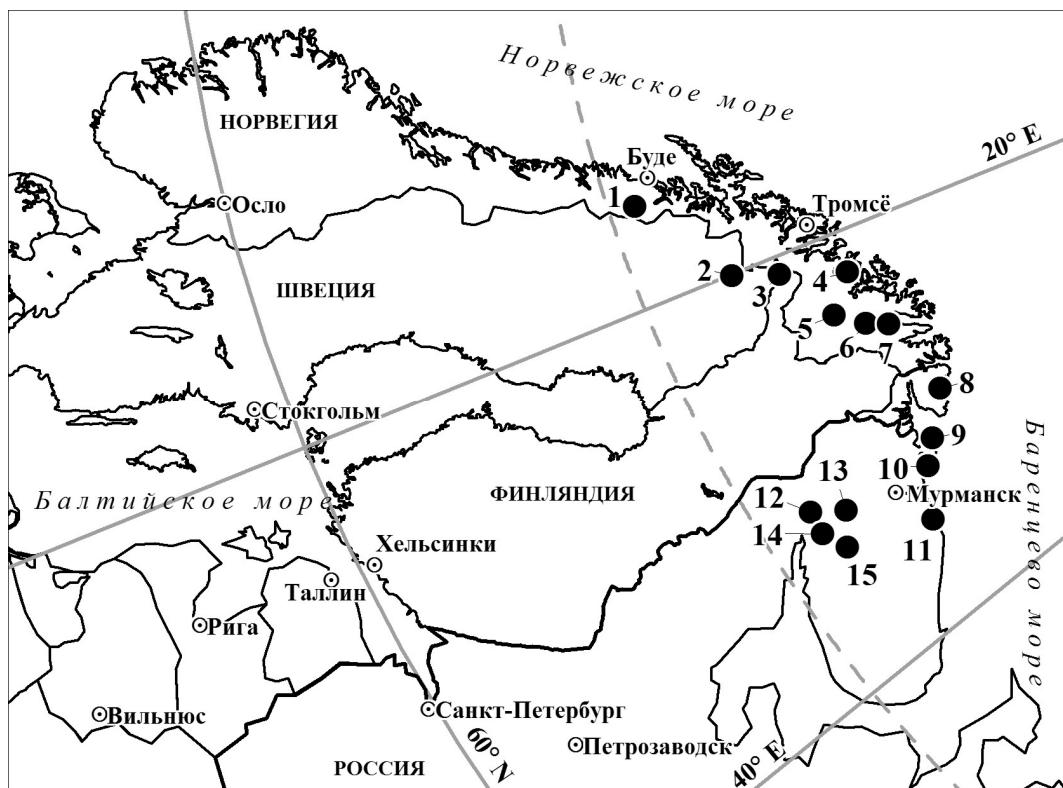


Рис. 1. Районы северной Фенноскандии, где были выполнены описания сообществ с доминированием *Dryas octopetala* L. Для опубликованных описаний приведены данные публикаций:

- 1: г. Skaitiaksla, г. Tausa, г. Suliŋjelma, г. Solvaagtind (Норвегия, провинция Нурланн) [Nordhagen, 1955];
- 2: окрестности оз. Torne Träsk (Швеция, Шведская Лапландия) [Fries, 1913];
- 3: г. Pältsa, г. Capovave (Швеция, Шведская Лапландия) [Nordhagen, 1955];
- 4: г. Mikafjell, г. Finskefjell (Норвегия, на границе провинций Тромс и Финнмарк) [Nordhagen, 1955];
- 5: г. Mace, г. Habavuorpebakke (Норвегия, провинция Финнмарк) [Nordhagen, 1955];
- 6: Sløykedal (Норвегия, провинция Финнмарк, Порсангер-фьорд) [Nordhagen, 1955];
- 7: остров Reinöya (Норвегия, провинция Финнмарк, Порсангер-фьорд) [Nordhagen, 1955];
- 8: Österelv (Норвегия, провинция Финнмарк, п-ов Варангер) [Nordhagen, 1955];
- 9: побережье залива Пумманки, п-ов Рыбачий (Россия, Мурманская область) [Kalliola, 1939];
- 10: мыс Городецкий, п-ов Рыбачий (Россия, Мурманская область);
- 11: побережье Териберской губы (Россия, Мурманская область);
- 12: Чуна-тундра (Россия, Мурманская область);
- 13: Монче-тундра (Россия, Мурманская область);
- 14: Хибинские горы (Россия, Мурманская область);
- 15: Ловозерские горы (Россия, Мурманская область)

Таблица 1. Синоптическая таблица синтаксонов с доминированием *Dryas octopetala* L. в тундровой зоне и горно-тундровом поясе Фенноскандии и Шпицбергена

Регион	Фенноскандия						Шпицберген			
Ассоциация, местообитание сообществ, автор описаний	<i>Campanulo unifloro-Elynetum</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Caricetum nardinae</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Dryado-Cassiopeum tetragonae</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Dryadetum octopetalaе</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Racomitrio-Dryadetum octopetalaе</i> (Мурманская обл., Королева, настоящая статья)	<i>Sphagno-Tofieldietum pusillae</i> , вариант <i>Cassiope tetragona</i> (Мурманская обл., Королева, настоящая статья)	<i>Caricetum nardinae</i> (Шпицберген, Rønning, 1965)	<i>Salici polaris-Dryadetum octopetalaе</i> (Шпицберген, Rønning, 1965; Hadač, 1989; Королева и др., 2008)	<i>Dryado-Caricetum rupestris</i> (Шпицберген, Rønning, 1965)	<i>Dryado-Cassiopeum tetragonae</i> (Шпицберген, Rønning, 1965)
Дифференцирующие виды класса <i>Carici rupestris-Kobresietea bellardii</i>										
<i>Dryas octopetala</i>	II/1–5	V/2–3	V/1–3	V/4–5	V/1–3	III/+–2	V/1–4	V/2–5	V/3–5	V/1–5
<i>Salix reticulata</i>	II/1–2	II/1	III/1	V/1–3	I/+	IV/1–2	–	–	–	–
<i>Astragalus subpolaris</i>	III/1–3	III/1–2	III/1	IV/1–2	–	–	–	–	–	–
<i>Oxytropis sordida</i>	II/1	III/1	–	II/1	–	I/+	–	–	–	–
<i>Rhytidium rugosum</i>	II/3–5	I/1	–	IV/1–3	–	–	–	–	–	–

Регион	Фенноскандия						Шпицберген			
Ассоциация, местонахождение сообществ, автор описаний	<i>Campanulo unifloro- Elynetum</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Caricetum nardinae</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Dryado-Cassiopeetum tetragonae</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Dryadetum octopetalae</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Racomitrio-Dryadetum octopetalae</i> (Мурманская обл., Королева, настоящая статья)	<i>Sphagno-Toffieldietum pusillae</i> , вариант <i>Cassiope tetragona</i> (Мурманская обл., Королева, настоящая статья)	<i>Caricetum nardinae</i> (Шпицберген, Rønning, 1965)	<i>Salici polaris-Dryadetum octopetalae</i> (Шпицберген, Rønning, 1965; Hadač, 1989; Королева и др., 2008)	<i>Dryado-Caricetum rupestris</i> (Шпицберген, Rønning, 1965)	<i>Dryado-Cassiopeetum tetragonae</i> (Шпицберген, Rønning, 1965)
Дифференцирующие виды союза <i>Caricion nardinae</i>										
<i>Carex rupestris</i>	IV/1-2	V/1-3	IV/1-3	V/1-5	-	-	II/1-2	-	V/2-5	II/1-3
<i>C. hepburnii</i>	I/1-2	V/2-4	-	I/1	-	-	V/1	-	-	-
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	IV/1-2	V/1-2	V/1-2	V/1-3	I/+	-	III/1-2	II/+3	IV/1-4	IV/1-2
<i>Cassiope tetragona</i>	-	I/1	V/1-5	-	III/+1	V/1-2	-	I/+3	II/1-3	V/2-5
<i>Kobresia myosuroides</i>	V/3-5	III/1-2	-	II/1-2	-	-	-	-	-	-
Константные виды ассоциаций с <i>Dryas octopetala</i> в Фенноскандии										
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	I/1	I/1	II/2-4	IV/1-2	IV/1-3	III/1-2	-	-	-	-
<i>Arctous alpina</i>	I/1-2	I/1	I/1	IV/1-2	-	I/+	-	-	-	-
<i>Vaccinium uliginosum</i>	I/1-3	II/1	II/1-2	IV/1-2	III/1-2	III/1-2	-	-	-	-
<i>Polytrichum juniperinum</i>	I/1	II/1	IV/1	V/1	II/+	-	-	-	-	-
<i>Saussurea alpina</i>	I/1	I/1	IV/1	V/1	-	II/+1	-	-	-	-
<i>Bartsia alpina</i>	I/1	I/1	II/1	III/1	III/+1	IV/+1	-	-	-	-
<i>Tofieldia pusilla</i>	III/1	I/1	II/1-2	V/1-2	-	III/+1	-	-	-	-
<i>Juncus trifidus</i>	-	I/1	II/1	IV/1	III/+1	I/+	-	-	-	-
<i>Carex bigelowii</i>	-	I/1	IV/1-3	II/1	III/+1	III/+2	-	-	-	-
<i>Cladonia uncialis</i>	I/1	-	IV/1	IV/1	IV/+2	II/+1	-	-	-	-
<i>Peltigera aphthosa</i>	I/1	-	IV/1	I/1-2	-	III/+1	-	I/+	-	III/+
<i>Thalictrum alpinum</i>	II/1-2	III/1-2	II/1	V/1	-	-	-	-	-	-
<i>Carex vaginata</i>	I/1-2	-	II/1-2	IV/1-2	-	-	-	-	-	-
<i>Campanula rotundifolia</i>	IV/1	II/1	-	III/1	-	-	-	-	-	-
<i>Dicranum fuscescens</i>	-	-	V/1-3	IV/1-4	-	-	-	-	-	-
Константные и доминантные виды обществ с <i>Dryas octopetala</i> на Шпицбергене										
<i>Hypnum bambergeri</i>	-	-	-	-	-	-	V/1	-	IV/1	III/1
<i>Carex misandra</i>	-	-	-	-	-	-	-	I/+1	IV/1	II/1-2
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	-	-	-	-	-	-	-	I/+	V/1	V/1
<i>Luzula confusa</i>	-	-	-	-	-	-	-	III/+2	I/1	III/1-2
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	-	-	-	-	-	II/1	V/+1	III/1	IV/1
Диагностические виды союза <i>Loiseleurio-Diapension</i>										
<i>Flavocetraria nivalis</i>	V/1-5	IV/1-2	V/1	V/2-3	IV/+3	II/+1	V/1	I/1	II/1	II/1
<i>Silene acaulis</i>	III/1-2	IV/1	V/1-3	V/1-3	III/+2	II/1-2	-	II/+1	II/1	I/1
<i>Alectoria nigricans</i>	I/1	II/1	-	IV/1	III/1-2	-	-	-	-	-
<i>A. ochroleuca</i>	II/1-3	II/1	-	III/+1	III/1	I/+	-	-	-	-
<i>Diapensia lapponica</i>	I/1	I/1	I/1	II/1	I/+	-	-	-	-	-
<i>Loiseleuria procumbens</i>	-	-	-	-	IV/+1	II/+1	-	-	-	-
Прочие виды										
<i>Bistorta vivipara</i>	IV/1-2	III/1	V/1-2	V/2-3	-	III/+1	V/1-2	V/+2	III/1	IV/1-2
<i>Cetraria islandica</i>	I/1	I/1	V/1	V/1	V/2-4	IV/1-2	III/1	II/+2	III/1	IV/1
<i>Salix polaris</i>	-	-	IV/1-3	III/1	I/+	II/+1	IV/1-3	V/+4	IV/1-4	V/1-4
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	-	I/1	II/1	IV/2-4	III/1-3	-	-	IV/+4	I/1	I/1
<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	V/3-5	V/1-3	-	IV/1-4	II/1	V/+1	II/1	III/1
<i>Flavocetraria cucullata</i>	V/1	-	V/1	V/1	-	-	-	-	-	-
<i>Ochrolechia frigida</i>	III/2-3	V/1-3	IV/1	IV/1-4	I/+	-	V/1	III/+1	IV/1	II/+
<i>Thamnia vermicularis</i>	III/1	-	IV/1	V/1	I/+	I/+	I/1	I/+	-	I/1
<i>Aulacomnium turgidum</i>	-	-	IV/1-3	II/1-2	-	-	III/1	III/1-3	I/1	III/1
<i>Ptilidium ciliare</i>	-	-	V/1-3	-	-	I/+	-	IV/+1	-	II/1
<i>Tomenthypnum nitens</i>	-	-	IV/1-4	IV/1	-	-	III/1	II/1	IV/1	IV/1
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	I/1-2	II/1	-	-	-	-	-	II/+1	-	-
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	-	II/1	-	-	III/+3	-	I/+	-	-
<i>Sanionia uncinata</i>	-	-	II/1	-	I/+	III/1-3	III/1	IV/+4	III/1	III/1-4
<i>Ditrichum flexicaule</i>	I/3	-	I/1	III/1	I/+	-	-	I/+	-	III/+
<i>Bryocaulon divergens</i>	III/1	I/1	-	I/1	-	-	I/1	-	-	-
<i>Cerastium alpinum</i>	II/1	II/1	II/1	III/1	-	-	-	III/+	-	-
<i>Poa alpina</i>	-	-	-	I/+	-	-	II/1	I/+	I/1	-
<i>Huperzia selago</i>	-	-	II/1	II/1	I/+	-	-	I/+	-	-
<i>Cladonia arbuscula</i>	I/1	-	-	III/1	I/+	III/+2	-	I/+	-	-

Регион	Фенноскандия						Шпицберген			
	<i>Campanulo unifloro- Elynetum</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Caricetum nardinae</i> (Скан- динавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Dryado-Cassiopetum tetragonae</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Dryadetum octopetalae</i> (Скандинавские горы, Nordhagen, 1955)	<i>Racomitrio-Dryadetum octopetalae</i> (Мурманская обл., Королева, настоящая статья)	<i>Sphagno-Toffieldietum pusillae</i> , вариант <i>Cassiope tetragona</i> (Мурманская обл., Королева, настоящая статья)	<i>Caricetum nardinae</i> (Шпиц- берген, Rønning, 1965)	<i>Salici polaris-Dryadetum octopetalae</i> (Шпицберген, Rønning, 1965; Hadač, 1989; Королева и др., 2008)	<i>Dryado-Caricetum rupestris</i> (Шпицберген, Rønning, 1965)	<i>Dryado-Cassiopetum tetragonae</i> (Шпицберген, Rønning, 1965)
<i>Cladonia pyxidata</i>	II/1	II/1	-	-	-	-	II/1	I/+	I/1	I/1
<i>Pedicularis hirsuta</i>	-	-	I/1	I/1	-	-	I/1	III/+	II/1	I/1
<i>Equisetum variegatum</i>	-	-	II/1	-	-	-	-	-	I/1	I/1
<i>Oxyria digyna</i>	-	-	II/1-2	-	-	-	-	II/+	I/1	II/1
<i>Sphaerophorus globosus</i>	III/1	-	I/1	II/1-2	I/+	-	-	-	-	-
<i>Cladonia gracilis</i>	I/1	I/1	.	III/1	I/+	I/+	-	-	-	-
<i>Festuca ovina</i>	III/1-3	-	III/1-2	II/1-2	II/+ -1	-	-	-	-	-
<i>Betula nana</i>	-	-	III/1-4	I/1	II/+	I/+	-	-	-	-
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	I/1	-	III/1-3	-	III/+	II/+	-	-	-	-
<i>Luzula spicata</i>	-	.	II/1	I/1	-	I/+	-	-	-	-
<i>Pinguicula alpina</i>	I/1-3	-	-	II/1	-	I/+	-	-	-	-
<i>Pedicularis lapponica</i>	-	-	II/1	I/1	I/+	I/+	-	-	-	-
<i>Chamorchis alpina</i>	II/1	I/1	I/1	II/1	-	-	-	-	-	-
<i>Rhododendron lapponicum</i>	I/1-2	I/1	I/1	II/1-4	-	-	-	-	-	-
<i>Carex glacialis</i>	-	II/1-2	I/1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Selaginella selaginoides</i>	-	-	II/1	-	I/+	II/+	-	-	-	-
<i>Antennaria dioica</i>	I/1	I/1	-	I/1	II/+ -1	-	-	-	-	-
<i>Euphrasia frigida</i>	-	I/1	I/1	I/1	-	-	-	-	-	-
<i>Gymnomitrium corallioides</i>	II/2-4	III/1-5	-	II/1-5	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-	-	-	III/1-2	-	-	-	-	-
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	-	-	-	-	III/+ -1	-	-	-	-	-
<i>Racomitrium microcarpon</i>	-	-	-	-	III/1-2	I/+	-	-	-	-
<i>Dicranum majus</i>	-	-	-	-	III/+ -1	III/+ -2	-	I/1	II/1	IV/1
<i>Phyllococe caerulea</i>	-	-	-	-	III/+ -1	III/+ -1	-	-	-	-
<i>Aulacomnium palustre</i>	-	-	-	-	-	III/+ -4	-	-	-	-
<i>Cetrariella delisei</i>	-	-	-	-	-	-	I/+	-	I/1	I/1
<i>Tortula ruralis</i>	-	-	-	-	-	-	II/1	I/+	II/1	II/1
<i>Festuca rubra</i>	-	-	-	-	-	-	-	I/+	I/+	I/1
<i>Luzula nivalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	I/+	I/1	III/1-2
<i>Pedicularis dasyantha</i>	-	-	-	-	-	-	-	I/+	I/1	III/1
<i>P. oederi</i>	II/1	-	-	II/1	-	-	-	-	-	-
<i>Distichium capillaceum</i>	-	-	-	-	-	-	I/1	-	I/1	I/1
<i>Carex capillaris</i>	I/1-2	-	-	II/1-2	-	-	-	-	-	-
<i>Festuca vivipara</i>	-	-	III/1-2	I/1	-	-	-	-	-	-
<i>Nephroma arcticum</i>	-	-	-	I/1	-	III/+ -1	-	-	-	-
<i>Campanula uniflora</i>	-	II/1	-	III/1-2	-	-	-	-	-	-
<i>Stereocaulon paschale</i>	-	-	III/1	-	-	II/1	-	-	-	-
<i>Equisetum scirpoides</i>	-	-	I/1	-	-	-	-	-	I/1	I/1
<i>E. arvense</i>	-	-	-	-	-	-	-	I/+	-	I/1
<i>Cladonia coccifera</i>	I/1	II/1	-	I/1	-	-	-	-	-	-
<i>Salix glauca</i>	-	-	II/1	-	-	I/+	-	-	-	-
<i>Carex atrata</i>	-	-	I/1	II/1	-	-	-	-	-	-
<i>Luzula spicata</i>	I/1	II/1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cerastium arcticum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	I/1	II/1
<i>Cladonia stellaris</i>	I/1	-	-	-	I/+	-	-	-	-	-
<i>Tortella tortuosa</i>	-	-	-	III/1	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga cespitosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	II/+	-	I/1
<i>S. aizoides</i>	-	-	-	III/1	-	-	-	-	I/1	I/1
<i>Draba alpina</i>	-	-	-	-	-	-	I/1	-	I/1	I/1
<i>Minuartia biflora</i>	-	-	-	-	-	-	I/1	-	I/1	I/1
<i>Stellaria crassipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III/1
<i>Trisetum spicatum</i>	-	-	-	-	-	-	II/1	-	-	I/1
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	-	-	-	-	-	I/1	-	-	-	I/1
<i>Lecanora epibryon</i>	-	-	-	-	-	-	I/1	-	III/1	III/1
<i>Lecidea</i> sp.	-	-	-	-	-	-	I/1	-	III/1	III/1

Примечание. Виды, с константностью I и II, встречающиеся только в одном синтаксоне, опущены. В рамку обведены диагностические виды ассоциаций.

Результаты

Асс. ***Caricetum nardinae*** Nordh. 1935 ([Nordhagen, 1955, p. 67–69, table I; Rønning, 1965, p. 18–23, table 1]; табл. 1).

Синонимы. ***Nardino-Dryadetum*** Rønning, 1965.

Состав и структура. Диагностический вид – *Carex hepburnii*, который доминирует и создает аспект в сообществах. Кроме того, постоянно встречаются *Carex rupestris*, *Dryas octopetala*, *Kobresia myosuroides* (только в горах Норвегии), *Saxifraga oppositifolia* (см. табл. 1). Число видов в сообществе определяется топографическим положением – в малоснежных местообитаниях в Скандинавских горах на севере Норвегии описаны маловидовые (9 видов) сообщества, в более защищенных число видов выше – до 23. Растительный покров несомкнут, в нем преобладают дерновинки осок с характерно искривленными, распростертыми побегами. Хионофобный характер сообществ подчеркивается постоянным присутствием и доминированием таких лишайников, как *Alectoria ochroleuca*, *Sphaerophorus globosus*, *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida*, *Bryocaulon divergens*. В скандинавских сообществах ассоциации от 17 до 26 видов, в среднем 22, всего в викирианте 59 видов [Nordhagen, 1955, p. 68–69]. В сообществах ассоциации на Шпицбергене от 6 до 22 видов, в среднем 14, всего 45 видов [Rønning, 1965, table 1).

Экология и распространение. Викирианты ассоциации описаны в горах Скандинавии, где встречаются редко, и на Шпицбергене, где они более распространены [Nordhagen, 1955; Rønning, 1965; Möller, 2000]. Сообщества везде связаны с кальцийсодержащими горными породами и занимают наиболее экспонированные к ветру, часто эродированные местообитания на щебнистых и каменистых субстратах.

Синтаксономия. На Шпицбергене выделены 2 субассоциации, «**Fragmentarische Subassoziation**» и «**Typische Subassoziation**», которые различаются по структуре растительного покрова, видовому составу и занимаемым местообитаниям [Möller, 2000].

Асс. ***Campanulo unifloro-Elynetum*** (Nordh. 1928) Dierssen 1992 (см. табл. 1).

Синонимы. ***Kobresietum myosuroidis*** Nordh. (1928) 1955, ***Carici rupestris–Kobresietum myosuroidis*** (Nordh. 1935) Dahl 1987.

Состав и структура. Доминант и диагностический вид – *Kobresia myosuroides*. По видовому составу различия со скандинавским

вариантом предыдущей ассоциации невелики, также присутствуют, но с меньшим покрытием *Carex hepburnii* и *C. rupestris*, хионофобные кустистые и корковые лишайники. В сообществах ассоциации от 21 до 35 видов, в среднем 24, всего в ассоциации 32 вида.

Экология и распространение. Сообщества этой, как и предыдущей ассоциации, распространены в горах Скандинавии, на каменистых сухих вершинах, сложенных основными и кальцийсодержащими породами, но в более широком экологическом диапазоне, что отразилось в синтаксономическом подразделении ассоциации [Nordhagen, 1955].

Синтаксономия. Ассоциация была разделена на 2 варианта: ***Kobresia myosuroides – Alectoria ochroleuca – Cetraria nivalis***-var., который включает сообщества наиболее сухих и бесснежных местообитаний, с большим покрытием хионофобных лишайников, и ***Kobresia myosuroides – Rhytidium rugosum***-var. – объединяющий сообщества местообитаний с умеренным снежным покровом, где выше доля напочвенных корковых лишайников и покрытие зеленых мхов *Ditrichum flexicaule*, *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum* [Nordhagen, 1955].

Асс. ***Dryado-Caricetum rupestris*** (Rønning 1965) Hadač 1989 ([Rønning, 1965, p. 21–23, table 2], см. табл. 1).

Синонимы. ***Rupestri-Dryadetum*** Rønning 1965.

Состав и структура. Доминант и диагностический вид – *Carex rupestris*, постоянно присутствуют *Dryas octopetala*, *Pedicularis dasyantha*, *Saxifraga oppositifolia*, *Salix polaris*. Мхи *Hypnum bambergeri*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Tomenthypnum nitens* распределены между дерновинами осок и кустарничками, а из лишайников наиболее обычны *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *Lecanora epibryon*, *Ochrolechia frigida*. В сообществах ассоциации на Шпицбергене от 9 до 19 видов, в среднем 14, всего в ассоциации 50 видов.

Экология и распространение. Сообщества широко распространены на Шпицбергене в сухих и бесснежных, но менее экспонированных к ветру местообитаниях, чем у асс. ***Caricetum nardinae***, на прибрежных террасах, на гребнях моренных холмов, на склонах речных долин.

Синтаксономия. Дирсен [Dierssen, 1992] эту ассоциацию объединил со шпицбергенскими ассоциациями ***Dryadetum minoris*** Hadač (1946) 1989 (син. ***Polari-Dryadetum***

Rønning 1965), ***Rupestri-Dryadetum*** Rønning 1965 и с описанной в горах Скандинавии ***Dryadetum octopetalae*** (Nordh. 1928) 1955 в одну экологически, географически и флористически гетерогенную асс. ***Carici rupestris-Dryadetum octopetalae*** (Nordh. 1928) Dierssen 1992. На наш взгляд, такое объединение не отражает существующих различий между синтаксонами. Поэтому здесь мы рассматриваем ассоциации отдельно, преобразуя при необходимости авторские названия, данные при первом описании, в соответствии с требованиями Кодекса фитосоциологической номенклатуры [Weber et al., 2000].

Асс. ***Dryadetum octopetalae*** (Nordh. 1928) 1955 ([Nordhagen, 1955, p. 77–81, tab. III]; см. табл. 1).

Синонимы. Moosreiche ***Dryas octopetala***-heide [Nordhagen, 1928], artenreiche ***Dryas***-soziation [Kalliola, 1939].

Состав и структура. Диагностический вид *Dryas octopetala* (доминант). В горах Скандинавии, где ассоциация была описана впервые [Fries, 1913; Nordhagen, 1936, 1943, 1955], она объединяет сомкнутые и несомкнутые сообщества и группировки, в которых, помимо *Dryas octopetala*, доминируют кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*, *Silene acaulis*, *Vaccinium uliginosum*), постоянно встречаются мезофитные травы (*Saussurea alpina*, *Saxifraga aizoides*, *Thalictrum alpinum*, *Tofieldia pusilla*) и мхи (*Hylocomium splendens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*), а также лишайники, диагностические виды союза ***Loiseleurio-Diapension***, *Flavocetraria nivalis*, *Alectoria ochroleuca*, *Ochrolechia frigida*. Альфа-разнообразие очень велико: в сообществах от 22 до 49 видов, в среднем 35, всего в ассоциации 90 видов. Большая доля мезофитов является особенностью этих сообществ [Nordhagen, 1955].

Экология и распространение. Сообщества нечасто встречаются в тундровом поясе Скандинавских гор, реже в зональных тундрах на севере Фенноскандии, к востоку, включая полуостров Рыбачий. Они обычно занимают открытые кальцийсодержащие местообитания, выходы ракушечника, обнажения коренных пород.

Синтаксономия. Р. Нордхаген [Nordhagen, 1955] писал о возможности разделить ассоциацию, по крайней мере, на два варианта, различающихся по структуре и видовому составу, первый, с преобладанием мхов, второй – с доминированием хионофобных лишайников [Nordhagen, 1955].

Асс. ***Racomitrio-Dryadetum octopetalae*** ass. nov. (табл. 2, номенклатурный тип оп. 232/87; см. табл. 1).

Синонимы. ***Dryas-Alectoria-Cetraria nivalis***-Soziation [Kalliola, 1939].

Состав и структура. Диагностический вид *Loiseleuria procumbens*. Сообщества с разной степенью сомкнутости, в них куртины мхов (*Racomitrium lanuginosum*, *R. microcarpon*) и кустарничков (*Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*) распределены между подушками лишайников *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, которые составляют основу растительного покрова и вместе с дриадой создают аспект. В отличие от асс. ***Dryadetum octopetalae*** в сообществах нет большинства диагностических видов союза ***Caricion nardinae***, но присутствуют виды союзов ***Loiseleurio-Diapension*** и ***Phyllodoco-Vaccinion***. В сообществах от 11 до 22 видов, в среднем 18 видов, всего в ассоциации 60 видов.

Экология и распространение. Сообщества довольно обычны в Мурманской области, хотя и не занимают большой площади. Они распространены в горных тундрах (в Хиби́нах, Ловозерских горах, Чуна- и Монче-тундре), а также встречаются в тундровой зоне на побережье Западного Мурмана. Сообщества располагаются в основном на щебнистых и каменистых, прогреваемых склонах южной, юго-западной экспозиции, на вершинах, на протяжении всего горно-тундрового пояса, иногда «спускаясь» по каменистым осыпям в лесные пояса. В зональных тундрах сообщества занимают скальные уступы прибрежного плато.

Синтаксономия. Выделены два варианта, ***Racomitrio-Dryadetum octopetalae*** вар. ***Vaccinium myrtillus*** var. nov. (табл. 2, номенклатурный тип 232/87) и ***Racomitrio-Dryadetum octopetalae*** вар. ***Flavocetraria nivalis*** var. nov. (табл. 2, номенклатурный тип 2Ко/02). Варианты различаются и по местообитаниям: сообщества первого, с участием *Vaccinium myrtillus*, более часты в нижних подпоясах горных тундр, сообщества второго, с доминированием хионофобных лишайников, встречаются на плато и вершинах гор.

Нордхаген [Nordhagen, 1955] высказывал сомнения по поводу отнесения этих сообществ к союзу ***Caricion nardinae*** из-за отсутствия диагностических видов союза, кроме *Dryas octopetala* и *Cassiope tetragona*. Но вряд ли можно отнести такие сообщества и к союзу ***Loiseleurio-Diapension*** – ведь диагностические виды этого союза постоянно встречаются

Таблица 2. Асс. **Racomitrio-Dryadetum octopetalae** ass. nov. вариант **Vaccinium myrtillus** var. nov. (1) и **Flavocetraria nivalis** var. nov. (2)

Вариант	<i>Vaccinium myrtillus</i>					<i>Flavocetraria nivalis</i>						
Проективное покрытие, %:										константность		
общее	60	40	75	100	60	70	65	100	50			
сосудистые	35	15	25	50	45	10	35	10	35			
мхи	5	15	15	5	1	5	5	10	5			
лишайники	–	50	35	50	15	1	75	50	50			
Абсолютная высота, м н. у. м.	370	650	645	750	600	650	800	1100	50			
Экспозиция	–	SW	SW	SO	SW	N	–	–	S			
Крутизна, град.	0	15	10	25	15	45	0	0	3			
Число видов	22	11	15	24	22	23	15	17	18			
Номер описания: авторский	265/87	13/88	11/88	97/87	232/87	24/87	69/87	250/87	2Ko/02			
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	вар. 1	вар. 2	асс.
Диагностический вид асс. <i>Racomitrio-Dryadetum octopetalae</i>												
<i>Loiseleuria procumbens</i>	+	–	–	+	1	–	+	+	1	III/+–1	3/+–1	IV/+–1
Диагностические виды союза <i>Loiseleurio-Diapension</i>												
<i>Flavocetraria nivalis</i>	–	–	–	1	1	2	+	2	3	II/1	4/+–3	IV/+–3
<i>Alectoria ochroleuca</i>	–	–	1	–	1	1	1	–	1	II/1	3/1	III/1
<i>A. nigricans</i>	–	–	–	1	–	1	2	–	1	I/1	3/1–2	III/1–2
<i>Silene acaulis</i>	+	–	–	+	–	+	–	1	–	II/+	2/+–1	III/+–2
<i>Phyllodoce caerulea</i>	–	–	1	1	1	+	–	–	–	III/1	1/+	III/+–1
Диагностические виды союза <i>Caricion nardinae</i>												
<i>Dryas octopetala</i>	2	2	3	2	3	2	2	2	1	V/2–3	4/1–2	V/1–3
<i>Cassiope tetragona</i>	+	–	+	–	1	+	–	1	–	III/+–1	2/+–1	III/+–1
Диагностические виды варианта <i>Vaccinium myrtillus</i> и союза <i>Phyllodoco–Vaccinon</i>												
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	2	1	2	1	–	–	–	–	V/1–2	–	III/1–2
Прочие виды												
<i>Cetraria islandica</i>	3	2	3	3	2	2	3	3	1	V/2–3	4/1–3	V/2–4
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	–	–	–	3	2	1	1	1	1	II/2–3	4/1	IV/1–3
<i>Cladonia uncialis</i>	+	+	+	1	1	–	2	+	–	V/+–1	4/+–2	IV/+–2
<i>Racomitrium microcarpon</i>	–	–	+	1	1	1	–	+	–	III/+–1	2/+–1	III/+–1
<i>R. lanuginosum</i>	–	2	3	–	–	1	–	2	1	II/2–3	3/1–2	III/1–3
<i>Bartsia alpina</i>	–	+	–	+	+	+	–	1	–	III/+	2/+–1	III/+–1
<i>Vaccinium uliginosum</i>	–	2	–	1	–	1	2	–	–	II/1–2	2/1–2	III/1–2
<i>V. vitis-idaea</i>	+	–	+	–	–	+	+	+	–	II/+	3/+	III+
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	1	–	–	–	+	+	–	1	–	II/+–1	2/+–1	III/+–1
<i>Carex bigelowii</i>	1	–	–	–	+	–	1	1	–	II/+–1	2/1	III/+–1
<i>Dicranum majus</i>	–	–	+	+	+	+	–	1	–	III/+	2/+–1	III/+–1
<i>Juncus trifidus</i>	1	–	–	+	+	+	–	–	1	III/+–1	2/+–1	III/+–1
<i>Betula nana</i>	+	+	–	–	–	+	–	–	–	II/+	1/+	II/+
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	–	–	+	–	+	–	–	–	II/+	1/+	II/+
<i>Festuca ovina</i>	–	–	1	+	–	–	–	1	–	II/+–1	1/1	II/+–1
<i>Antennaria dioica</i>	+	–	–	–	–	–	+	–	1	I/+	2/+–1	II/+–1

Примечание. Встречены в 1–2 описании с покрытием «+», если иным, то это указано в скобках: *Agrostis borealis* (1) 265/87; *Anthoxanthum alpinum* 97/87; *Antennaria dioica* 265/87, 13/88; *Barbilophozia lycopodioides* 232/87; *Cladonia amaurocraea* (2) 265/87, 24/87; *C. arbuscula* 24/87; 2Ko/02; *C. gracilis* 13/89; *C. stellaris* 24/87; *Cetraria aculeata* 2Ko/02; *Diapensia lapponica* 2Ko/02; *Dicranum scoparium* 2Ko/02; *D. congestum* (1) 11/87, (1) 232/87; *Ditrichum flexicaule* 2Ko/02; *Harrimanella hypnoides* 265/87; *Hieracium alpinum* 265/87, 97/87; *Huperzia selago* 265/87, 232/87; *Kiaeria starkei* 265/87, 232/87; *Ochrolechia frigida* 2Ko/02; *Pedicularis lapponica* 97/87; *Polytrichum piliferum* 69/87; *Potentilla crantzii* 97/87; *Racomitrium canescens* 24/87, 69/87; *Salix polaris* 11/87, 232/87; *S. reticulata* 265/87; *Sanionia uncinata* 97/87; 2Ko/02; *Saxifraga oppositifolia* 232/87, 250/87; *Selaginella selaginoides* 2Ko/02; *Solidago lapponica* 265/87; *Sphaerophorus globosus* 2Ko/02; *Stereocaulon* sp. 97/87; *Thamnolia vermicularis* 13/87, 97/87; *Tetralophozia setiformis* 24/87; *Veronica alpina* 97/87; *Viola montana* 69/87.

Местоположение описаний: Мурманская обл., Хибинские горы: **256/87** – северный отрог г. Поачвумчорр, 11.08.1987; **13/88** и **11/88** – г. Расвумчорр, южные отроги, 29.07.1987; 97/87 – выход на плато Эвеслогчорр, в западине, 15.07.1987; **232/87** – выход на вершину г. Партомпорр, 9.08.1987; **24/87** – склоны г. Юкспор к долине р. Тульйок, 01.07.1987, **69/87** – г. Эвеслогчорр после пер. Юкспорлакк, на щебнистой осыпи; **250/87** – плато Рисчорр, пятнистая тундра на щебне, 10.08.1987; Мурманский берег: **2Ko/87** – побережье Териберской губы, склон прибрежной возвышенности, на скальных уступах, 17.07.2002. Автор описаний Н. Королева.

во всех скандинавских ассоциациях союза **Caricion nardinae** (см. табл. 1). На наш взгляд, возможно размещение асс. **Racomitrio-Dryadetum octopetalae** в союзе **Caricion nardinae** в качестве обедненного видами синтаксона союза на основных, более бедных доступным кальцием, породах Хибин и Ловозерских гор.

Асс. **Salici polaris–Dryadetum octopetalae** (Rønning 1965) nom. mut. prop. (табл. 3, номенклатурный тип оп.11Н/85; см. табл. 1).

Синонимы. **Dryadetum minoris** Hadač (1946) 1989, **Polari-Dryadetum** Rønning 1965.

Состав и структура. Диагностические виды *Ptilidium ciliare*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sanionia uncinata* вместе с другими мохообраз-

Таблица 3. Асс. *Salici polaris-Dryadetum octopetalae* (Rønning 1965) nom. mutat. propos.

Проективное покрытие, %:										константность	
общее	75	75	100	100	90	90	нет данных		100		
сосудистые	60	50	95	65	60	60	нет данных		90		
мхи	50	75	5	35	30	30	нет данных		20		
лишайники	1	5	1				нет данных				
Абсолютная высота, м н. у. м.	50	50	15	50	50	50	нет данных		50		
Экспозиция	N	NW	S	SW	W	SW	S	S	W		
Крутизна, град.	10	5	5	35	25	20	нет данных		40		
Число видов	30	22	8	18	16	23	21	14	11		20
Номер описания:	194/91	196/91	224/91	9H/85	10H/85	11H/85	5/1R/58	5/2R/58	5/3R/58		76H/85
авторский											
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Диагностические виды ассоциации Salici polaris-Dryadetum octopetalae											
Sanionia uncinata	+	4	+	1	2	2	1	–	–	+	IV/+–4
Racomitrium lanuginosum	4	1	–	2	2	1	1	–	1	+	IV/+–4
Ptilidium ciliare	+	+	–	1	+	+	–	1	1	–	IV/+–1
Диагностические виды союза Caricion nardinae											
Dryas octopetala	2	3	5	3	3	3	5	5	5	4	V/2–5
Cassiope tetragona	3	+	–	–	–	–	–	–	–	–	I/+–3
Прочие виды											
Salix polaris	1	+	–	2	2	2	3	4	4	2	V/+–4
Hylocomium splendens	1	+	+	1	+	+	1	1	–	1	V/+–1
Stereocaulon alpinum	+	–	+	1	+	+	1	–	1	+	V/+–1
Bistorta vivipara	+	+	+	1	2	1	1	1	1	2	V/+–2
Luzula confusa	+	+	–	2	1	2	–	–	–	+	III/+–2
Pedicularis hirsuta	+	+	–	+	+	+	–	–	–	+	III/+
Aulacomnium turgidum	–	–	–	3	1	2	1	1	–	2	III/1–3
Cerastium arcticum	–	+	–	+	+	–	1	–	1	–	III/+
Silene acaulis	–	–	–	–	1	1	1	–	–	+	II/+–1
Saxifraga oppositifolia	–	–	+	–	–	–	2	3	2	–	II/+–3
Oxyria digyna	+	+	–	–	–	+	–	–	–	–	II/+
Poa arctica	–	–	–	+	1	1	–	–	–	1	II/+–1
Dicranum elongatum	–	–	–	1	+	1	–	–	–	1	II/+–1
Saxifraga caespitosa	+	+	–	–	–	+	–	–	–	–	II/+
Protopannaria pezizoides	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	II/+
Tomenthypnum nitens	–	–	1	–	–	–	1	1	1	–	II/1
Peltigera rufescens	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	II/+
Draba alpina	–	–	–	–	+	–	1	–	–	+	II/+–1
Polytrichastrum alpinum	–	–	–	–	–	+	1	1	–	1	II/+–1
Ochrolechia frigida	+	+	+	–	–	–	–	1	1	–	III/+–1
Psoroma hypnorum	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	II/+
Cetraria islandica	2	+	–	–	–	–	1	1	–	–	II/+–2
Cladonia amaurocraea	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	II/+

Примечание. Встречены в 1–2 описании с покрытием «+», если иным, то это указано в скобках: *Bryum* sp. 224/91; *Caloplaca tirolensis* 224/91; *C. cerina* 224/91; *Carex lachenalii* 196/91, 224/91; *C. misandra* (1) 5/2R/58, 5/1R/58; *Cerastium alpinum* 194/91, 224/91; *Cetrariella delisei* 9H/85; *Cladonia arbuscula* 194/91, 196/91; *C. pyxidata* 224/91; *C. stricta* 194/91; *Collema ceraniscum* 224/91; *Dicranum majus* (1) 5/2R/58, (1) 5/1R/58; *D. groenlandicum* (3) 194/91, 224/91; *Ditrichum flexicaule* 224/91, 11H/85; *Draba adamsii* 11H/85; *D. lactea* 11H/85; *D. nivalis* 76H/85; *Equisetum arvense* 9H/85, 224/91; *Festuca rubra* (1) 5/1R/58; *Flavocetraria nivalis* (1) 5/1R/58; *Huperzia selago* 11H/85, 194/91; *Lecidea* sp.(1) 5/2R/58, (1) 5/3R/58; *Leptogium imbricatum* 224/91; *Luzula nivalis* (1) 5/1R/58; *Minuartia biflora* 194/91, 224/91; *Oncophorus wahlenbergii* (1) 5/1R/58; *Pedicularis dasyantha* 196/91, 194/91; *Peltigera aphthosa* (2) 76H/85; (1) 5/3R/58; *P. canina* 194/91, 224/91; *Pleurozium schreberi* 196/91; *Poa alpina* 11H/85, 194/91; *Potentilla hyparctica* 76H/85; *Racomitrium canescens* (1) 194/91, 224/91; *Saxifraga foliolosa* (1) 5/1R/58; *Schistidium apocarpum* 224/91; *Sphenolobus minutus* 194/91, 196/91; *Stellaria crassipes* 76H/85; *Taraxacum arcticum* 11H/85; *Thamnia vermicularis* 224/91; *Tortula ruralis* 224/91; *Trisetum spicatum* 11H/85, 194/91.

Местоположение описаний. Западный Шпицберген. **194/91** и **196/91** – предгорная терраса на левом берегу р. Грен, 06.08.1991; **224/91** – западное побережье Грен-фьорда напротив п. Баренцбург, склон береговой террасы, 12.08.1991 (автор описаний Н. Королева). **9H/85, 10H/85, 76H/85** и **11H/85** – склон г. Гренфьордфеллет к югу от п. Баренцбург, 04.07.1985 (автор описаний Е. Хадач [Е. Nadač, 1989, с. 160–161]). Побережье Ис-фьорда, **5/1R/58, 5/2R/58** и **5/3R/58** – Юмербукта, у подножия г. Моренкиелен, на склоне небольшой трещины. 15.07.1958 (автор описаний О. Рённинг [Rønning, 1965, p. 25]).

ными (*Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*) составляют основу моховой дернины, в которую «вплетены» кустарнички *Dryas octopetala* и *Salix polaris* и травянистые многолетники *Luzula confusa*, *Bistorta vivipara*, *Pedicularis hirsuta*. От сообществ скандинавской

асс. *Dryadetum octopetalae* отличаются флористически и по структуре растительного покрова. От шпицбергенских асс. *Dryado-Caricetum rupestris* и *Dryado-Cassiopeum tetragonae* ассоциация отличается отсутствием (либо значительно меньшим участием) *Carex rupestris* и

Cassiope tetragona, а также большей ролью видов *Salix polaris*, *Luzula confusa* и *Bistorta vivipara*, что сближает ее с ивково-ожиловыми тундрами, описанными на Шпицбергене в асс. **Luzulo confusae-Salicetum polaris** Hadač (1946) 1989. Число видов в сообществах от 11 до 30, среднее 18, всего в ассоциации 65 видов.

Экология и распространение. В отличие от асс. **Dryadetum octopetalae**, сообщества которой распространены в южных тундрах и в горно-тундровом поясе Фенноскандии, эта ассоциация приурочена к типичным и арктическим тундрам. Сообщества ее довольно обычны на Шпицбергене, располагаются на дренированных, сухих местообитаниях, занимая иногда промежуточное положение в микрорельефе между сообществами асс. **Caricetum nardinae** и **Dryado-Cassiopeetum tetragonae**.

Синтаксономия. Валидно ассоциация была описана Е. Хадачем [Hadač, 1946, 1989] под названием **Dryadetum minoris** Hadač 1946, впоследствии О. Рённинг [Rønning, 1965] объединил ее и асс. **Tomentohypnetum involuti** Hadač 1946 в асс. **Polari-Dryadetum** Rønning 1965, а затем Дирсен [Dierssen, 1992] включил ее в состав крупной асс. **Carici rupestris-Dryadetum octopetalae** (Nordh. 1928) Dierssen 1992. В данной статье мы придерживаемся точки зрения Рённинга [О. Rønning, 1965] и разделяем ивково-дриадовые сообщества асс. **Salici polaris-Dryadetum octopetalae** и скально-осоково-дриадовые сообщества асс. **Dryado-Caricetum rupestris**. Поскольку наименование *Dryas octopetala* ssp. *minor* Hook. (основа первого валидного названия ассоциации) в современной ботанической литературе о Шпицбергене не используется, его изменили с формированием *pomen mutatum propositum*, в соответствии со ст. 45 Кодекса [Weber et al., 2000]. Ближайшее по времени опубликования название этой ассоциации **Polari-Dryadetum** исправлено на **Salici polaris-Dryadetum octopetalae** в соответствии со ст. 14 Кодекса.

Асс. **Dryado-Cassiopeetum tetragonae** (Fries 1913) Hadač (1946) 1989 ([Nordhagen, 1955, p. 77–81, tab. III; Rønning, 1965, p. 28–31, table 4]; см. табл. 1).

Синонимы. **Cassiopeetum tetragonae dryadetosum** Nordh. 1955, **Tetragono-Dryadetum** Rønning 1965.

Состав и структура. Диагностический вид и доминант сообществ – *Cassiope tetragona*, в травяно-кустарничковом ярусе константными являются *Dryas octopetala*, *Polygonum viviparum*, в мохово-лишайнико-

вом – доминируют *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* и *Ptilidium ciliare*, постоянно присутствуют листоватые лишайники рода *Peltigera*. Стелющийся кустарничек *Cassiope tetragona* формирует своеобразный «каркас», ячейки которого заполняют мохообразные, травы и лишайники. На Шпицбергене сообщества этой ассоциации иногда образуют комплекс с сообществами асс. **Salici polaris-Dryadetum octopetalae**, причем ивково-дриадовые куртины приурочены к повышениям микрорельефа, а фрагменты сообществ с доминированием *Cassiope tetragona* расположены на склонах и в понижениях.

В сообществах ассоциации как в Фенноскандии, так и на Шпицбергене преобладают гигро- и мезофиты (*Salix reticulata*, *S. polaris*, *Oxyria digyna*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*), это связано с экологическими особенностями их местообитаний. В сообществах скандинавского викарианта, кроме того, отмечены виды мезофильного разнотравья (*Saussurea alpina*, *Thalictrum alpinum*). Число видов в шпицбергенских сообществах от 10 до 24, в среднем 21, всего в ассоциации 72 вида. В сообществах скандинавского викарианта – от 28 до 42 видов, в среднем 34, всего 72 вида.

Экология и распространение. Сообщества распространены на умеренно влажных склонах преимущественно северной экспозиции в тундровом поясе гор Фенноскандии, а также довольно обычны в «зоне внутренних фиордов» Шпицбергена [Möller et al., 1998], в которой занимают довольно влажные защищенные от ветра местообитания у подножия склонов и на приморских террасах, где снег не тает до конца июня.

По мнению Р. Нордхагена [Nordhagen, 1955], *Cassiope tetragona* приурочена к кальцийсодержащим субстратам лишь на границе ареала, а в центральной его части может встречаться на самых разных местообитаниях, вплоть до кислых субстратов, но всегда защищенных от ветра и укрытых снегом.

Асс. **Sphagno-Tofieldietum pusillae** Koroleva 2002, вариант **Cassiope tetragona** var. nov. (табл. 4, номенклатурный тип оп. 55/87; см. табл. 1).

Состав и структура. Диагностические виды *Cassiope tetragona*, *Salix reticulata*, *Aulacomnium palustre*, *Nephroma arcticum*. В сомкнутом моховом покрове этих сообществ доминируют *Aulacomnium palustre* и *Hylocomium splendens*, в моховую дернину «вплетены» побеги кустарничков *Cassiope tetragona*, *Salix reticulata*,

Таблица 4. Асс. *Sphagno-Tofieldietum pusillae* Koroleva 2002, вариант *Cassiope tetragona* var. nov.

Проективное покрытие, %:									константность
общее	100	100	100	100	80	100	60	100	
сосудистые	45	35	75	55	25	45	25	75	
мхи	35	80	95	80	30	45	20	95	
лишайники	–	10	5	3	45	5	15	5	
Абсолютная высота, м н. у. м.	900	915	700	470	400	800	500	500	
Экспозиция	W	NW	NW	N	N	W	–	W	
Крутизна, град.	40	35	35	45	15	10	–	35	
Число видов	13	18	31	22	20	16	24	24	
Номер описания: авторский	28/89	29/89	55/87	130/87	175/87	196/87	234/87	29/92	
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	
Диагностические виды варианта <i>Cassiope tetragona</i>									
<i>Cassiope tetragona</i>	1	2	1	2	1	1	3	4	V/1–4
<i>Salix reticulata</i>	2	–	1	2	–	1	1	1	IV/1–2
<i>Aulacomnium palustre</i>	1	3	4	+	–	–	–	1	III/+–4
<i>Nephroma arcticum</i>	1	–	1	1	+	–	–	+	III/+–1
Диагностические виды асс. <i>Sphagno-Tofieldietum pusillae</i> и союза <i>Sphagno-Tomenthypnion</i>									
<i>Bartsia alpina</i>	–	+	+	1	+	–	1	+	IV/+–1
<i>Tofieldia pusilla</i>	–	–	+	+	+	–	1	+	III/+–1
<i>Saussurea alpina</i>	1	+	+	–	–	–	–	–	II/+–1
<i>Selaginella selaginoides</i>	–	–	+	+	–	+	–	+	II/+
Диагностические виды союза <i>Phyllocladoco-Vaccinion</i>									
<i>Hylocomium splendens</i>	3	2	4	4	–	3	1	2	IV/1–4
<i>Pleurozium schreberi</i>	–	3	3	3	–	+	–	2	III/+–3
<i>Phyllocladoco caerulea</i>	–	1	1	–	+	+	–	–	III/+–1
Диагностические виды союза <i>Loiseleurio-Diapension</i>									
<i>Silene acaulis</i>	–	–	+	–	–	1	1	–	II/+–1
<i>Loiseleuria procumbens</i>	–	–	–	–	1	+	1	–	II/+–1
Прочие виды									
<i>Cetraria islandica</i>	1	1	1	1	2	–	2	1	IV/1–2
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	–	1	1	–	1	–	2	–	III/1–2
<i>Vaccinium uliginosum</i>	–	1	1	–	–	–	1	1	III/1–2
<i>Dryas octopetala</i>	–	–	2	1	+	2	1	–	III/+–2
<i>Bistorta vivipara</i>	–	+	1	+	–	+	–	+	III/+–1
<i>Carex bigelowii</i>	–	1	+	–	–	2	–	+	III/+–2
<i>Dicranum majus</i>	1	–	1	–	2	–	–	+	III/+–2
<i>Sanionia uncinata</i>	3	–	1	–	–	1	–	1	III/1–3
<i>Peltigera aphthosa</i>	–	–	+	–	+	–	+	1	III/+–1
<i>Cladonia arbuscula</i>	–	2	+	–	2	–	+	1	III/+–2
<i>Sphagnum compactum</i>	–	–	1	1	1	–	–	–	II/1
<i>Stereocaulon paschale</i>	–	1	1	–	–	–	1	–	II/1
<i>Flavocetraria nivalis</i>	–	+	1	–	1	–	–	–	II/+–1
<i>Salix polaris</i>	–	–	–	–	–	1	+	–	II/+–1
<i>Cladonia uncialis</i>	–	–	+	–	–	–	+	1	II/+–1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	–	–	–	+	–	–	+	II/+
<i>Lophozia longiflora</i>	–	–	+	+	–	–	–	1	II/+–1
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	–	–	+	+	–	–	–	1	II/+–1

Примечание. Встречены в 1–2 описании с покрытием «+», если иным, то это указано в скобках: *Andromeda polifolia* 130/87; *Alectoria ochroleuca* (1) 55/87; *Arctous alpina* (1) 55/87, 175/87; *Betula nana* 130/87; *Blepharostoma trichophyllum* 29/92; *Cephalozia bicuspidata* 130/87, 29/92; *Cladonia amaurocraea* 234/87; *C. gracilis* 234/87; *Dicranum congestum* 28/89, (1) 196/87; *Festuca ovina* (1) 29/89; *Geranium sylvaticum* 130/87; *Harrimanella hypnoides* 234/87; *Hieracium alpinum* 130/87; *Juncus trifidus* 208/87; *Kiaeria blyttii* 234/87; *K. starkei* (1) 196/87; *Linnaea borealis* 28/89; *Lophozia* sp. 175/87; *L. ventricosa* var. *longiflora* 29/92; *Luzula spicata* (1) 28/89; *Sphagnum girgensohnii* (1) 175/87; *Oxytropis sordida* 196/87, 234/87; *Paraleucobryum enerve* 196/87; *Pedicularis lapponica* 130/87; *Pinguicula alpina* 175/87; *Pleurocladula albescens* 130/87; *Ptilidium ciliare* 234/87; *Racomitrium canescens* (2) 234/87; *R. microcarpon* (1) 175/87, 234/87; *Salix glauca* (1) 55/87; *Thamnolia vermicularis* 29/89; *Tritomaria quinqueidentata* 130/87.

Местоположение описаний. Мурманская область, Хибинские горы: **28/89** и **29/89** – г. Сев. Лявчорр, сырая скальная стенка, 12.07.1989; **55/87** – г. Расвумчорр, у пер. Юкспорлак, сырая стенка, 10.07.1987; **130/87** – г. Вудъяврчорр, правый борт цирка Ганешина, на сыром склоне, 21.07.1987; **175/87** – северный отрог г. Поачвумчорр, на крутом влажном склоне, 31.07.1987; **196/87** – западные отроги г. Кукисвумчорр, сообщество под сырой скальной стенкой, 01.08.1987; **234/87** – вершина г. Партомпорр, 09.08.1987; **29/92** – крутой склон г. Айкуайвенчорр над оз. Большой Вудъявр, 03.09.1992 (автор описаний Н. Королева).

Empetrum hermaphroditum, *Dryas octopetala*, а также мезофитных трав *Bartsia alpina*, *Saussurea alpina*, *Tofieldia pusilla*. Особенностью сообществ является богатый видовой состав, при-

сутствие подушек сфагновых мхов (*Sphagnum compactum*, *S. girgensohnii*) и гигро-, мезофитных видов печеночных мхов (*Barbilophozia lycopodioides*, *Blepharostoma trichophyllum*,

Lophozia ventricosa var. *longiflora*), что сближает эти сообщества со склоновыми болотами и влажными горными лугами. В сообществах варианта от 13 до 24 видов, в среднем 21, всего в варианте 60 видов.

Экология и распространение. Сообщества изредка встречаются в Хибинах, на сырых, с подтоком воды, склонах преимущественно северной и западной экспозиции.

Синтаксономия. Данная ассоциация отнесена нами к союзу **Sphagno-Tomenthypnion** Dahl 1956, который объединяет богатые многовидовые склоновые болота гор северной Европы [Dahl, 1956, 1987]. Последующее включение этого союза в среднеевропейский союз **Caricion davallianae** Klika 1934 [Vevle, 1988; Dierssen, 1992, 1996] представляется нам преждевременным, поскольку синтаксономическое содержание союза **Sphagno-Tomenthypnion** на северном пределе его ареала требует дальнейшего выяснения.

В целом в горных и зональных тундрах Мурманской области из всего синтаксономического спектра дриадовых сообществ нечасто встречаются сообщества асс. **Dryadetum octopetalae** и асс. **Racomitrio-Dryadetum octopetalae**. В тундровом поясе Скандинавских гор сообщества с доминированием *Dryas octopetala* также являются довольно редкими (особенно асс. **Kobresietum myosuroidis** и **Caricetum nardinae**), хотя там они более широко и разнообразно представлены, чем в горных массивах и зональных тундрах Мурманской области.

Дриадовые тундровые сообщества в субарктических тундрах, в горно-тундровом поясе в Фенноскандии и в арктических тундрах на Шпицбергене довольно гетерогенны по внешнему виду, флористическому составу, по структуре растительного покрова и занимаемым местообитаниям. Среди них есть как сообщества с доминированием ксерофитных граминоидов и хионофобных лишайников (асс. **Caricetum nardinae** и **Dryado-Caricetum rupestris**), так и сообщества с большой долей мезо- и гигрофитных видов разнотравья и покровом гигрофильных мхов (асс. **Dryado-Cassiopeum tetragona**).

Отличие скандинавских и шпицбергенских сообществ по видовому составу константных видов отражает принадлежность территорий к разным подзонам тундровой зоны. В группе константных видов скандинавских ассоциаций так называемые виды-«супердоминанты» [Матвеева, 1998] субарктических тундр (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*), виды с

широкой экологической амплитудой (*Carex bigelowii*), диагностические виды ассоциаций, мезофиты *Bartsia alpina*, *Saussurea alpina*, *Tofieldia pusilla*. Среди константных видов шпицбергенских дриадовых сообществ – *Carex misandra* и *Hypnum bambergeri* (виды преимущественно кальцийсодержащих субстратов), *Oncophorus wahlenbergii* (вид с широкой экологической амплитудой), *Luzula confusa* (вид-доминант очень многих арктических тундровых сообществ).

Несмотря на существующие различия, можно согласиться с объединением субарктических и арктических дриадово-осоковых и дриадово-кобрезиевых тундровых луговин, разнотравно-дриадовых и дриадово-кассиопейных сообществ в один союз **Caricion nardinae** (Nordh. 1935) Dierssen 1992, на основании доминирования общей группы диагностических видов. Тем не менее нецелесообразно отнесение всех сообществ с участием *Dryas octopetala* или *Cassiope tetragona* в европейском секторе Арктики и Субарктики к этому союзу. Так, описанные в горах Мурманской области влажные кустарничково-моховые тундровые сообщества с доминированием *Cassiope tetragona* (асс. **Sphagno-Tofieldietum pusillae** вариант **Cassiope tetragona**) относятся к союзу **Sphagno-Tomenthypnion**.

Наиболее распространенная в Скандинавии асс. **Dryadetum octopetalae** объединяет сомкнутые разнотравно-кустарничковые многовидовые сообщества с большой долей мезофитов. Имеющиеся отличия в видовом составе и структуре сообществ скандинавской асс. **Dryadetum octopetalae** от шпицбергенских асс. **Dryado-Caricetum rupestris** (дриадово-ивково-скально-осоковые сообщества) и асс. **Salici polaris–Dryadetum octopetalae** (ивково-дриадовые сообщества) являются основным аргументом против предлагаемого К. Дирсеном их объединения в одну ассоциацию большого объема. Кроме того, остается открытым вопрос об отнесении к союзу **Caricion nardinae** асс. **Salici polaris–Dryadetum octopetalae**, поскольку в ней слабо представлена комбинация диагностических видов союза, и в целом сообщества более близки к ивково-ожиковым сообществам асс. **Luzulo confusae-Salicetum polaris** Hadač (1946) 1989, преобладающим в зональных арктических тундрах Шпицбергена и относящихся к классу **Salicetea herbaceae** Br.-Bl. 1947, союзу **Saxifrago-Ranunculion nivalis** (Nordh. 1943) Dierssen 1984.

Даже принимая во внимание значительные флористические различия, можно согласиться с синтаксономическим решением К. Дирсена,

объединяющим скандинавские и шпицбергенские осоковые луговины в одну асс. **Caricetum nardinae** на основании наличия общих доминирующих видов *Carex hepburnii*, *C. rupestris*, *Flavocetraria nivalis*, *Saxifraga oppositifolia* и сходства в структуре этих довольно бедных видами сообществ и на Шпицбергене, и в Скандинавских горах.

Также, по-видимому, можно принять объединение Дирсеном в одну асс. **Cassiopeetum tetragonae** дриадово-кассиопейных сообществ в Скандинавских горах и на Шпицбергене, даже при существующих различиях в видовом составе. И в горно-тундровом поясе Скандинавских гор, и на Шпицбергене в сообществах ассоциации хорошо развит моховой покров, в котором преобладают *Hylocomium splendens* и *Tomenthypnum nitens*, а в травяно-кустарничковом покрове доминируют *Carex rupestris*, *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala* и *Saxifraga oppositifolia*.

Кроме того, в горах Мурманской области выявлены мохово-кассиопейные сообщества в союзе **Sphagno-Tomenthypnion**, также можно предполагать находки в Фенноскандии сообществ с доминированием *Cassiope tetragona*, которые следует описывать в рамках союза **Phyllodoco-Vaccinion** Nordh. 1936.

Заключение

Таким образом, в субарктических зональных тундрах Мурманской области дриадовые сообщества являются редкими и занимают интразональные позиции. В тундровом поясе гор Фенноскандии сообщества с доминированием *Dryas octopetala* также не занимают большой площади, хотя в Скандинавских горах они более разнообразны, чем в горных массивах Мурманской области, где нами описана одна новая ассоциация и три новых варианта.

Сообщества с доминированием *Dryas octopetala* в субарктических зональных и горных тундрах Фенноскандии и в арктических тундрах Шпицбергена различны по внешнему виду, флористическому составу, по структуре растительного покрова и занимаемым местобитаниям. В наибольшей степени дриадовые сообщества Фенноскандии и Шпицбергена отличаются по составу константных видов, что отражает их принадлежность к разным подзонам тундровой зоны.

Тем не менее, несмотря на имеющиеся различия в составе константных видов, субарктические и арктические дриадово-кобрезиевые тундровые луговины, разнотравно-дриадовые и дриадово-кассиопейные сообщества на ос-

новании общей группы диагностических видов принадлежат к одному союзу **Caricion nardinae** (Nordh. 1935) Dierssen 1992.

Имеющиеся отличия в видовом составе и структуре сообществ скандинавской асс. **Dryadetum octopetalae** от шпицбергенских асс. **Dryado-Caricetum rupestris** и асс. **Salici polaris-Dryadetum octopetalae** свидетельствуют против их объединения в одну ассоциацию большого объема и в целом против отнесения шпицбергенской асс. **Salici polaris-Dryadetum octopetalae** к союзу **Caricion nardinae**.

Продромус растительных сообществ с доминированием *Dryas octopetala* L. в Фенноскандии и на Шпицбергене выглядит следующим образом:

Класс **Carici rupestris-Kobresietea** Ohba 1974

Порядок **Kobresio-Dryadetalia** (Br.-Bl. 1948) Ohba 1974

Союз **Caricion nardinae** (Nordh. 1935) Dierssen 1992

Асс. **Caricetum nardinae** Nordh. 1935

Асс. **Campanulo unifloro-Elynetum** (Nordh. 1928) Dierssen 1992

Асс. **Dryado-Caricetum rupestris** (Rønning 1965) Hadač 1989

Асс. **Dryadetum octopetalae** (Nordh. 1928) 1955

Асс. **Dryado-Cassiopeetum tetragonae** (Fries 1913) Hadač (1946) 1989

Асс. **Racomitrio-Dryadetum octopetalae** ass. nov.

Вар. **Vaccinium myrtillus** var. nov.

Вар. **Flavocetraria nivalis** var. nov.

Класс – ?

Порядок – ?

Союз – ?

Асс. **Salici polaris-Dryadetum octopetalae** (Rønning 1965) nom. mut. propos.

Класс **Scheuchzerio-Caricetea nigrae** (Nordh. 1936) Tx. 1937

Порядок **Tofieldietalia** Preising ap. Oberd. (1949) 1950

Союз **Sphagno-Tomenthypnion** (Dahl 1956) Rybniček 1964

Асс. **Sphagno-Tofieldietum pusillae** Koroleva 2002

Вар. **Cassiope tetragona** var. nov.

Литература

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 274 с.

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 187 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. 1992. Т. 1, № 1–2. 187 с.

Королева Н. Е., Константинова Н. А., Савченко А. Н. и др. Флора и растительность побережья залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты: К&М, 2008. С. 11–39.

Красная книга Мурманской области. Мурманск: книжн. изд-во, 2003. 400 с.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Наука, 1998. 220 с.

Синельникова Н. В. Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховий Колымы: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Уфа, 2008. 21 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. Vegetation zones and their sections in northernmost Europe // *Ann. Bot. Fennica*. 1968. V. 5. P. 169–211.

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

Dahl E. Rondane: mountain vegetation in south Norway and its relation to the environment // *Skr. utg. av Det Norske Vid. Akad. i Oslo. Mat.-Naturv. Klasse 3*. 1956. 314 p.

Dahl E. Alpine-subalpine plant communities of South Scandinavia // *Phytocoenologia*. 1987. V. 15, N 4. P. 455–484.

Daniëls F. J. A. Vegetation of the Angmassalik District, Southeast Greenland, IV. Shrub, dwarf shrub and terricolous lichens // *Meddr Grönl. Biosci.* 1982. N 10. 78 p.

Dierssen K. Zur Synsystematik nordeuropäischen Vegetationstypen. 1. Alpine Vegetation und floristisch verwandte Vegetationseinheiten tieferen Lagen sowie der Arktis // *Ber. Reinh. Tüxen-Ges.* 1992. Bd. 4. S. 191–226.

Dierssen K. Vegetation Nordeuropas. Ulmer, 1996. 796 p.

Fries T. C. E. Botanische Untersuchungen im nördlichsten Sweden // *Vetensk. och Praktiska Unders. i Lapland*. 1913. 361 p.

Hadač E. The plant-communities of Sassen Quarter, Vestspitzbergen // *Studia Bot. Cechia*. 1946. N 7. S. 127–164.

Hadač E. Notes on Plant Communities of Spitsbergen // *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 1989. N 24(2). S. 131–169.

Kalliola R. Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch Lapplands // *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. 'Vanamo'*. 1939. N 14. S. 1–321.

Konstantinova N. A., Bakalin V. A. with contribution on regional floras from Andrejeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. Checklist of liverworts (Marchaniophyta) of Russia // *Arctoa*. 2009. V. 18. P. 1–64.

Kucherov I., Daniëls F. J. A. Vegetation of the classes Carici-Kobresietea and Cleistogenetea squarrosae in Central Chukotka // *Phytocoenologia*. 2005. V. 35 (4). S. 1019–1066.

Möller I. Pflanzensociologische und vegetationsökologische Studien in Nordwestspitzbergen // *Mitt. der Geogr. Ges. in Hamburg*. 2000. Bd. 90. 202 s.

Möller I., Thannheiser D., Wüthrich C. Eine pflanzensociologische und vegetationsökologische Fallstudie in Westspitzberger // *Geoökodynamik*. 2000. Bd. 19 (1/2). S. 1–18.

Nordhagen R. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. I. Die Vegetation // *Scr. Norsk. Vidensk. Selsk. I. Mat.-Naturvid.* 1927 (1). 1928. 611 s.

Nordhagen R. Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens // *Bergens Mus. Årb., Naturvid.* 1936. 88 s.

Nordhagen R. Kobresio-Dryadion in Northern Scandinavia // *Svensk. Bot. Tidskr.* 1955. T. 49 (1/2). S. 63–87.

Ohba T. Vergleichende Studien über die alpine Vegetation Japans. 1. Carici rupestris-Kobresietea bellardii // *Phytocoenologia*. 1974. V. 1, N 3. S. 331–401.

Rønning O. I. Studies in Dryadion of Svalbard // *Norsk Polarinst. Skrift.* 1965. N 134. 52 p.

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Sieg B., Drees B., Daniëls F. Vegetation and Altitudinal Zonation in Continental West Greenland // *Meddr Grönl. Biosci.* 2006. N 57. 93 p.

Vevele O. Norwegian Vegetation Types. A Preliminary Survey of Higher Syntaxa. Tuexenia. 1988. N 3. P. 169–178.

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // *J. Veg. Sci.* 2000. V. 11. P. 739–768.

Westhoff V., Maarel E., van der. The Braun-Blanquet approach // *Handbook of Vegetation Science, V. Ordination and classification of communities. The Hague*, 1973. P. 617–626.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Королева Наталья Евгеньевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН
Кировск 6, Мурманская область, Россия, 184256
эл. почта: flora01@rambler.ru
тел.: (81531) 52742

Korolyova, Natalia

Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of Kola Science Center
of RAS
184256, Kirovsk 6, Murmansk Region, Russia
e-mail: flora01@rambler.ru
tel.: (81531) 52742

УДК 630*165.3:582.475

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО И ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ МАЛОНАРУШЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ ФИНСКОЙ (*PICEA X FENNICA*)

А. А. ИЛЬИНОВ,¹ Б. В. РАЕВСКИЙ,¹ О. А. РУДКОВСКАЯ,¹
Л. В. ТОПЧИЕВА²

¹ Институт леса Карельского научного центра РАН

² Институт биологии Карельского научного центра РАН

В результате сравнительного анализа внутривидового разнообразия малонарушенных популяций ели финской северотаежной подзоны обнаружено, что большим уровнем фенотипического разнообразия по интегральному показателю отличаются прибрежные популяции ($C_v = 5,9\%$) в сравнении с популяциями НП «Паанаярви» ($C_v = 4,7\%$). Оценка формового разнообразия исследованных популяций по типу семенных чешуй показала, что их можно отнести к ели гибридной или финской, близкой к ели сибирской. Влияние ели европейской минимально и возрастает от паанаярвских ельников к прибрежным. Генетический анализ, проведенный с помощью ПЦР-метода, показал, что использованные микросателлитные локусы полиморфны, для каждого из них обнаружено по 6 аллелей. Уровень генетического разнообразия прибрежных популяций оказался ниже по сравнению с паанаярвскими, что противоречит результатам анализа фенотипической изменчивости. В целом уровень генетического разнообразия северокарельских популяций ели финской, оцененный с помощью микросателлитных маркеров, оказался невысоким и сравнимым с таковым, выявленным ранее по изоферментным локусам для карельских популяций ели финской.

Ключевые слова: малонарушенные популяции, фенотипическое разнообразие, генетическая структура, генетическое разнообразие, ПЦР, микросателлиты.

A. A. Ilyinov, B. V. Raevskiy, O. V. Rudkovskaya, L. V. Topchieva.
COMPARATIVE ASSESSMENT OF THE PHENO- AND GENOTYPE
DIVERSITY OF OLD-GROWTH NORTHERN TAIGA (*PICEA X FENNICA*)
POPULATIONS

It was found that the level of phenotype variability for the White Sea coastal populations was higher ($C_v = 5,9\%$) than for Paanajarvi ones. This integrated coefficient of phenotype variability was calculated using all characters involved in the investigation. Paanajarvi populations were closely similar to each other in this respect, with this characteristic ($C_v = 4,7\%$) being at a minimum value compared to other spruce populations in Karelia. These north Karelian spruce populations should be classified as the introgressive hybrid *P x fennica* (Regel. Kom.) shifted closely to *Picea obovata* Ledeb. The influence of *Picea abies* (L.) Karst was minor, slightly growing from Paanajarvi towards White Sea coast (Pongoma populations). Genetic analysis carried out with polymerase chain reaction showed that microsatellite loci applied were polymorphic, each having 6 alleles per locus. In contrast with phenotype variability, the

level of genetic diversity for *Pongoma* populations was lower compared with Paanajarvi ones. On the whole, the level of genetic variability for spruce populations in the northern taiga subzone of Karelia revealed using microsatellite markers was low, and comparable with that found for Karelian *P. x fennica* populations using isozyme loci.

Key words: intact populations, phenotype variability, genetic structure, PCR, microsatellites.

Введение

Территория Республики Карелия входит в состав обширной зоны интрогрессивной гибридизации *Picea. abies* L. Karst и *P. obovata* Ledeb. [Бобров, 1978]. Здесь преобладает в основном ель гибридная или финская *P. x fennica* (Regel) Kom. с примесью на севере и северо-востоке Карелии деревьев с признаками ели сибирской, а на юге и юго-западе – ели европейской [Бакшаева, 1966; Щербакова, 1975]. Это обстоятельство, а также важная средообразующая роль и высокое хозяйственное значение ели способствуют поддержанию устойчивого интереса исследователей к этому виду в регионе.

Ель отличается сравнительно высокой требовательностью к почвенно-гидрологическим условиям. Еловые леса в Карелии вследствие этого распространены крайне неравномерно – они сосредоточены в основном в южных и юго-восточных районах [Виликайнен, 1953]. На севере Карелии ельники произрастают, главным образом, в отрогах хребта Маанселькя и в Прибеломорье. Здесь сохранились малонарушенные еловые массивы, минимально затронутые хозяйственной деятельностью человека. Изучение подобных объектов имеет фундаментальное значение, поскольку позволяет получить информацию о генетических процессах в нативных популяциях древесных растений.

Цель исследования – провести сравнительную оценку фенотипического и генетического разнообразия, а также описать генетическую структуру нативных популяций ели финской, произрастающих на севере Карелии.

Материалы и методы исследования

Объектами исследования служили малонарушенные еловые массивы северной подзоны тайги Республики Карелия (рис. 1). Для изучения фенотипической и генетической структуры были заложены по две пробы на территории национального парка «Паанаярви» (Паанаярви 1 и 2) и в прибеломорских ельниках, вблизи с. Поньгома (Поньгома 1 и 2). Кроме этого, до-

полнительно был взят материал для генетического анализа ели на границе леса и тундры на горе Кивакка (Кивакка 1 и 2, НП «Паанаярви») и на о. Печостров в Белом море (Печостров).

Пробные площади закладывались в соответствии с ОСТ 56-69-83 [1993]. На каждой ПП производилась нумерация деревьев с отметкой диаметра на высоте груди. Перечет насаждения осуществлялся по породам, ступеням толщины, а ели – по возрастным поколениям и типу ветвления. Диаметры замерялись мерной вилкой с точностью до 1 мм. На каждой пробной площади отбирали по 30 модельных деревьев ели, у которых с помощью высотомера ВН-1 с технически доступной для него точностью замерялась высота ствола, а также возрастным буром брался керн у шейки корня для точного определения возраста.

На каждой ПП проводили описание напочвенного покрова: выявляли видовой состав травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, оценивали проективное покрытие видов в процентах (табл. 1). На участке Поньгома 1 из числа видов, имеющих высокое проективное покрытие (больше 5 %), черника доминирует с небольшим отрывом в отличие от трех других исследованных проб. Сложившаяся на данной ПП структура травяно-кустарничкового яруса обусловлена контрастностью свойств почв, характером их увлажнения, что в свою очередь определяется варьированием условий микрорельефа в пределах пробной площади. Более низкие значения общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса в Паанаярви 2 и Поньгоме 2 (тип леса ельник черничный влажный) обусловлены повышенным увлажнением, о чем свидетельствует высокая доля участия видов рода *Sphagnum* в сложении мохово-лишайникового яруса обеих проб. Все выявленные виды напочвенного покрова типичны для ельников черничной группы, расположенных в северотаежной подзоне Карелии.

Для изучения особенностей фенотипического разнообразия исследовали изменчивость количественных признаков, характеризующих размеры и форму шишек и семенных чешуй, и чаще всего используемых в качестве диагностических

параметров для оценки внутривидового фенотипического разнообразия хвойных видов [Путенихин, 1993]. Оценку уровня фенотипического разнообразия проводили с помощью интегрального показателя – обобщенного коэффициента вариации $C_{\text{воб}}$, предложенного Л. А. Животовским [1980] и учитывающего весь комплекс ис-

следуемых признаков. В качестве дополнительного критерия фенотипического разнообразия использовали анализ формовой структуры популяций по типу ветвления и типу семенной чешуи [Правдин, 1975], для чего на пробных площадях в проекции кроны отбирали шишки для анализа, в том числе и с модельных деревьев.

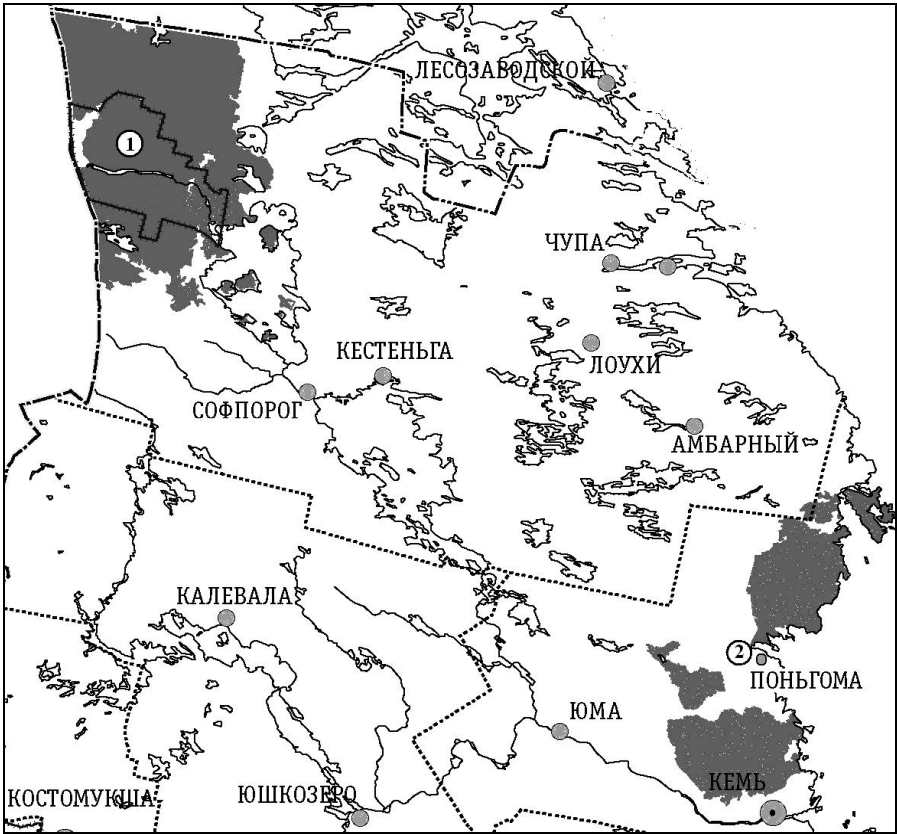


Рис. 1. Малонарушенные лесные массивы северной подзоны тайги Республики Карелия: 1 – национальный парк «Паанаярви»; 2 – прибеломорские ельники

Таблица 1. Проективное покрытие доминирующих видов напочвенного покрова исследованных ельников

Виды	Паанаярви 1	Паанаярви 2	Поньгома 1	Поньгома 2
	ПП, %	ПП, %	ПП, %	ПП, %
Травяно-кустарничковый ярус				
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	70	40	30	40
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.		5	20	10
<i>Ledum palustre</i> L.			5	
<i>Empetrum nigrum</i> L.			15	
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.			5	
<i>Rubus chamaemorus</i> L.				10
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej.	7			
Общее ПП травяно-кустарничкового яруса	75	45	70	55
Мохово-лишайниковый ярус				
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.)	75	15	60	60
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	20	30	20	
<i>Sphagnum</i> ssp.		55		15
Общее ПП мохово-лишайникового яруса	95	95	80	80

Примечание. ПП – проективное покрытие.

Применение традиционных генетических маркеров, таких как изоферменты, при изучении внутривидового генетического разнообра-

зия ограничено в связи с низким уровнем межпопуляционного генетического разнообразия хвойных древесных видов. Проблему позволяет

решить микросателлитный анализ, основанный на применении в качестве маркеров коротких повторяющихся последовательностей ДНК – микросателлитов (SSR, single sequence repeats). Среди преимуществ этого метода – относительная простота в использовании и высокая информативность, позволяющая идентифицировать отдельные генотипы.

Изучение генетической структуры малонарушенных популяций ели проводили с использованием образцов хвои текущего года, собранных с модельных деревьев. Анализ генетической структуры и оценку уровня генетического разнообразия исследованных популяций проводили с использованием 2 микросателлитных праймеров, характеризующихся высоким уровнем полиморфизма [Hodgetts et al., 2001; Scotti et al., 2002]. Фрагментный анализ ПЦР-продуктов проводили с помощью капиллярного электрофореза на приборе CEQ 8000 фирмы Beckman Coulter (США).

Основные показатели генетической изменчивости (число аллелей на локус A , эффективное число аллелей n_e , полиморфность P , на-

блюдаемая H_o и ожидаемая H_e гетерозиготность), а также анализ подразделенности AMOVA (analysis of molecular variance) и дифференциации (D_N) определяли с помощью программы GenAlEx 6.2 [Peakall, Smouse, 2006].

Результаты и обсуждение

Таксационные показатели коренных ельников. Паанаярвские и прибаломорские ельники произрастают в очень суровых климатических условиях [Громцев, 2003]. В то же время типы ландшафтов, элементами которых они являются, резко контрастируют по комплексу геоморфологических и почвенно-гидрологических показателей, что находит свое отражение в структуре лесного покрова. На территории НП «Паанаярви» пробные площади закладывались в пределах елового массива в низкоротном северотаежном ландшафте. На побережье Белого моря исследования проводились в массиве ельников в равнинном сильнозаболоченном приморском ландшафте. Таксационные характеристики пробных площадей приведены в табл. 2.

Таблица 2. Таксационная характеристика пробных площадей

Показатели	Паанаярви 1	Паанаярви 2	Поньгома 1	Поньгома 2
Широта, град. с. ш.	66,36	66,30	65,34	65,35
Долгота, град. в. д.	30,44	30,46	34,48	34,37
Высота над у. м., м	208	213	3	12
Общий состав	9,2Е 0,8Б 0,2Ос	9,3Е 0,7Б	7,6Е 0,4С 2Б	6,6Е 3,4Б
Возрастная структура еловой части	0,7Е ₁₄₀ 4,6Е ₁₈₀ 3,9Е ₂₂₀	1,0Е ₁₄₀ 3,9Е ₁₈₀ 4,4Е ₂₂₀	0,2Е ₆₀ 3,9Е ₁₀₀ 3,0Е ₁₄₀ 0,4Е ₁₈₀	0,2Е ₆₀ 3,9Е ₁₀₀ 3,0Е ₁₄₀ 0,4Е ₁₈₀
Тип возрастной структуры	относительно разновозр.	относительно разновозр.	абсолютно разновозр.	абсолютно разновозр.
Тип леса	черничный	черничный влажный	воронично-черничный	черничный влажный
Средний возраст, лет	194	194	120	125
Средний диаметр, см	25,9	22,6	17,7	16,8
Средняя высота, м	18,7	16,9	11,4	12,8
Запас, м ³ /га	179,1	157,8	68,4	134,9
Число стволов, шт./га	590	585	940	1505
Относительная полнота	0,68	0,46	0,56	0,88
Число стволов ели, шт./га	560	555	455	740
Относительная полнота елового яруса	0,63	0,41	0,38	0,52
Бонитет	IV	V	Va	Va

Анализ возрастной структуры (относительная и абсолютная разновозрастность, большой возраст деревьев ели) и других таксационных параметров рассматриваемых древостоев показывает, что они не испытали заметного антропогенного влияния, относятся к одному или очень близким типам леса и являются достаточно типичными в структуре лесного покрова соответствующих типов ландшафта. Таким образом, отобранные насаждения в наилучшей степени могут служить объектами для сравнительного изучения особенностей фенотипической и генотипической структуры коренных малонарушенных ельников.

Фенотипическое разнообразие. Исследование фенотипического разнообразия проведено с привлечением комплекса количественных параметров, характеризующих размеры и форму шишек и семенных чешуй. Результаты анализа внутривидовой изменчивости на индивидуальном уровне (табл. 3) показали, что большинство количественных признаков ели характеризуются низкой и средней степенью варьирования по шкале С. А. Мамаева [1973]. Паанаярвские ельники отличаются минимальными средними значениями параметров шишек и семенных чешуй по сравнению с прибаломорскими и водлозерскими, а также с другими ранее исследу-

дованными ельниками Карелии [Ильинов, 1998]. Паанаярви 1 по этим признакам уступает даже популяциям Мурманской области, расположенным значительно севернее [Ильинов и др., 2006]. Здесь, скорее всего, проявляется влияние суровых климатических условий. Паанаярви 2 по большинству признаков шишек и чешуй достоверно превосходит Паанаярви 1, что, по нашему мнению, связано с более благоприятными условиями освещенности крон вследствие низкой полноты древостоя и не-

равномерного распределения деревьев на пробе. В Прибеломорье также выявлены различия между ценопопуляциями в размерах шишек и семенных чешуй. В то же время по относительным показателям (коэффициент формы шишки, относительная длина семенной чешуи и коэффициент Бакшаевой) достоверных различий между ельниками в пределах каждого региона не обнаружено, что может свидетельствовать о генетической близости ценопопуляций.

Таблица 3. Индивидуальная изменчивость количественных характеристик шишек и семенных чешуй в исследованных ценопопуляциях ели финской

Признаки	Паанаярви 1		Паанаярви 2		Поньгома 1		Поньгома 2		Водлозеро	
	M±m	Cv	M±m	Cv	M±m	Cv	M±m	Cv	M±m	Cv
Диаметр шишки (D), мм	17,41±0,30	12,97	18,30±0,23	11,43	18,45±0,26	11,98	18,73±0,20	11,05	21,13±0,20	13,53
Длина шишки (L), мм	58,98±1,26	16,29	62,96±1,14	16,30	64,46±1,19	15,62	68,70±0,99	14,73	85,57±1,15	9,76
Коэфф. формы шишки (D/L)	0,30±0,01	12,03	0,30±0,01	14,89	0,30±0,01	13,58	0,28±0,01	12,09	0,25±0,01	11,83
Длина семенной чешуи, мм	16,48±0,27	12,45	17,30±0,19	9,96	17,82±0,25	12,13	18,08±0,19	10,72	20,78±0,22	10,60
Ширина семенной чешуи, мм	12,38±0,16	9,85	13,11±0,17	11,59	13,22±0,19	12,10	13,27±0,14	10,47	14,76±0,14	9,28
Относительная длина чешуи	0,76±0,01	7,59	0,76±0,01	7,66	0,75±0,01	10,36	0,74±0,01	10,78	0,71±0,01	8,31
Длина верхней части чешуи, мм	5,45±0,09	12,64	5,79±0,08	12,75	6,00±0,11	15,51	6,08±0,09	14,84	7,71±0,13	17,12
Коэффициент Бакшаевой*	0,88±0,01	10,78	0,89±0,01	13,98	0,91±0,02	16,33	0,92±0,01	13,92	1,07±0,01	11,20

Примечание. *по: [Правдин, 1975].

Сравнение паанаярвских и прибаломорских ельников, напротив, показало достоверность различий по всем признакам, в том числе и относительным. Обнаруживается определенная тенденция – при переходе к Поньгоме 1 и Поньгоме 2 увеличиваются абсолютные показатели шишек и семенных чешуй, шишки характеризуются более вытянутой формой с более вытянутыми верхушками семенных чешуй. Можно сказать, что прибаломорские популяции характеризуются усилением признаков ели европейской.

При исследовании внутривидовой структуры в качестве диагностических признаков с определенной долей условности могут быть использованы и некоторые габитуальные, в том числе тип ветвления. Они также могут использоваться при оценке фенотипической структуры популяции.

В популяциях ели описаны следующие формы по типу ветвления: 1) плоская; 2) щетковидная; 3) компактная; 4) гребенчатая; 5) неправильно-гребенчатая. Следует отметить, что паанаярвские древостои отличаются узкой формой кроны, когда ветви первого порядка опускаются вниз и тесно прижимаются к стволу, что сильно затрудняет описание деревьев по типу ветвления. Тем не менее, в ельниках НП удалось выделить две формы по типу ветвления (рис. 2). В обеих популяциях доминируют плосковетвистые формы. В Паанаярви 1 на долю щетковидных елей приходится не более 5 %. В

Паанаярви 2 представленность щетковидных елей выше (10 %). По-видимому, это связано с лучшими условиями освещенности в данном ельнике вследствие неравномерного распределения деревьев на пробе. Другие формы елей по типу ветвления в паанаярвских популяциях не обнаружены.

Прибаломорские популяции характеризуются большим уровнем разнообразия по этому показателю. Здесь встречаются все четыре типа ветвления, причем в Поньгоме 1 преобладает плоский тип (40 %), а в Поньгоме 2 – уже щетковидный (50 %). Компактный тип ветвления максимально представлен в Поньгоме 1 – 22 %, в Поньгоме 2 этот тип ветвления встречается единично. Гребенчатый тип ветвления составляет 8 и 9 % от общего числа деревьев для Поньгомы 1 и 2 соответственно. Таким образом, прибаломорские ельники характеризуются большим по сравнению с паанаярвскими ельниками уровнем формового разнообразия, оцененного по типу ветвления.

Форма семенных чешуй является главным диагностическим признаком, используемым при изучении внутривидового разнообразия и идентификации ели европейской, сибирской и их гибрида – ели финской [Правдин, 1975]. Поэтому представляется важным проанализировать формовую структуру популяций на основе различия между деревьями по типу семенных чешуй. Для большей точности был использован количественный показатель, характеризующий

вытянутость верхнего края семенной чешуи (коэф. Бакшаевой). Анализ показал (рис. 3), что исследованные малонарушенные ценопопуляции близки по формовой структуре и представлены в исследованных популяциях главным образом гибридами, близкими к ели

сибирской – от 87 % в Паанаярви 1 до 73 % в Поньгоме 2. Гибриды, близкие к ели европейской, составили в изученных популяциях от 13,5 до 24 %. Формы с четкими признаками чешуй родительских видов (ели сибирской и ели европейской) встречались редко, от 1 до 2 %.

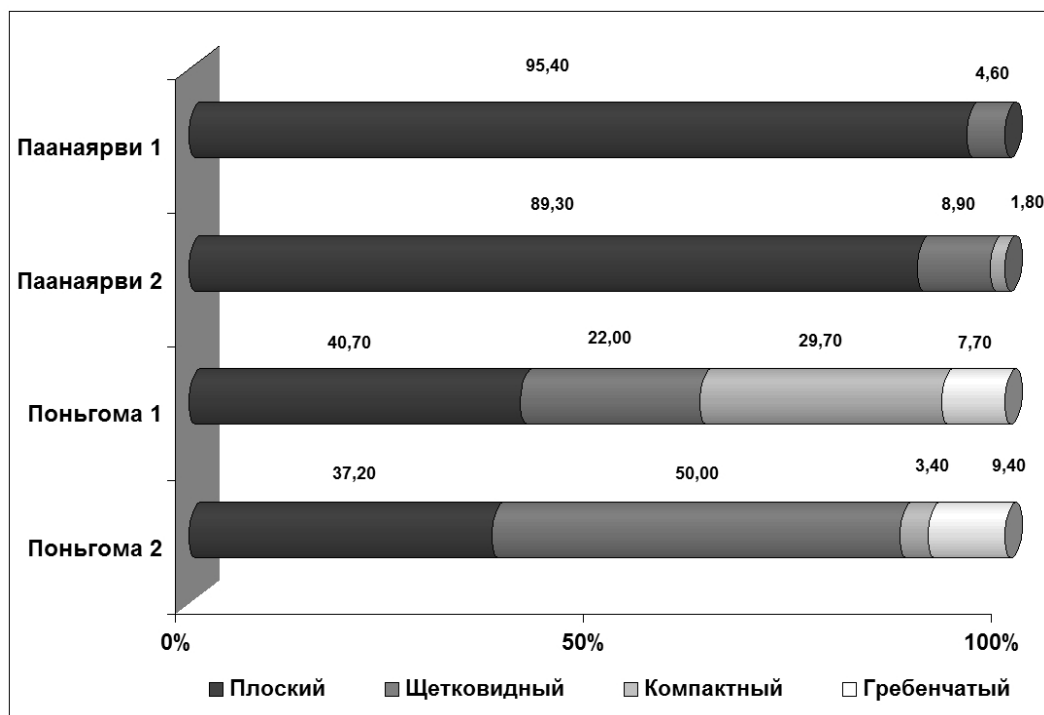


Рис. 2. Формовая структура популяций ели финской по типу ветвления

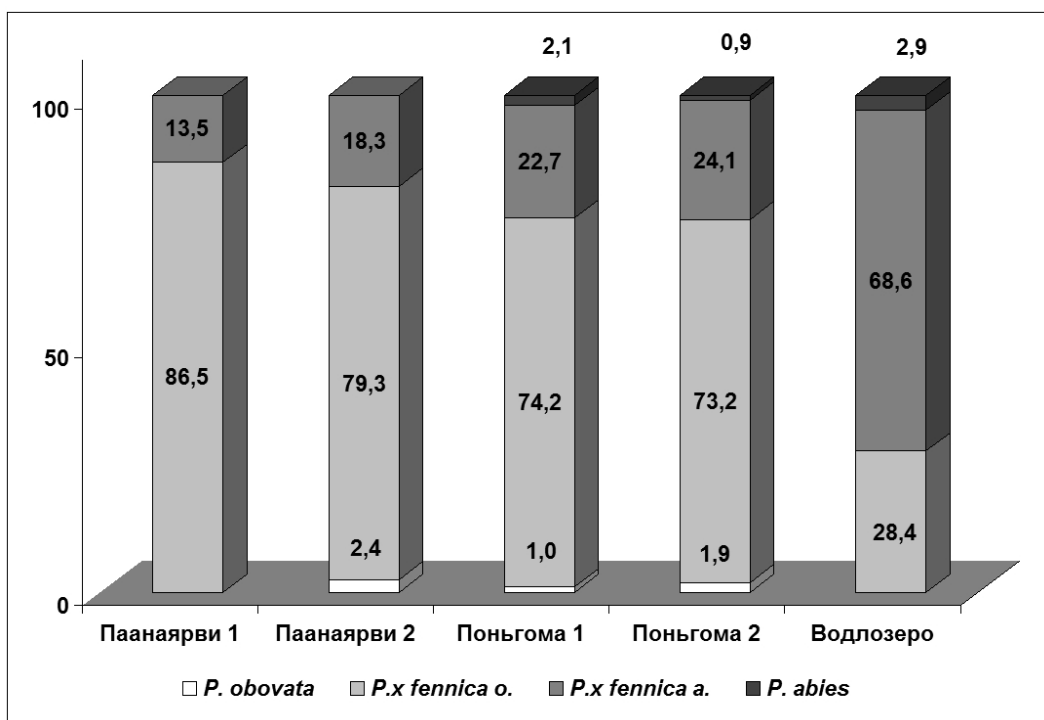


Рис. 3. Формовая структура популяции ели финской по типу семенных чешуй в сравнении с популяцией из НП «Водлозерский»

В сравнении, в малонарушенной популяции из средней подзоны тайги (НП «Водлозерский»), уже доминируют гибриды, близкие к ели европейской (69 %). Следовательно, малонарушенные северокарельские популяции можно отнести к ели гибридной или финской, близкой к ели сибирской. Влияние ели европейской минимально и возрастает от паанаярвских ельников к прибеломорским и далее к водлозерским, что не противоречит обнаруженной ранее закономерности [Бакшаева, 1966; Щербакова, 1975; Ильинов, 1998].

Представляется важным рассмотреть, каким образом характеризуются исследованные популяции ели финской с точки зрения ее разнообразия на внутривидовом уровне по всему комплексу рассмотренных количественных признаков. С этой целью для каждой популяции были определены обобщенные коэффициенты вариации $C_{\text{воб}}$. Оказалось, что паанаярвские ельники близки по этому показателю (рис. 4) и характеризуются минимальным уровнем фенотипического разнообразия (4,7 %). Сравнительно большими значениями интегрального показателя отличаются прибеломорские популяции, особенно Поньгома 1 ($C_{\text{воб}} = 5,9$ %), оказавшаяся близкой по этому показателю с популяцией из НП «Водлозерский».

Ранее с помощью обобщенного коэффициента вариации были изучены популяции ели финской в Карелии и смежных регионах [Ильинов, 1998; Ильинов и др., 2006]. Минимальные значения показателя были выявлены для мурманских популяций ели ($C_{\text{воб}} = 2,5$ %), а также для кестеньгской популяции ($C_{\text{воб}} = 4,4$ %), на-

ходящейся в непосредственной близости от НП «Паанаярви». В то же время максимальными значениями характеризовались калевальская (Карелия, северная подзона тайги) и подпорожская (Ленинградская обл., южная подзона тайги) популяции – $C_{\text{воб}} = 9,3$ и $9,4$ % соответственно. Таким образом, не было обнаружено какой-либо закономерности в изменении уровня индивидуального варьирования по комплексу количественных признаков у ели финской со сменой районов обитания. По мнению М. А. Khalil [1974], интегральный показатель $C_{\text{воб}}$ отражает в определенной степени условия местообитания (особенности микрорельефа, микроклимата, почвы и т. п.). В нашем случае несомненный вклад в общий уровень фенотипического разнообразия вносят процессы интрогрессивной гибридизации.

Таким образом, анализ фенотипической изменчивости северных малонарушенных популяций ели финской позволил выявить определенную тенденцию – усиление влияния ели европейской от паанаярвских ельников к прибеломорским. В этом же направлении (с северо-запада на юго-восток) зафиксировано повышение уровня формового разнообразия по габитуальным признакам. Обнаруженные особенности фенотипического разнообразия ели указывают на существенную роль процессов интрогрессивной гибридизации в дифференциации на фенотипическом уровне исследованных малонарушенных популяций ели финской.

Генетическое разнообразие малонарушенных популяций ели. Анализ генетической структуры показал (табл. 4), что оба использованных

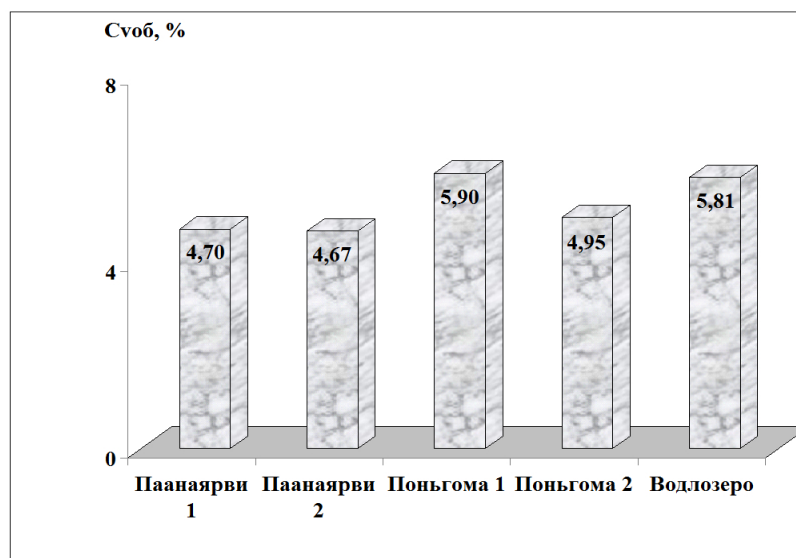


Рис. 4. Уровень фенотипического разнообразия по обобщенному коэффициенту вариации $C_{\text{воб}}$ популяций ели финской в сравнении с популяцией из НП «Водлозерский»

микросателлитных локуса, UAPsTG25 и EATC2C06, оказались полиморфны только в паанаярвских ценопопуляциях ели финской. Для каждого из них обнаружено по 6 аллелей. В то же время прибаломорские ценопопуляции характеризовались меньшим аллельным разнообразием – по локусу UAPsTG25 они оказались мономорфными, а Поньгома 1 – и по локусу EATC2C06. Как в паанаярвских, так и в прибаломорских ельниках большинство генотипов представлено гомозиготами по одному основному аллелю: 104/104 и 139/139 по локусу UAPsTG25 и EATC2C06 соответственно. В то же время в одной прибаломорской и трех паанаярвских ценопопуляциях выявлены уникальные аллели (см. табл. 4).

Результаты анализа генетического разнообразия малонарушенных популяций ели финской представлены в табл. 5. Практически по

всем параметрам генетической изменчивости паанаярвские популяции превосходят прибаломорские. Особенно высоким уровнем генетического разнообразия отличается популяция, расположенная на горе Кивакка на границе леса и тундры (Кивакка 1). Напротив, немногочисленная группа низкорослых деревьев, произрастающих на вершине горы Кивакка в горной тундре на высоте 400–450 м н. у. м. (Кивакка 2), характеризуется минимальными для паанаярвских ельников показателями генетической изменчивости, что можно объяснить крайне суровыми, экстремальными даже для самого холодного климатического района Карелии условиями произрастания, когда выживают лишь единичные экземпляры. Из прибаломорских популяций наибольшим уровнем генетической изменчивости характеризуется Поньгома 1.

Таблица 4. Генетическая структура малонарушенных популяций ели финской, выраженная в частотах аллелей микросателлитных локусов UAPsTG25 и EATC2C06

Аллели	Популяции						
	Паанаярви 1	Паанаярви 2	Кивакка 1	Кивакка 2	Поньгома 1	Поньгома 2	Пежостров
UAPsTG25							
n	30	31	29	10	30	30	30
100*	0,050	0,016					
104	0,950	0,952	0,845	0,900	1,000	1,000	1,000
110				0,050			
112			0,017				
114		0,016	0,138	0,050			
116		0,016					
EATC2C06							
n	30	31	29	10	30	30	30
136	0,133	0,065	0,138		0,117		0,017
139	0,733	0,839	0,724	0,950	0,800	1,000	0,933
151							0,017
154			0,034	0,050	0,017		0,033
157	0,133	0,081	0,103		0,067		
160		0,016					

Примечание. n – количество проанализированных генотипов; * аллели обозначены по длине фрагмента ДНК.

Таблица 5. Уровень генетического разнообразия в популяциях ели финской в Карелии, выявленный с помощью микросателлитных локусов UAPsTG25 и EATC2C06

Популяции	Кол-во генотипов	Среднее число аллелей на локус, (A)	Эффективное число аллелей (n_e)	Число уникальных аллелей	Полиморфность (P), %	Гетерозиготность	
						ожидаемая (H_e)	наблюдаемая (H_o)
НП «Паанаярви»							
Паанаярви 1	30	2,5±0,5	1,42±0,32	–	100	0,26±0,17	0,28±0,17
Паанаярви 2	31	4,0±0,1	1,25±0,15	2	100	0,19±0,10	0,18±0,10
Кивакка 1	29	3,5±0,5	1,58±0,22	1	100	0,36±0,09	0,24±0,09
Кивакка 2	10	2,5±0,5	1,17±0,06	1	100	0,14±0,05	0,15±0,05
Прибаломорье							
Поньгома 1	30	2,5±1,5	1,26±0,26	–	50	0,17±0,17	0,15±0,15
Поньгома 2	30	1,0±0,0	1,00±0,01	–	0	–	–
Пежостров	30	2,5±1,5	1,07±0,07	1	50	0,06±0,06	0,07±0,06

Ранее при изучении двух ценопопуляций ели финской из НП «Водлозерский» с помощью изоферментного анализа нами было обнаружено, что лучшим условиям произрастания соответствует более высокий уровень аллозимного внут-

рипопуляционного разнообразия. С. Н. Велисевич с соавт. [2008] на основе анализа изоферментов сосны кедровой сибирской в Томской обл. выявили снижение уровня гетерозиготности в популяциях при ухудшении почвенно-

гидрологических условий. В. А. Путенихин с соавт. [2005], изучая с помощью аллозимного анализа генетическую структуру популяций ели сибирской на Южном Урале, связали снижение уровня внутривидовой генетической изменчивости в направлении от горных к равнинным популяциям с усилением процессов интрогрессивной гибридизации, сопровождающимся возрастанием влияния ели европейской.

Таким образом, различия в уровне генетического разнообразия паанаярвских и прибалтийских ценопопуляций можно объяснить как особенностями условий произрастания в исследованной части ареала ели финской, так и различным соотношением микроэволюционных процессов в популяциях, среди которых, несомненно, одно из главных мест принадлежит интрогрессивной гибридизации. В целом уровень генетического разнообразия в исследованных популяциях ели финской, выраженный показателями гетерозиготности H_e и H_o , оказался достаточно высоким и сравнимым с таковыми, выявленными по изоферментным локусам для других популяций *P. x fennica*

[Потенко и др., 1993], а также других видов хвойных, в том числе и елей [Nevo et al., 1984; Алтухов и др., 1989].

Представляет интерес анализ подразделенности – изучение структуры всей генетической изменчивости, выявленной для северокарельских популяций. Результаты анализа AMOVA представлены в табл. 6. На долю индивидуальной (между отдельными генотипами) изменчивости приходится наибольшая доля (более 89 %). Интересно, что примерно одинаковыми оказались доли экологической (различия между пробами в регионах) и географической (различия между районами исследования) составляющих общей генетической изменчивости. Таким образом, уровень генетической дифференциации между исследованными малонарушенными северокарельскими популяциями оказался невысоким, большая часть выявленного генетического разнообразия приходится на внутривидовую составляющую, что свидетельствует о генетической близости популяций и характерно для популяций большинства хвойных видов таежной зоны.

Таблица 6. Результаты AMOVA (Analysis of Molecular Variance) анализа общего генетического разнообразия в северокарельских малонарушенных популяциях ели финской

Источник разнообразия	Число степеней свободы df	Сумма квадратов отклонений SSD	Среднее квадр. откл. MSD=SSD/df	Доля в общей дисперсии, абс. значения	Доля в общей дисперсии в %
Между регионами (географическая изменчивость)	1	3,273	3,273	0,023	5,3
Между популяциями (экологическая изменчивость)	5	5,112	1,022	0,024	5,4
Внутри популяций (индивидуальная изменчивость)	183	71,825	0,392	0,392	89,3
Общая генетическая изменчивость	189	80,211		0,439	100,0

Уровень межпопуляционной генетической дифференциации количественно оценивали с помощью вычисления генетических дистанций N_{ei} [Nei, 1975]. Более наглядно результаты этих вычислений можно представить в виде дендрограммы сходства, построенной на основе матрицы расстояний с помощью метода UPGMA. На дендрограмме (рис. 5) выделяется Кивакка 1 наибольшей обособленностью от остальных северокарельских популяций. Представляет интерес генетическая близость между популяциями Паанаярви 2 и Поньгома 1, а также пробы Кивакка 2 с прибалтийскими популяциями. За этим исключением, выявленная популяционная структура не противоречит географическому расположению северокарельских малонарушенных популяций ели финской. Обособленность популяции Кивакка 1 объясняется, вероятно, ее положением на границе леса и тундры. Согласно существующим данным относительно соответствия генетического

расстояния внутривидовому статусу [Алтухов и др., 1989], значения дистанций N_{ei} до 0,007 соответствуют генетическому расстоянию между субпопуляциями, от 0,008 до 0,013 – между локальными популяциями. Таким образом, выборки из НП «Паанаярви» и Прибалтийского соответствуют субпопуляциям, входящим в состав двух локальных популяций – паанаярвской и прибалтийской. Отсутствие изоляционных барьеров с другими паанаярвскими субпопуляциями не позволяет отнести Кивакка 1 к отдельной локальной популяции, несмотря на ее генетическую обособленность.

Заключение

Своеобразие популяционной структуры ели финской в исследованной части ареала может быть следствием ряда факторов, среди которых, несомненно, главную роль играют процессы интрогрессивной гибридизации ели

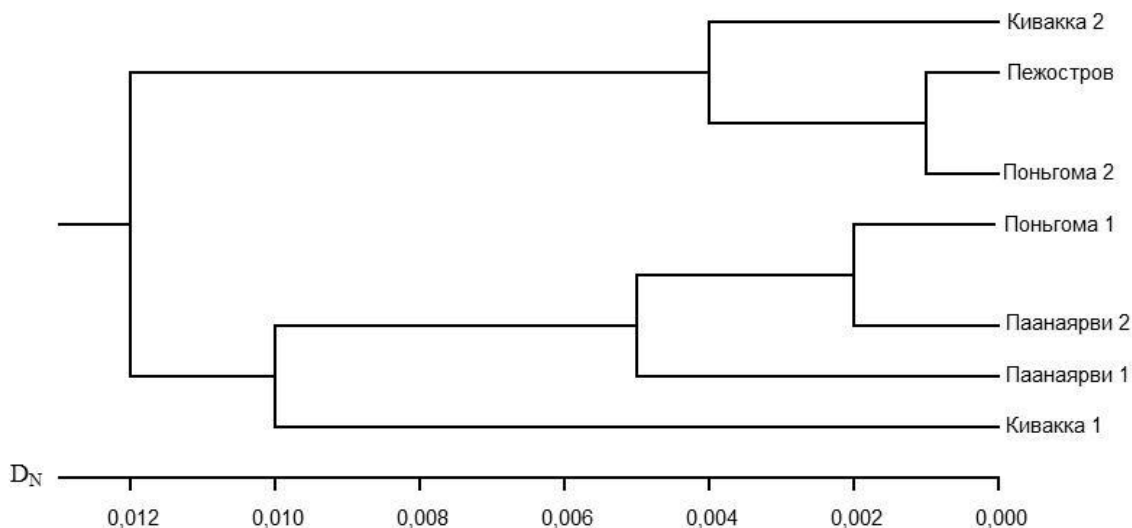


Рис. 5. Дендрограмма сходства северокарельских популяций ели финской по генетическим расстояниям Неи (D_N)

сибирской и ели европейской. Для более обоснованных выводов необходимы дальнейшие исследования с привлечением большего количества микросателлитных локусов. Однако несмотря на то, что в работе были использованы только два полиморфных микросателлитных праймера, они позволили выявить особенности генетической структуры, обнаружить неоднородность внутривидового генетического разнообразия изученных популяций ели финской, оценить степень их дифференциации. Следовательно, микросателлитные локусы могут с успехом применяться в изучении внутривидового разнообразия лесных древесных видов, в том числе и ели европейской, включая ее гибриды с елью сибирской.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

- Алтухов Ю. П., Крутовский К. В., Духарев В. А. и др. Биохимическая генетика популяций лесных древесных растений // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Материалы Международ. симп. Воронеж, 1989. С. 16–24.
- Бакшаева В. И. Изменчивость и формовое разнообразие ели в Карелии: автореф. дис. ...канд. Петрозаводск, 1966. 22 с.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
- Велисевич С. Н., Петрова Е. А., Бендер О. Г., Зотикова А. П. Формирование структуры популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в заболоченных экотопах юга Томской области // Вестник Томск. гос. ун-в. Биология. 2008. № 1 (2). С. 13–22.
- Виликайнен М. И. Еловые леса Карело-Финской ССР и характеристика их флористического состава: автореф. дис. ...канд. Петрозаводск, 1953. 22 с.
- Громцев А. Н. Ландшафтные эталоны коренных лесов // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 55–60.
- Животовский Л. А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журнал общей биологии. 1980. Т. ХLI. № 2. С. 177–191.
- Ильинов А. А. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура ели финской *Picea. x ferrica* (Regel) Ком. в Карелии: автореф. дис. ...канд. Петрозаводск, 1998. 25 с.
- Ильинов А. А., Политов Д. В., Исаева Л. В. Фенотипическая и генетическая структура популяций ели финской в условиях промышленного загрязнения в Мурманской обл. // Матер. Междунар. конф. «Соврем. эколог. пробл. Севера». Апатиты, 2006. С. 123–128.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1999. 316 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
- Потенко В. В., Ильинов А. А., Гончаренко Г. Г. Изучение генетической дифференциации популяций ели в Карелии с использованием метода изоферментного анализа // Селекция и семеноводство в Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. С. 66–76.
- Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 180 с.
- Путенихин В. П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда). Уфа: УНЦ РАН, 1993. 195 с.
- Путенихин В. П., Шигапов З. Х., Фарукшина Г. Г. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). Ботанический сад-институт Уфимского НЦ РАН. М.: Наука, 2005. 180 с.
- ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. Порядок рассмотрения

и утверждения возрастов рубок главного пользования лесом. Приказ Рослесхоза от 28.05.93 № 134.

Щербакова М. А. Генэкологические особенности ели в северо-западной части ее ареала // Вопр. лесовед. и лесоводства в Карелии. Петрозаводск, 1975. С. 154–177.

Hodgetts R. B., Aleksyuk M. A., Brown A. et al. Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species // Theor. Appl. Genet. 2001. Vol. 102. P. 1252–1258.

Khalil M. A. Genetics of cone morphology in white spruce (*Picea glauca*) // Can. J. Bot. 1974. V. 52, N 1. P. 15–21.

Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: Holland Press, 1975. 278 p.

Nevo E., Beilis A., Ben-Shlomo R. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates // Evolutionary Dynamics of Genetic Diversity. Springer, 1984. P. 13–213.

Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Molecular Ecology Notes. 2006. N 6. P. 288–295.

Scotti I., Magni F., Pagila G. P., Morgante M. Trinucleotide microsatellites in Norway spruce (*Picea abies*): their features and development of molecular markers // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 106. P. 40–50.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ильинов Алексей Алексеевич

научный сотрудник, к. с.-х. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ialexa33@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

Раевский Борис Владимирович

старший научный сотрудник, к. с.-х. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: raevski@drevlanka.ru
тел.: (8142) 768160

Рудковская Оксана Алексеевна

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

Топчиева Людмила Владимировна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: topchieva67@mail.ru
тел.: (8142) 571879

Ilyinov, Alexey

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: ialexa33@yandex.ru
tel.: (8142) 768160

Raevskiy, Boris

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

Rudkovskaya, Oksana

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

Topchieva, Lyudmila

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: topchieva67@mail.ru
tel.: (8142) 571879

УДК 574.3; 630

ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ ОТ ГРОЗ КАК ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ СВЕТЛОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ БАСЕЙНА РЕКИ СОЯНА НА БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОМ ПЛАТО

П. С. БУРЛАКОВ, К. А. ХМАРА

Институт экологических проблем Севера УрО РАН

Лесные пожары являются важнейшим эколого-эволюционным фактором развития и устойчивого существования светлохвойных видов. На примере центральной части Беломорско-Кулойского плато показано, что возникновение лесных пожаров от молний связано с аномалиями магнитного поля и неоднородностью геологического строения этой территории, а также соотношением сухих типов местообитаний. Более 50 % лесных пожаров от молний, зарегистрированных на Беломорско-Кулойском плато, приурочены к Мегра-Кепинской зоне разломов субмеридионального простирания. Подобные исследования отражают межгеосферные связи в системе литосфера-атмосфера-биосфера.

Ключевые слова: светлохвойные леса, лесные пожары от гроз, тектонические нарушения, аномалии повышенного магнитного поля.

P. S. Burlakov, K. A. Khmara. LIGHTNING IGNITED FOREST FIRES AS A GEOECOLOGICAL FACTOR INFLUENCING THE STABILITY OF LIGHT CONIFEROUS FORESTS OF THE SOYANA RIVER BASIN ON BELOMORSKO-KULOYSKOE PLATEAU

Forest fires are a major ecological and evolutionary factor, influencing the development and stable existence of light coniferous forests. It is demonstrated that in the central part of Belomorsko-Kuloyskoe plateau the main cause of forest fires is lightning strikes that are connected with magnetic field anomalies, tectonic faults and dry conditions in habitats. The central (Megra-Kepinskaya) system of faults is the location of more than 50 % of lightning ignited forest fires recorded on Belomorsko-Kuloyskoe plateau. Such studies reveal interactions between lithosphere, atmosphere and biosphere.

Key words: light coniferous forests, lightning ignited forest fires, tectonic faults, anomalies of magnetic field.

В циркумбореальной зоне северного полушария лесные пожары являются важнейшим механизмом формирования бореальных экосистем, который контролирует их динамику и продуктивность. Масштаб этого явления сопоставим с антропогенной трансформацией бореальных лесов. Наиболее важной особенностью

пирогенных трансформаций является специфичный ход постпирогенных сукцессионных процессов, приводящих, как правило, к формированию и длительному существованию светлохвойных лесов. Еще в начале XX в. исследователи отмечали, что «пожары являются частью программы природы, выполнение которой

обеспечивает сохранение сосны, как растительного вида на земле» [Ткаченко, 1911] и «сосна сохранила свои позиции на севере только благодаря пожарам. В противном случае ель вытеснила бы сосну уже несколько тысячелетий назад» [Сукачев, 1938].

Настоящая работа посвящена комплексному анализу данных о размещении светлехвойных лесов, распространении лесных пожаров от гроз и причин высокой грозовой пожароопасности на Беломорско-Кулойском плато. Комплексное использование геолого-геоморфологических и лесоводственных материалов, а также данных по распространению пожаров и лесохозяйственного освоения позволяет наиболее полно оценить динамику светлехвойных лесов при региональных исследованиях.

В качестве района исследований выбрана центральная часть Беломорско-Кулойского плато, площадью около 2 500 км² (рис. 1). Выбор данного ключевого участка объясняется наибольшей концентрацией светлехвойных лесов в пределах Беломорско-Кулойского плато. Помимо этого центральная часть плато является практически не освоенной территорией, с высокой долей малонарушенных лесов. Большая часть рассматриваемой территории относится к Соянскому государственному природному биологическому заказнику регионального значения. Все рассматриваемые насаждения имеют естественное происхождение (за исключением незначительной площади лесных культур, которые созданы на гарях в верховьях р. Сояны).



Рис. 1. Схема района исследований:

1 – площадь наибольшей концентрации светлехвойных формаций, 2 – границы ООПТ: А – Соянский заказник, Б – Пинежский заповедник

Район исследований представлен сочетанием озерно-ледниковых и водно-ледниковых, преимущественно песчаных ландшафтов, участков плато на палеозойских осадочных карбонатных породах с маломощным и прерывистым чехлом четвертичных отложений с высотами н. у. м. 80–217 м. Для территории также характерны участки с холмисто-моренным рельефом [Атлас, 1976].

Материалы и методы

При анализе распространения пожаров от гроз использовалась Ведомость лесных пожаров Агентства лесного хозяйства по Архангельской области и НАО за период 2005–2009 гг. В анализ включены 25 лесных пожаров от молний, которые произошли на Беломорско-Кулойском плато. Участки наибольшей концентрации пожаров от гроз мы объединяли в кластеры. При комплексной характеристике светлохвойных древостоев использовались материалы Архангельской лесоустроительной экспедиции, опубликованные в работе [Отчет..., 2007]. Для анализа геолого-геофизической обстановки использовались следующие материалы: Карта магнитного поля и тектонических нарушений (М 1 : 1000 000) [Кутинов, Чистова, 2004], Структурная карта поверхности кристаллического фундамента Мезенской синеклизы (М 1 : 1000 000, 2004), Геолого-структурная карта Зимнебережного алмазоносного района (М 1 : 500 000, 2003), Схема районирования Зимнебережного алмазоносного района (М 1 : 1000 000) [Головин, 2004]. Привязка и сопоставление материалов, а также анализ конфигурации контуров проводился в Гис-среде MapInfo 8.5.

Результаты и обсуждение

Распространение светлохвойных лесов и их структура. Наибольшие площади светлохвойных лесов на Беломорско-Кулойском плато расположены в бассейне р. Сояна. Впервые светлохвойные леса в центральной части плато описал А. М. Леонтьев (начальник Беломорско-Кулойского отряда Северной геоботанической экспедиции) в 1932 г. [Леонтьев, 1937]. В ходе работ были отмечены многочисленные следы лесных пожаров, а также разновысотность светлохвойных насаждений, что подтверждает их послепожарное происхождение. Контуров этих лесных массивов встречаются в картографических материалах 50–70 гг. XX в. [Шиманюк, 1957; Атлас..., 1976].

В типологической структуре светлохвойных лесов преобладают лишайниковый, бруснич-

ный и черничный типы леса. Причем, удельный вес сосняков лишайниковых в верховьях р. Сояна и ее притоков достигает около 40 %. Отличительной особенностью сосновых древостоев является относительно равномерное присутствие всех возрастных групп: молодняков, средневозрастных и спелых насаждений. В возрастной структуре лиственничных древостоев доминирует группа в интервале от 180 до 280 лет (77 %). Моложе этой группы 10 % насаждений, старше – 13 %.

Широкое распространение молодняков и средневозрастных древостоев светлохвойной формации в бассейне р. Сояна не является следствием рубок, а в первую очередь связано с их послепожарным происхождением. Пирофитность светлохвойных видов к циклическим пирогенным воздействиям проявляется через ряд биолого-физиологических особенностей: высокой огнестойкости; высокой пожароустойчивости древостоев и способности успешно возобновляться на гарях.

Распространение лесных пожаров от молний. В бореальной зоне Северной Америки и Евразии (особенно в малонаселенных районах) молнии являются основными причинами возникновения лесных пожаров. Так, например, в бореальной зоне Северной Америки выгоревшая площадь вследствие пожаров от молний составила более 90 % в 90-х гг. XX в. от общего соотношения природных и антропогенных факторов образования лесных пожаров [Kasischke, Turetsky, 2006]. В северной части Канады за период 1959–1997 гг. причиной более 70 % наиболее крупных по площади (более 200 га) лесных пожаров являлись удары молний, а выгоревшая площадь составила 85 % [Stocks et al., 2002].

Для территории России отмечается, что в малонаселенных северных районах Сибири доля пожаров от молний может достигать 70–90 % [Иванов и др., 2004; Пономарев и др., 2006]. На Европейском Севере России возникает всего около 2 % пожаров от ударов молний [Вакуров, 1975], а в Архангельской области 7–8 % [Отчет..., 2007]. Средняя плотность грозовых пожаров на 100 тыс. га год⁻¹ в светлохвойных лесах Архангельской области (по данным Центральной базы авиационной охраны лесов СССР от пожаров за период 1981–1991 гг.) составляет около 1,8, что значительно выше чем в Скандинавии (в среднем 0,4–0,6), но меньше чем в Западной Сибири (4,5) [Санников, Санникова, 2009]. Увеличение данного показателя с запада на восток, а также в субмеридиональном направлении на Урале связано с нарушением зональности, которая приво-

дит к формированию более засушливого континентального климата. Помимо этого важное значение имеет соотношение влажных и сухих типов местообитаний. Существенный вклад в это соотношение вносят геологические (азональные) факторы: особенности рельефа и литологии пород.

В то же время, в отдельных районах Архангельской области молнии являются одной из главных причин пожаров. Так, на Беломорско-Кулойском плато до 68 %, а в бассейне среднего и нижнего течения р. Мезень до 73 % всех лесных пожаров возникает от ударов молний [Листов, Бородин, 1964; Отчет..., 2007]. Доля лесных пожаров от антропогенного фактора в центральной части плато минимальна, что связано с отсутствием населенных пунктов и дорожной сети в исследуемом районе.

Проведенный анализ данных о распространении лесных пожаров от гроз показал, в бассейне р. Сояна происходит более 50 % лесных пожаров от молний, зарегистрированных на Беломорско-Кулойском плато. Основными причинами высокой грозовой пирогильности этих районов являются аномалии геофизических полей, связанные с намагниченными образованиями поверхности фундамента, тектоническими разломами и нарушениями разного ранга и кимберлитовыми трубками. Так, в центральной части плато грозовые пирогенные кластеры приурочены к аномалиям повышенного магнитного поля, разломам и морфоструктурным узлам (рис. 2). Отдельно выделяется Мегра-Кепинская зона разломов субмеридионального простирания, которая представляет собой рифтовую долину, где зафиксировано

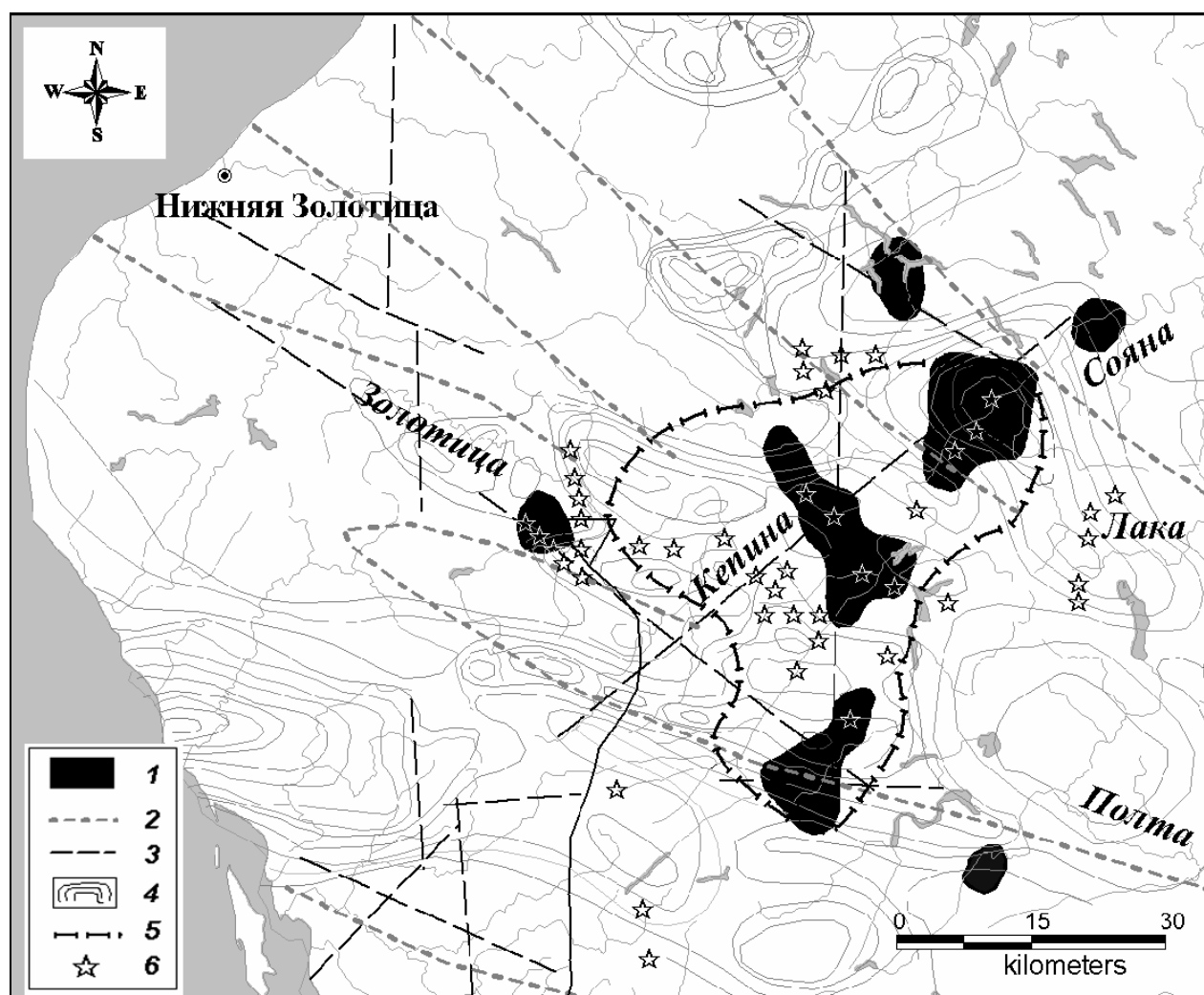


Рис. 2. Схема сопоставления материалов:

1 – участки концентрации лесных пожаров от молний (пирогенные кластеры), 2 – разломы кристаллического фундамента Мезенской синеклизы по: [Структурная карта..., 2004], 3 – глубинные разломы по: [Кутинов, Чистова, 2004], 4 – изолинии положительного магнитного поля по: [Кутинов, Чистова, 2004], 5 – контур Кепинского поля вулканического магматизма по: [Геолого-структурная карта..., 2003], 6 – магматические тела по: [Кутинов, Чистова, 2004]

большинство пожаров от молний. Рассматриваемая территория также входит в состав Зимнебережного алмазоносного района, большая часть которой расположена в пределах Кепинского поля вулканического магматизма. Таким образом, центральная часть плато выделяется дезинтеграцией пород фундамента, пестрым сочетанием литологических комплексов осадочного чехла с широким диапазоном значений магнитной восприимчивости и слоев, представленных высоко- и низкоомными породами, а также проявлениями магматизма. Т. е. геологическое разнообразие данной территории находит свое отражение в аномалиях геофизических полей, которые выступают в качестве молниеприемников, обеспечивая повышенную грозовую активность и пожароопасность отдельных участков земной поверхности.

Эта же территория характеризуется широким распространением лиственничных и сосновых лесов, преимущественно на песчаных отложениях, особенности гигротопа которых способствуют развитию пожаров. Отдельно отметим, что наибольшие по площади древостои с преобладанием *Larix sibirica* Ledeb. сосредоточены на Беломорско-Кулойском плато (34,4 тыс. га, из них около 3,7 тыс. га чистых древостоев) [Торхов, Трубин, 2002]. В то же время установлено, что лиственница является самой молниеподобной сибирской породой (из 100 ударов молний в деревья на долю лиственницы приходится 45, при этом в 41 % случаев возникали пожары) [Иванов и др., 2004]. Если принять во внимание, что пирогенный фактор является важнейшим при формировании светлохвойных древостоев, то можно предположить длительное (в течение многих сотен лет) произрастание этих лесов без смены пород в центральной части плато.

Ранее сходные результаты по пространственной структуре грозовой активности и пожароопасности были получены для территории Карелии, Алтая, Западной и Средней Сибири, которые подтверждают положительную их связь с градиентом аномального магнитного поля Земли, тектоническими разломами и зонами повышенной электропроводности [Дмитриев и др., 2006; Соколов и др., 2008; Санников, Санникова, 2009].

В последнее время процесс смены пород под влиянием как естественных, так и антропогенных факторов привлекает широкое внимание исследователей, что связано, в первую очередь, с выявлением основных механизмов динамики таежных ландшафтов. Изменение климата (в первую очередь потепление) исследователи стали рассматривать как основной

триггерный механизм, который приводит к различным трансформациям в структуре растительного покрова в бореальных широтах. Так, например, в работе [Шварцман, Болотов, 2008] связывают увеличение доли еловых формаций с 57 до 73 % за период 1956–1979 гг. в Пинежском государственном заповеднике (юго-восточная часть Беломорско-Кулойского плато) с изменениями климата. Однако основной причиной сукцессионных смен, которые привели к сокращению светлохвойных лесов на этой территории, является отсутствие пожаров в последние десятилетия и выборочные рубки. Это положение подтверждается данными Д. Н. Сабурова [Сабуров, 1987] и В. Н. Мерзлого [Мерзлый, 1998], которые отмечают трансформацию лесных массивов пожарами конца XVIII в., середины XIX в., 1917–1921 гг., 1937 и 1961 гг. (в том числе и от ударов молний), а также преимущественно выборочными рубками в 1920–1930-е гг. и рубками главного пользования с 1960-х гг. до создания заповедника в 1974 г.

Заключение

В рамках современной геоэкологии вопросы пространственной структуры объектов и факторов их формирования являются наиболее сложными и дискуссионными. В данной работе показана роль геомагнитных полей и неоднородностей геологического строения, как участков земной поверхности, наиболее подверженных ударам молний. На Беломорско-Кулойском плато около 70 % лесных пожаров возникает от молний, более половины из которых приурочены к центральной части плато в бассейне р. Сояна. Эта же территория является площадью наибольшего развития светлохвойных лесов, разновозрастная структура которых отражает периодическое влияние пирогенных трансформаций. Предполагается устойчивое существование светлохвойных лесов в данном районе без смены пород в течение многих сотен лет. Таким образом, подобные явления отражают межгеосферные взаимодействия в системе литосфера – атмосфера – биосфера.

Литература

- Атлас Архангельской области. М.: ГУГК, 1976. 72 с.
- Вакуров А. Д. Лесные пожары на Севере. М.: Наука, 1975. 99 с.
- Головин Н. Н. Геологическое строение, минеральный состав и условия образования щелочно-ультраосновных пород Кепинской площади (Архан-

гельская алмазоносная провинция): автореф. дис. ...канд. геол.-мин. наук. М., 2004. 29 с.

Дмитриев А. Н., Шитов А. В., Кочеева Н. А., Кречетова С. Ю. Грозная активность Горного Алтая. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2006. 190 с.

Иванов В. А., Коршунов Н. А., Матвеев П. М. Пожары от молний в лесах Красноярского Приангарья. Красноярск: СибГТУ, 2004. 132 с.

Кутинов Ю. Г., Чистова З. Б. Иерархический ряд проявлений щелочно-ультраосновного магматизма Архангельской алмазаносной провинции. Их отражение в геолого-геофизических материалах. Архангельск: ОАО ИПП «Правда Севера», 2004. 281 с.

Леонтьев А. М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края // Тр. Бот. Ин. АН СССР, вып. 2. М.; Л., 1937. С. 81–222.

Листов А. А., Бородин Ю. С. Лесные пожары в Архангельской области // Лесное хозяйство. 1964. № 9. С. 56–60.

Мёрзлый В. Н. Леса Пинежского заповедника, их история и современное состояние // Итоговый отчет по теме: «Изучение динамики и структуры природных комплексов заповедников и формирование баз данных о состоянии природно-заповедного фонда на Севере Русской Равнины». Пинега, 1998. С. 66–76.

Отчет о выполнении научно-исследовательских работ по изучению природных комплексов Солянского государственного биологического заказника регионального значения. Архангельск, 2007. 110 с.

Пономарев Е. И., Иванов В. А., Коршунов Н. А. Спутниковые данные TOVS при решении задачи прогнозирования грозной пожарной опасности в лесу // География и природные ресурсы. 2006. № 1. С. 147–150.

Сабуров Д. Н. Результаты комплексного картографирования Пинежского заповедника // Флора Севера и растительные ресурсы Европейской части СССР (Тез. докл. науч. сессии, посвященной 50-летию издания книги И. А. Перфильева «Флора северного края»). Архангельск, 1987. С. 33–35.

Санников С. Н., Санникова Н. С. Эволюционные аспекты пирозологии светлостойких видов // Лесоведение. 2009. № 3. С. 3–10.

Соколов С. Я., Куликов В. С., Снегуров В. С., Снегуров А. В. Новый этап в изучении связи грозной активности с особенностями геологического строения территории Карелии // Связь поверхностных структур земной коры с глубинными. Материалы четырнадцатой Международной конференции. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2 часть, 2008. С. 208–211.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1938. 574 с.

Ткаченко М. Е. Леса Севера. «Труды по лесному опыльному делу в России», вып. XXV. П., 1911.

Торхов С. В., Трубин Д. В. Лиственница в лесах Архангельской области: состояние, динамика, использование // Лиственничные леса Архангельской области, их использование и воспроизводство: Материалы регионального рабочего совещания. Архангельск, 2002. С. 5–22.

Шварцман Ю. Г., Болотов И. Н. Пространственно-временная неоднородность таежного биота в области плейстоценовых материковых оледенений. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 302 с.

Шиманюк А. П. Естественное лесовозобновление на концентрированных вырубках в сосновых лесах таежной зоны Европейской части СССР и пути его улучшения // Сборник статей по результатам исследований в области лесного хозяйства и лесной промышленности в таежной зоне СССР. М.; Л., 1957. С. 2–39.

Цветков П. А. Исследование природы пожаров в северной тайге Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2006. № 2. С. 186–195.

Kasischke E. S., Turetsky M. R. Recent changes in the fire regime across the North American boreal region – Spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska, Geophys. Res. Lett., 33, L09703, doi: 10.1029/2006GL025677, 2006.

Stocks B. J., Mason J. A., Todd J. B. et al. Large forest fires in Canada, 1959–1997, J. Geophys. Res., 108(D1), 8149, doi: 10.1029/2001JD000484, 2002.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бурлаков Павел Сергеевич

младший научный сотрудник,
Институт экологических проблем Севера Уральского
отделения Российской академии наук, лаб. глубинного
геологического строения и динамики литосферы
ул. Наб. Сев. Двины, 23, Архангельск, Архангельская
область, Россия, 163000
эл. почта: asmat21@mail.ru
тел.: (8182) 211559

Хмара Константин Алексеевич

научный сотрудник, к. б. н.
Институт экологических проблем Севера Уральского
отделения Российской академии наук, лаб. глубинного
геологического строения и динамики литосферы
ул. Наб. Сев. Двины, 23, Архангельск, Архангельская
область, Россия, 163000
эл. почта: KAX1961@yandex.ru
тел.: (8182) 211559

Burlakov, Pavel

Institute for Ecological Problems in the North, Ural Branch,
Russian Academy of Science
23 Naberezhnaya Severnoy Dviny, 163000 Arkhangelsk,
Arkhangelsk Region, Russia
e-mail: asmat21@mail.ru
tel.: (8182) 211559

Khmara, Konstantin

Institute for Ecological Problems in the North, Ural Branch,
Russian Academy of Science
23 Naberezhnaya Severnoy Dviny, 163000 Arkhangelsk,
Arkhangelsk Region, Russia
e-mail: KAX1961@yandex.ru
tel.: (8182) 211559

УДК 595.423:57.063:574.2

ПОЧВООБИТАЮЩИЕ ПАНЦИРНЫЕ КЛЕЩИ (ACARIFORMES: ORIBATIDA) ТАЕЖНОЙ И ТУНДРОВОЙ ЗОН МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

И. В. ЗЕНКОВА¹, А. С. ЗАЙЦЕВ², Л. В. ЗАЛИШ³, А. А. ЛИСКОВАЯ¹

¹ Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

³ Институт почвоведения и агрохимии Сибирского отделения РАН

Обобщены литературные данные и результаты собственных исследований фауны почвообитающих панцирных клещей в почвах тундровой зоны и северотаежной подзоны в пределах Мурманской области. Список орибатид, населяющих естественные (равнинные и горные) и техногенно трансформированные почвы северотаежной подзоны, расширен до 216 видов, 100 родов, 47 семейств. В почвах тундровой зоны зафиксирован 101 вид из 56 родов, относящихся к 26 семействам. Общий региональный список почвообитающих панцирных клещей включает 250 видов из 103 родов, относящихся к 48 семействам.

Ключевые слова: панцирные клещи, таксономическое разнообразие, Мурманская область, тундра, северная тайга, техногенно нарушенные почвы.

I. V. Zenkova, A. S. Zaitsev, L. V. Zalish, A. A. Liskovaya. LIST OF ORIBATID MITES (ACARIFORMES: ORIBATIDA) IN TUNDRA AND NORTHERN TAIGA SOILS OF THE MURMANSK REGION

Data from the literature and results of own research on the oribatid mite fauna in soils of the tundra zone and the northern taiga subzone of the Murmansk Region are summarized in this paper. The list of oribatid mite species inhabiting the northern taiga subzone has been extended to 216 species belonging to 100 genera of 47 families. In tundra soils, 101 oribatid species belonging to 56 genera of 26 families have been recorded. The total regional list of soil-dwelling oribatids comprises 250 species from 103 genera belonging to 48 families.

Key words: oribatid mites, taxonomic diversity, Murmansk region, tundra, northern taiga, industrially disturbed soils.

Введение

Панцирные клещи или орибатиды (Acariformes: Oribatida) – одна из наиболее разнообразных и широко распространенных групп почвообитающих клещей. Высокая численность, значительное разнообразие видов и жизненных

форм, а также пищевая специализация определяют значительный вклад панцирных клещей в процессы биотрансформации органического вещества, особенно в лесных почвах бореальной зоны. Приуроченность большинства видов к определенным почвенным горизонтам позволяет использовать этих микроартропод для инди-

кации антропогенных воздействий на почвенный покров, датирования возраста торфов и погребенных почв [Криволуцкий и др., 1990; Криволуцкий, 1994; Мордкович и др., 2003; Рябинин, Паньков, 2009].

Мировая фауна орибатид насчитывает около 11 тысяч видов. Они объединены в 45 надсемейств, 181 семейство, 1 619 родов. Большинство видов (3 620) обитает в Палеарктике, в том числе более 2000 – в Европе [Schatz, 2004; Subias, 2008]. В фауне России известно около 1 300 видов, почти половина из них (601 вид из 85 семейств) – на Дальнем Востоке [Криволуцкий и др., 1999; Рябинин, 2004]. В биогеоценозах европейской средней и северной тайги видовое разнообразие конкретных фаун панцирных клещей (т. е. в пределах ландшафта) оценивается в 150–200 видов, в тундровых экосистемах – в 50–100 видов. Фауна северных регионов России (Мурманская, Архангельская, Калининградская, Пермская, Ленинградская области, республики Карелия и Коми) насчитывает 150–200 видов орибатид при их наибольшем таксономическом разнообразии в таежных лесах республик Карелия и Коми [Криволуцкий и др., 1999, 2002; Мелехина, 1999, 2001; Ласкова, 2001; Сидорчук, 2009]. На территориях скандинавских стран и государств Балтии зарегистрировано от 200 до 300 видов орибатид [Mehl, 1979; Lundqvist, 1987; Niemi et al., 1997, 2000; Eitminavichute, 2003; Baranovska, 2007]. Для субарктической тундры европейской территории России в целом известно около 100 видов орибатид из 54 родов и 29 семейств [Мелехина, 2009]. Обеднение таксономического и экологического разнообразия клещей в широтном направлении объясняется малой мощностью и высокой кислотностью органогенных горизонтов, их длительным промерзанием (а в районах крайнего Севера – распространением вечной мерзлоты), сокращением сезона с положительными температурами воздуха [Криволуцкий и др., 1999; Зайцев, 2001; Zaitsev, Wolters, 2006]. Некоторые авторы связывают бедность фауны панцирных клещей Европейского Севера и отсутствие видов и семейств, характерных для более южных регионов, с последствиями последнего оледенения [Ласкова, 2001].

В Мурманской области фауна почвообитающих панцирных клещей детально исследована на побережье Баренцева моря (северная часть Кольского полуострова, тундровая зона), на Терском берегу Белого моря и беломорских островах Кандалакшского природного заповедника (южная часть Кольского полуострова, подзона северной тайги). Эти результаты полу-

чены благодаря многолетней работе, проводившейся на биологических станциях МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) и Мурманского морского биологического института (пос. Дальние Зеленцы) [Криволуцкий, 1966а, б; Панцирные клещи..., 1995; Криволуцкий и др., 1999], а также на территории Кандалакшского заповедника [Бызова и др., 1986]. Первоначально в тундровой зоне региона было выявлено 53 вида панцирных клещей, относящихся к 34 родам, 22 семействам; в почвах Терского берега – 94 вида из 54 родов, 31 семейства [Криволуцкий, 1966а, б]. Позднее эти списки были расширены до 79 и 188 видов соответственно [Панцирные клещи..., 1995; Криволуцкий и др., 1999]. Для беломорских островов Кандалакшского заповедника указывалось 112 видов из 75 родов, 39 семейств [Бызова и др., 1986]. Центральная часть Мурманской области, включающая широкий спектр природных и техногенно трансформированных биогеоценозов, а также горные экосистемы, остается практически не изученной в этом плане.

Цель настоящего сообщения – составление сводного списка видов почвообитающих панцирных клещей Мурманской области и краткая сравнительная характеристика сообществ орибатид естественных и антропогенно нарушенных биогеоценозов в пределах кольской тундры и северной тайги.

Материалы и методы

Источники данных о фауне панцирных клещей

Обобщены данные по видовому составу панцирных клещей из девяти районов Мурманской области. Подробная характеристика этих районов имеется в соответствующей литературе. Приводим данные об их географическом положении, а также источники материалов о фауне орибатид на рис. 1 и в табл. 1. Собственные почвенно-зоологические исследования выполнены в шести районах: 1, 2, 4–7.

Характеристика районов исследований

Районы 1–3 расположены на северном побережье Мурманской области (см. рис. 1) в пределах Териберского флористического района, включающего тундру и лесотундру [Раменская, 1983]. Благодаря течению Гольфстрим атмосферный воздух на Мурмане зимой на 6–8 °С теплее, а летом на 5–6 °С прохладнее по сравнению как с центральными районами Кольского полуострова, так и с европейской лесотундрой и северной тайгой. Среднегодовая

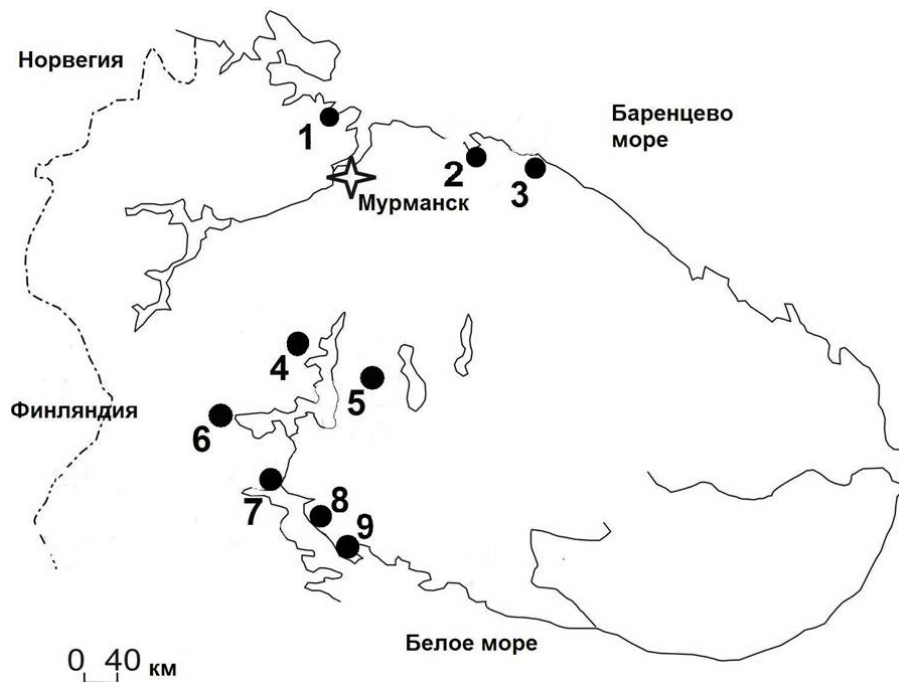


Рис. 1. Районы фаунистических исследований: 1 – пос. Видяево, горная лесотундра, 2 – пос. Териберка, горные тундра и лесотундра, 3 – пос. Дальние Зеленцы, зональная тундра, 4 – г. Мончегорск, северная тайга, импактная зона в 5 км от комбината «Североникель», 5 – Хибинский горный массив, 6 – пос. Уполокша, северная тайга, сосняки вороничные в 50 км от КАЗ, 7 – г. Канда-лакша, северная тайга, импактная зона в 2 км от КАЗ, 8 – Канда-лакшский заповедник, северная тайга, 9 – Терское побережье Белого моря, северная тайга, Беломорская биостанция МГУ

температура воздуха составляет $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$, годовая сумма осадков достигает 600–700 мм. Почвенный покров типичен для тундрово-лесотундровой подзоны: включает иллювиально-гумусовые подзолы, полугидроморфные торфяно-подзолы, гидроморфные торфяные почвы. Органогенные горизонты подзолов характеризуются высокой кислотностью (рН водной суспензии 3,7–3,9), торфяно-подзолы имеют нейтральную реакцию среды. Для всех типов почв характерно значительное содержание органического вещества, запасы которого оцениваются в 48–66 т/г, однако из-за невысоких значений микробной биомассы (0,3–0,7 т/га) тундровые почвы характеризуются низкой биогенностью [Евдокимова, Мозгова, 2001; Евдокимова и др., 2006]. Влияние Гольфстрима определяет отсутствие вечной мерзлоты на территории Мурманской области. Почвы региона, в том числе тундровой зоны, относятся к длительно (не менее 5 месяцев) сезонно промерзающим [Димо, 1972]. Максимальная продолжительность безморозного периода – 110–120 дней. Снежный покров держится около 180 дней, начиная с последней декады октября.

Остальные районы расположены в северо-таежной подзоне Мурманской области, но в разных климатических условиях.

Районы 4, 6, 7 являются частью центрального климатического района, приподнятого н. у. м. на 250–350 м, удаленного от морских побережий и имеющего более континентальный климат. Среднегодовая температура воздуха на этой территории отрицательная: $-0,6^{\circ}\text{C}$. Осадков за год выпадает меньше – около 400 мм. Продолжительность вегетационного периода достигает 130 дней. Устойчивый снежный покров со средней высотой 40–45 см наблюдается более 190 дней в году. Преобладают подзолы иллювиально-гумусовые со средней биогенностью. Запасы органического вещества оцениваются в 50–70 т/га, запасы микробной биомассы – 0,8–1,8 т/га.

Район 4 расположен в пятикилометровой зоне от комбината цветной металлургии «Североникель» (г. Мончегорск) и представляет собой «техногенную пустошь», возникшую в результате эмиссии в атмосферу тяжелых металлов и соединений серы. Растительностью покрыто лишь 20 % территории. Почва сильно эродирована, закислена до $\text{pH} \sim 3,5$ и по степени загрязнения никелем занимает положение между сильно- и среднетоксичной [Евдокимова и др., 2010].

Таблица 1. Районы исследования панцирных клещей на территории Мурманской области

№	Район	Координаты	Биоценозы, почвы	Автор
Тундрово-лесотундровая подзона				
1	Окрестности пос. Видяево	69°19' с. ш. 32°52' в. д.	Березняк лесотундровый кустарничково-лишайниковый на вершине скалы, 60 м н. у. м. Почвы: Al-Fe-гумусовые подзолы, торфяно-подзолы	Собственные данные
2	Окрестности пос. Териберка	69°10' с. ш. 35°08' в. д.	Горная тундра лишайниково-кустарничковая, горный березняк лесотундровый воронично-лишайниковый, 40–60 м н. у. м. Подзолы Al-Fe-гумусовые	Криволучский, 1966а, б; Криволучский и др., 1999
3	Окрестности пос. Дальние Зеленцы	69°07' с. ш. 36°03' в. д.	Тундра кустарничково-лишайниковая, 50–80 м н. у. м. Подзолы Al-Fe-гумусовые оторфованные	
Подзона северной тайги				
4	Зона в 5 км от комбината «Североникель», г. Мончегорск	67°56' с. ш. 32°54' в. д.	Техногенная пустошь. Подзолы Al-Fe-гумусовые оторфованные в состоянии техногенной деградации	Собственные данные
5		67°10' с. ш. 38°00' в. д.	Гора Ловчорр. Каменистая тундра с фрагментарным лишайниково-кустарничковым покровом	Сидорчук, 2002; устное сообщение
		67°10' с. ш. 33°12' в. д.	Правый берег реки Малая Белая, предгорная тайга	
		67°14' с. ш. 33°34' в. д.	Пойма реки Тульйок, предгорная тайга	Собственные данные
		67°38' с. ш. 33°39' в. д.	Гора Вудъяврчорр, северо-восточный склон, 393 м н. у. м. Субальпийский пояс березового криволеся. Подзол иллювиально-многогумусовый	
	Хибинский горный массив	67°38' с. ш. 33°39' в. д.	Гора Вудъяврчорр, северо-восточный склон, 434 н. у. м. Горная тундра кустарничковая. Почва скрытоподзолистая иллювиально-многогумусовая оторфованная	
		67°38' с. ш. 33°40' в. д.	Гора Вудъяврчорр, южный склон. Тундра ерниковая у подножья, 324 м н. у. м	
6	Пос. Уполокша в 50 км от КАЗ	67°33' с. ш. 31°54' в. д.	Сосняк вороничный. Подзолы Al-Fe-гумусовые на песчаной морене	Собственные данные
7	Импактная зона в 2 км от КАЗ, г. Кандалакша	67°09' с. ш. 32°24' в. д.	Сосняк вороничный. Подзолы Al-Fe-гумусовые в состоянии техногенной трансформации	Собственные данные
8	Кандалакшский заповедник, о-ва Северного Архипелага	66° с. ш. 33° в. д.	Сосновые, еловые, березовые леса, наскальная растительность, приморские луга, полоса галофитов. Почвы – подзолы, торфяно-подзолы	Бызова и др., 1986
9	Терский берег Белого моря	66°34' с. ш. 33°08' в. д.		Криволучский и др., 1999

Сосняк вороничниковый в 2 км от Кандалакшского алюминиевого завода (район 7) подвержен длительному воздействию воздушных выбросов фтора, соединений алюминия и железа и характеризуется разреженным, поврежденным древостоем. Из-за аккумуляции минеральных веществ в подстилке величина pH повышена до 5,8–6,5. Подстилка пропитана сажей, сильно мажется при растирании. Контролем по отношению к району 7 служил сосняк вороничниковый в 50 км от алюминиевого завода (район 6) с типичной для зональных подзолов величиной pH подстилки, равной 4,2 [Евдокимова и др., 2005].

Хибинский горный массив (район 5) характеризуются специфическим микроклиматом [Яковлев, 1960]. У подножья гор склоны испытывают термическое влияние равнин. С высотой усиливается воздействие верхних слоев воздуха, снижается температура, увеличивается скорость ветра, высота снежного покрова нарастает до 3–5 м. Зимний период продлевается на 8 дней с поднятием на 100 м. Градиент осадков (в среднем 80 мм на 100 м высоты) определяет повышение влажности воздуха, час-

тоты и интенсивности туманов и облачности. Сумма осадков за год достигает 1000 мм. Почвы Хибин подзолистого типа отличаются от зональных подзолов значительным накоплением гумуса и высокой аккумуляцией биогенных элементов [Манаков, Никонов, 1979].

В горах выражена высотная смена растительных поясов, соответствующая широтному зонированию территории Мурманской области: горно-таежный пояс на высоте 300–400 м переходит в субальпийский (горно-лесотундровый), на высоте 430–480 м сменяется альпийским (горно-тундровым) и выше 800 м – поясом арктических пустынь. Подробное описание растительности этих поясов приведено в работе И. В. Зенковой с соавт. [Зенкова и др., 2009]. Исследованы 4 местообитания: гора Вудъяврчорр (юго-западная часть Хибинского горного массива), гора Ловчорр (юго-восточная часть массива) и предгорные таежные районы на западе (правый берег реки Малая Белая) и востоке массива (пойма реки Тульйок).

Терское побережье и острова Кандалакшского заповедника на юге Кольского полу-

острова (районы 8 и 9 соответственно) подвержены охлаждающему влиянию Белого моря. По сравнению с северным побережьем весна и лето здесь холоднее и дождливее, осень более сухая и теплая, но с ранними заморозками. Зима значительно суровее и малоснежнее, с более сильными продолжительными ветрами. Многолетняя среднегодовая температура воздуха составляет + 0,2 °С, годовая сумма осадков – 350–450 мм. В составе почвенного покрова побережья наряду с иллювиально-гумусовыми подзолами широко представлены торфяно-болотные почвы, отличающиеся высокой биогенностью в результате значительных запасов органического вещества (до 160 т/га) и микробной биомассы (до 5 т/га). На побережье и островах Белого моря почвенно-зоологическими исследованиями были охвачены все основные растительные сообщества: сосняки кустарничково-зеленомошные и лишайниковые, ельники кустарничково-зеленомошные, березняки кустарничково-разнотравные, наскальные мохово-лишайниковые подушки, приморские луга злаково-разнотравные, сфагновые болота, полоса галофитов, орнитогенная растительность [Бызова и др., 1986]. Видовые списки панцирных клещей этих районов являются наиболее полными.

Отбор образцов и обработка полевого материала

Все определенные виды панцирных клещей были извлечены из почвенных образцов размером 25 × 25 см, отобранных на глубину органогенного горизонта 0–5 (9) см, а также из образцов с растительными остатками (лесная подстилка, листья березы, хвоя сосны), заложенными в органогенный горизонт в мешочках из нейлоновой сетки с диаметром отверстий 1×1 мм. Для выгонки беспозвоночных использовали метод электропрогрева с применением эклекторов Тулльгрена [Количественные методы., 1987]. Всего авторами собрано и обработано более 100 образцов, из которых было выгнано и определено около 19,4 тыс. экземпляров панцирных клещей.

Математическую обработку данных проводили в программе Excel. Сходство видового состава панцирных клещей в исследованных районах оценивали с помощью индекса общности Серенсена (Is). Для сравнительной оценки разнообразия видов и надвидовых таксонов использовали индекс видовой насыщенности, связывающий общее количество семейств, общее число видов и число одновидовых семейств.

Деление орибатид на экологические и фаунистические группы

Использовали трофическую классификацию, согласно которой в составе панцирных клещей выделяются группы макрофитофагов – потребителей отмершей растительности, микрофитофагов – потребителей микроскопических грибов, бактерий, водорослей, лишайников и группа неспециализированных форм или панфитофагов, питающихся как микробиотой и водорослями, так и мертвым органическим веществом [Shuester, 1956; Wallwork, 1983; Xavier, Haq, 2007].

Подразделение орибатид на жизненные формы проводили в соответствии с классификацией Д. А. Криволуцкого, в рамках которой выделяются обитатели поверхности почвы, обитатели мелких почвенных скважин, обитатели толщи подстилки, глубокопочвенные, неспециализированные и гидробионтные виды [Криволуцкий и др., 1990]. Типы ареалов панцирных клещей приведены в соответствии с системой Субиаса [Subias, 2008].

Результаты и обсуждение

Таксономическое и экологическое разнообразие панцирных клещей Мурманской области

В результате обобщения литературных данных и итогов собственных исследований зональных, горных и техногенно нарушенных почв список орибатид тундровой зоны Мурманской области насчитывает 101 вид, 56 родов, 24 семейства, а северотаежной подзоны – 216 видов, 100 родов, 47 семейств. Общий список почвообитающих панцирных клещей региона расширен до 250 видов, 103 родов, 48 семейств (табл. 2). Для сравнения укажем, что «прогнозное» видовое разнообразие конкретных фаун орибатид этого заполярного региона оценено в 100–200 видов [Криволуцкий и др., 1999; Зайцев, 2001].

В зоогеографическом отношении в Мурманской области преобладают виды с обширными ареалами – голаркты (52 % всех видов) и палеаркты (38); доля европейских видов и космополитов незначительна: 6 и 5 % соответственно. Сходное соотношение видов орибатид с указанными ареалами характерно для Европейского Севера России в целом: на долю голарктических видов приходится 56 %, палеарктических – 27, космополитов и полукосмополитов – 11, европейских видов – 4 % [Мелехина, 2009].

Таблица 2. Таксономическое разнообразие панцирных клещей Мурманской области

[illegible]

Семейство	Род	Вид
Suctobelbidae (Jacot 1938)	Multoppia (Hammer 1961)	<i>Multoppia</i> sp.: 8, 9
	Oppiella (Jacot 1937)	<i>O. maritima</i> (Willmann 1929): 8, 9 <i>O. nova</i> (Oudemans 1902): 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 <i>S. quadrimaculata</i> (Evans 1952): 8, 9
	Subiasella (Balogh 1983)	<i>Suctobelba</i> sp.: 3
	Suctobelba (Paoli 1908)	<i>S. acutidens</i> (Forsslund 1941): 3, 6, 7, 9 <i>S. alloenasuta</i> (Moritz 1971): 6 <i>S. baloghi</i> (Forsslund 1958): 6 <i>S. falcata</i> (Forsslund 19419): 6, 7, 9 <i>S. forsslundi</i> (Strenzke 1950): 6, 7, 9 <i>S. hammeri</i> (Krivolutsky 1966): 2, 6, 7, 9 <i>S. latirostris</i> (Strenzke 1950): 1, 7 <i>S. longirostris</i> (Forsslund 1941): 3 <i>S. palustris</i> (Forsslund 1953): 2, 3, 4, 6, 9 <i>S. perforata</i> (Strenzke 1950): 7, 9 <i>S. singularis</i> (Strenzke 1950): 6, 7 <i>S. subcornigera</i> (Forsslund 1941): 3, 9 <i>S. subtrigona</i> (Oudemans 1900): 6, 7 <i>S. tuberculata</i> (Strenzke 1950): 9
Autognetidae (Grandjean 1960)	Suctobelbella (Jacot 1937)	<i>A. longilamellata</i> (Michael 1885): 5, 8, 9 <i>A. parva</i> (Forsslund 1947): 7, 8, 9 <i>C. willmanni</i> (Dyrdowska 1929): 8 <i>C. traegardhi</i> (Forsslund 1947): 1, 2, 4, 6, 7, 8, 9
	Autogneta (Hull 1916)	<i>B. lanceolata</i> (Michael 1885): 8, 9 <i>M. alpestris</i> (Willmann 1929): 8, 9 <i>P. paolii</i> (Oudemans 1913): 8, 9 <i>H. thienemanni</i> (Strenzke 1943): 9
Thyrisomidae (Grandjean 1954)	Conchogneta (Grandjean 1963)	<i>L. ciliatus</i> (Schränk 1803): 3 <i>L. rugosus</i> (Sellnick 1923): 3, 9 <i>L. sphagni</i> (Michael 1884): 3, 9 <i>A. bilineatus</i> (Michael 1888): 8, 9 <i>A. dubinini</i> (Sitnikova 1975): 3, 9 <i>A. laponicus</i> (Dalenius 1963): 3 <i>A. lineatus</i> (Throell 1871): 8, 9 <i>A. maculatus</i> (Michael 1882): 5, 8, 9 <i>A. nidicola</i> (Sitnikova 1975): 8, 9 <i>A. nigrofemoratus</i> (L. Koch 1879): 8, 9 <i>Ameronothrus</i> sp.: 8 <i>C. cymba</i> (Nicolet 1855): 8, 9 <i>M. brevipes</i> (Michael 1888): 9 <i>M. gracilior</i> (Willmann 1931): 9 <i>S. perforatus</i> (Sitnikova 1975): 7, 8, 9 <i>S. sculptus</i> (Michael 1879): 8, 9 <i>P. capucinus</i> (Berlese 1908): 5 <i>E. acromios</i> (Hermann 1804): 2 <i>E. geminus</i> (Berlese 1916): 3 <i>E. occultus</i> (C.L. Koch 1836): 4, 6, 7, 9 <i>E. planicornis</i> (Schränk 1803): 3, 8, 9 <i>E. torulosus</i> (C.L. Koch 1836): 3, 5, 9 <i>E. ureaceus</i> (C.L. Koch 1840): 9 <i>E. auriticus</i> (C.L. Koch 1840): 5 <i>A. coleoprata</i> (Linneus 1758): 6, 7 <i>A. nitens</i> (Nicolet 1855): 8, 9 <i>P. punctata</i> (Nicolet 1855): 5, 8, 9 <i>T. latirostris</i> (C.L. Koch 1839): 8, 9 <i>O. berleseii</i> (Michael 1898): 5, 9 <i>O. calcarata</i> (C.L. Koch 1835): 9 <i>O. sexdentata</i> (Berlese 1916): 9 <i>G. lanceata</i> (Oudemans 1900): 3, 8, 9 <i>G. rossica</i> (Sellnick 1926): 3, 8, 9 <i>P. dorsalis</i> (C.L. Koch 1841): 6, 7 <i>P. nervosa</i> (Berlese 1914): 6, 8, 9 <i>P. willmanni</i> (Zachvatkin 1953): 8, 9 <i>P. tenuiclava</i> (Berlese 1908): 3, 9 <i>C. gracilis</i> (Michael 1884): 3, 9 <i>C. mediocris</i> (Berlese 1908): 9 <i>C. sellnicki</i> (Rajski 1958): 9 <i>C. thienemanni</i> (Willmann 1943): 2, 5, 8, 9 <i>Ceratozetella</i> sp.: 5 <i>D. humeralis</i> (Hermann 1804): 2, 9 <i>Diapterobates</i> sp.: 4 <i>E. edwardsi</i> (Nicolet 1855): 1, 3, 5, 7, 8, 9 <i>F. fuscipes</i> (C.L. Koch 1844): 8, 9 <i>L. incisellus</i> (Kramer 1897): 3, 8, 9 <i>M. mollicornus</i> (C.L. Koch 1839): 1, 3, 5, 8 <i>M. sellnicki</i> (Hammer 1952): 3
Hydrozetidae (Grandjean 1954)	Banksinoma (Oudemans 1900)	
Limnozetestidae (Grandjean 1954)	Montizetes (Kunst 1971)	
	Pantelozetes (Berlese 1908)	
	Hydrozetes (Berlese 1902)	
	Limnozetes (Hull 1916)	
Ameronothridae (Willmann 1931)	Ameronothrus (Berlese 1896)	
Cymbaeremaeidae (Sellnick 1928)	Cymbaeremaeus (Berlese 1896)	
Micreremidae (Grandjean 1954)	Micreremus (Berlese 1908)	
Scutoverticidae (Grandjean 1954)	Scutovertex (Michael 1879)	
Haplozetidae (Grandjean 1954)	Protoribates (Berlese 1908)	
Phenopelopidae (Petrunkevitch 1955)	Eupelops (Ewing 1917)	
Achipteriidae (Thor 1929)	Achipteria (Berles 1885)	
Tegoribatidae (Grandjean 1954)	Parachipteria (van der Hammen 1952)	
Oribatellidae (Jacot 1925)	Tegoribates (Ewing 1917)	
	Oribatella (Banks 1895)	
Galumnidae (Jacot 1925)	Galumna (von Heyden 1826)	
	Pergalumna (Grandjean 1936)	
Ceratozetidae (Jacot 1925)	Pilogalumna (Grandjean 1956)	
	Ceratozetes (Berlese 1908)	
	Ceratozetella (Shaldybina 1966)	
	Diapterobates (Grandjean 1936)	
	Edwardzetes (Berlese 1914)	
	Fuscozetes (Sellnick 1928)	
	Latilamellobates (Shaldybina 1971)	
	Melanozetes (Hull 1916)	

Семейство	Род	Вид
Chamobatidae (Thor 1938)	Sphaerozetes (Berlese 1885)	<i>S. arcticus</i> (Hammer 1952): 9
	Trichoribates (Berlese 1910)	<i>S. piriformis</i> (Nicolet 1855): 3, 9 <i>T. novus</i> (Sellnick 1928): 8 <i>T. oxypterus</i> (Berlese 1910): 8, 9 <i>T. trimaculatus</i> (C.L. Koch 1836): 3, 8, 9
	Chamobates (Hull 1916)	<i>Ch. birulai</i> (Kulczynski 1902): 3 <i>Ch. borealis</i> (Trägårdh 1902): 1, 4, 6, 7, 8, 9 <i>Ch. cuspidatiformis</i> (Trägårdh 1904): 3 <i>Ch. schuetzi</i> (Oudemans 1902): 2 <i>Ch. voigtsi</i> (Oudemans 1902): 8, 9
	Zachvatkinibates (Shaldybina 1973)	<i>Z. quadrivertex</i> (Halbert 1920): 8, 9
Mycobatidae (Grandjean 1954)	Mycobates (Hull 1916)	<i>M. tridactylus</i> (Willmann 1929): 2, 5
Punctoribatidae (Thor 1937)	Euzetes (Berlese 1908)	<i>E. seminulum</i> (Müller 1776): 9
Euzetidae (Grandjean 1954)	Neoribates (Berlese 1914)	<i>N. aurantiacus</i> (Oudemans 1914): 8 <i>N. roubali</i> (Berlese 1910): 8, 9
Parakalummidae (Grandjean 1936)	Protokalumma (Jacot 1929)	<i>Protokalumma</i> sp.: 9
Scheloribatidae (Grandjean 1953)	Scheloribates (Berlese 1908)	<i>S. laevigatus</i> (C.L. Koch 1835): 4, 7, 8, 9 <i>S. latipes</i> (C.L. Koch 1844): 8, 9 <i>S. pallidulus</i> (C.L. Koch 1841): 8, 9 <i>Scheloribates</i> sp.: 5
	Hemileius (Berlese 1916)	<i>H. initialis</i> (Berlese 1908): 1, 2, 5, 6, 7, 8, 9 <i>Hemileius</i> sp.: 5
	Liebstadia (Oudemans 1906)	<i>L. similis</i> (Michael 1888): 2, 3, 5, 8, 9 <i>L. pannonica</i> (Willmann 1951): 3
	Paraleius (Travé 1960)	<i>P. leontonychus</i> (Berlese 1910): 7
Oribatulidae (Thor 1929)	Oribatula (Berlese 1895)	<i>O. tibialis</i> (Nicolet 1855): 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9
	Zygoribatula (Berlese 1916)	<i>Z. exilis</i> (Nicolet 1855): 3, 5, 8, 9 <i>Z. undulata</i> (Berlese 1916): 8, 9
48 семейств	103 рода	250 видов, 1 подвид

Примечание. Обозначение районов 1–9 – как на рис. 1. В списке надсемейства, семейства и роды выстроены по Вайгманну [Weigmann, 2006], система семейства Oribidae дана по Субиасу [Subias, 2008].

В таксономическом плане основу региональной орибатофауны формируют высшие панцирные клещи (Brachypylina). Разнообразие низших орибатид (Macropylina) примерно в 2,5 раза ниже как на уровне видов, так надвидовых таксонов – родов и семейств.

Около 40 % видов региональной фауны орибатид представлены поверхностно обитающими формами, по 17 % приходится на обитателей толщи подстилки и почвенных скважин. Подобное соотношение жизненных форм соответствует «карликовости» почв Мурманской области: малой мощности подстилки и укороченному почвенному профилю.

Основываясь на том, что в зональных подзолах Кольского Севера в процессах биотрансформации органического вещества ведущую роль играет грибной компонент микробиоты по сравнению с бактериальным [Евдокимова, Мозгова, 2001], можно предположить, что среди орибатид преобладает трофическая группа микофагов. Однако 70 % видов региональной орибатофауны являются панфитофагами.

Сравнение фауны орибатид зональных типов почв

Наблюдаются зональные различия таксономического разнообразия панцирных клещей в пределах территории Мурманской области: в северотаежной подзоне количество видов и надвидовых таксонов в 2,5 раза больше по

сравнению с тундрой. Доля семейств, родов и видов орибатид в тундровых почвах составляет лишь 40–54 % от общего разнообразия региональной орибатофауны, а в северотаежных подзолах возрастает до 86–98 %, главным образом за счет лучшей представленности высших орибатид. Общими для Кольской тундры и тайги являются 60 видов из 30 семейств. Степень сходства комплексов панцирных клещей на видовом уровне ниже, чем на уровне семейств (Is равен 40 и 85 % соответственно), что отражает большую специализацию видов к условиям среды по сравнению с таксонами высших рангов.

Несколько обособлены в фаунистическом отношении сообщества панцирных клещей на побережье Баренцева моря в окрестностях населенных пунктов Видяево и Териберка (районы 1, 2). При экологической оценке территории предполагаемого строительства завода по сжижению газа Штокмановского газоконденсатного месторождения [Евдокимова и др., 2006] в почвах этих районов выявлены виды орибатид, новые для Кольской тундры. В районе 1 в подзолах лесотундровых под березняками воронично-лишайниковыми определено 15 видов, принадлежащих к 12 родам, 12 семействам. В горно-тундровых и лесотундровых подзолах в районе 2 выявлено 27 видов из 24 родов, 19 семейств (см. табл. 2). При общем доминировании *Tectocepheus velatus* – наиболее эврибиотного вида орибатид, найдено

несколько интересных экземпляров, чей таксономический статус еще требует уточнения. Предположительно, в этих районах возможно проникновение панцирных клещей, характерных для атлантического побережья Европы.

Треть всех семейств орибатид, в том числе 27 % среди Brachypylina и 35 % среди Macropylina, на территории Мурманской области представлены единственным видом клещей, при этом лишь одно семейство Eulohmanniidae является монотипическим в мировой фауне. Еще 30 % семейств включают по 2–3 вида. Доля наиболее многовидовых таксонов, на-

считывающих по 13–20 видов (Damaeidae, Brachychthoniidae, Oppiidae, Ceratozetidae, Suctobelbidae, Carabodidae), составляет лишь 12 %, при этом они объединяют 40 % видового состава региональной фауны орибатид. Перечисленные семейства формируют основу таксономического разнообразия панцирных клещей как в северотаежных, так и в тундровых почвах Мурманской области, однако в тундровой зоне число видов в каждом из них в 1,5–2,5 раза ниже. Разница в количестве видов для мало- и многовидовых семейств, объединяющих от 2 до 11 видов, достигает между зонами 4-х раз (рис. 2).

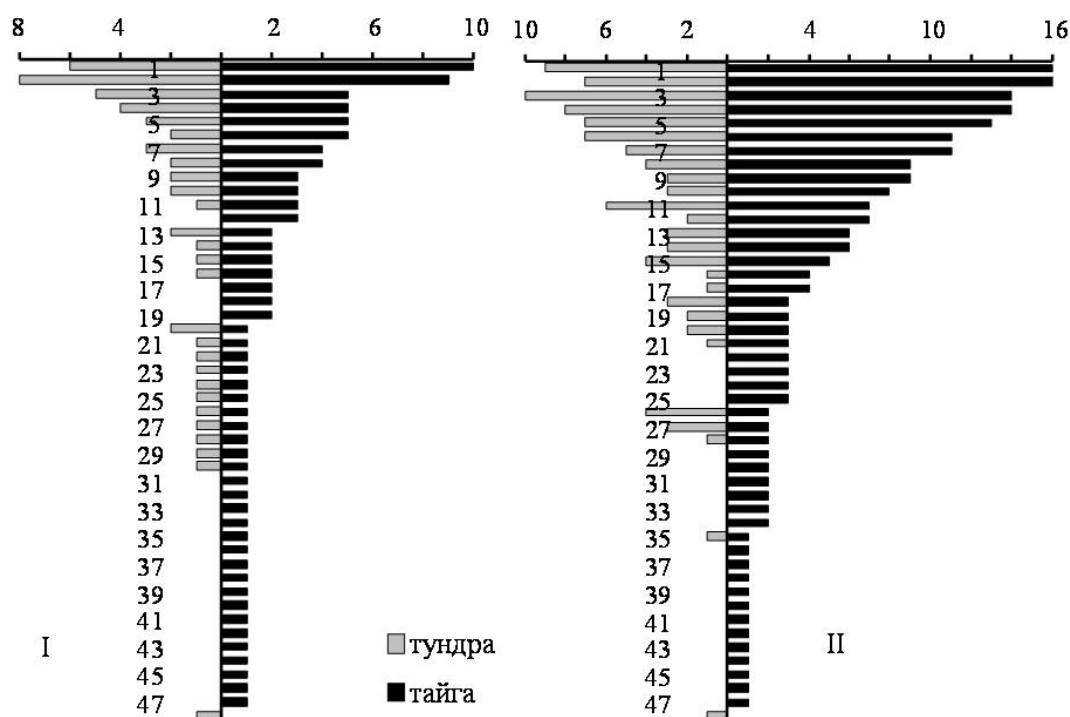


Рис. 2. Насыщенность семейств орибатид родами (I) и видами (II) в северотаежных и тундровых почвах Мурманской области:

Семейства: I. 1 – Oppiidae, 2 – Ceratozetidae, 3 – Damaeidae, 4 – Brachychthoniidae, 5 – Liacaridae, 6 – Euphthiracaridae, 7 – Camisiidae, 8 – Scheloribatidae, 9 – Galumnidae, 10 – Phthiracaridae, 11 – Astegistidae, 12 – Thyrisomidae, 13 – Oribatulidae, 14 – Autognetidae, 15 – Mycobatidae, 16 – Trhypochthoniidae, 17 – Achipteriidae, 18 – Parakalummidae, 19 – Malaconothridae, 20 – Suctobelbidae, 21 – Ameronothridae, 22 – Carabodidae, 23 – Chamobatidae, 24 – Hermanniidae, 25 – Limnozetestidae, 26 – Nanhermanniidae, 27 – Nothridae, 28 – Phenopelopidae, 29 – Quadropiidae, 30 – Tectocephidae, 31 – Cepheidae, 32 – Hypochthoniidae, 33 – Micreremidae, 34 – Hydrozetidae, 35 – Cymbaeremaeidae, 36 – Oribatellidae, 37 – Paleacaridae, 38 – Peloppiidae, 39 – Eniochthoniidae, 40 – Eremaeidae, 41 – Scutoverticidae, 42 – Eulohmanniidae, 43 – Tegoribatidae, 44 – Tenuialidae, 45 – Haplozetidae, 46 – Euzetidae, 47 – Parhypochthoniidae, 48 – Hermanniellidae

II. 1 – Ceratozetidae, 2 – Oppiidae, 3 – Brachychthoniidae, 4 – Damaeidae, 5 – Suctobelbidae, 6 – Carabodidae, 7 – Camisiidae, 8 – Liacaridae, 9 – Euphthiracaridae, 10 – Scheloribatidae, 11 – Phthiracaridae, 12 – Ameronothridae, 13 – Galumnidae, 14 – Nothridae, 15 – Phenopelopidae, 16 – Astegistidae, 17 – Autognetidae, 18 – Hermanniidae, 19 – Oribatulidae, 20 – Nanhermanniidae, 21 – Tectocephidae, 22 – Oribatellidae, 23 – Parakalummidae, 24 – Peloppiidae, 25 – Thyrisomidae, 26 – Chamobatidae, 27 – Limnozetestidae, 28 – Trhypochthoniidae, 29 – Malaconothridae, 30 – Micreremidae, 31 – Scutoverticidae, 32 – Eremaeidae, 33 – Achipteriidae, 34 – Mycobatidae, 35 – Quadropiidae, 36 – Haplozetidae, 37 – Eniochthoniidae, 38 – Eulohmanniidae, 39 – Euzetidae, 40 – Hydrozetidae, 41 – Hypochthoniidae, 42 – Paleacaridae, 43 – Cymbaeremaeidae, 44 – Tegoribatidae, 45 – Tenuialidae, 46 – Cepheidae, 47 – Parhypochthoniidae, 48 – Hermanniellidae

Соотношение одно-, мало- и многовидовых семейств орибатид в почвах обеих зон отражает перестройку структуры фауны орибатид с увеличением широты местности: снижение до-

ли одновидовых и многовидовых семейств и возрастание доли двух- и трехвидовых таксонов на фоне обеднения видового состава в каждой из трех категорий семейств (табл. 3).

Таблица 3. Соотношение одно-, мало- и многовидовых семейств панцирных клещей в почвах Мурманской области и Республики Карелия

Семейства	Республика Карелия, средняя тайга [Ласкова, 2001]		Мурманская область			
			Подзона северной тайги		Тундрово-лесотунд- ровая зона	
	Кол-во сем.	Доля, %	Кол-во сем.	Доля, %	Кол-во сем.	Доля, %
Одновидовые	16	33	13	28	6	23
Маловидовые (2–11 видов), в т.ч. 2–3 видовые	28	57	29	62	20	77
Многовидовые (13–20 видов)	15	31	17	36	9	35
	5	10	5	10	0	0
Всего семейств	49	100	47	100	26	100
					48	100

Тенденция уменьшения числа одновидовых семейств в широтном направлении еще более показательна при сравнении видовых списков орибатид Мурманской области и граничащей с ней с юга Республики Карелия, территория которой расположена в подзонах северной и средней тайги (61–66° с. ш.). В последний список панцирных клещей Карелии включено 207 видов [Ласкова, 2001], которые по используемой нами системе относятся к 49 семействам. На долю семейств орибатид, представленных в республике единственным видом, приходится 33 %. Семь из них (Liodidae, Gymnodamaeidae, Ctenobelbidae, Damaeolidae, Eremobelbidae, Gustaviidae, Zetomimidae) отсутствуют в Мурманской области.

Семейства панцирных клещей, многовидовые в почвах Мурманской области, преобладают по количеству видов в Карелии и являются наиболее богатыми в видовом отношении в мировой фауне. Общее число видов орибатид, населяющих почвы Кольского Заполярья, составляет лишь 19 % от видового разнообразия этих клещей в фауне России.

Фауна орибатид в почвах горных областей

Согласно устному сообщению Е. А. Сидорчук, в пределах Хибинского горного массива (район 5) обнаружено 33 вида панцирных клещей из 30 родов, 21 семейства (определено Д. А. Криволуцким). Из них в горно-таежном поясе западной части массива (пойма реки Малая Белая) встречено 23 вида из 16 семейств, в восточной части (пойма реки Тульйок) – 16 видов из 13 семейств. В каменистой тундре на западном склоне кара озера Ловчорр найдено 12 видов из 10 семейств при доминировании *Tectocephus velatus* и *Edwardzetes edwardsi*. Здесь обнаружены единичные экземпляры *Mycobates tridactylus* – вида, узкоспециализированного к обитанию в лишайниках, произрастающих на открытых пространствах выше границы леса. В таксономически бедных сообществах орибатид этих ландшафтов *Mycobates tridactylus* занимает

доминирующее положение [Materna, 2000]. Среди исследованных районов Мурманской области этот вид обнаружен только в тундровых почвах в окрестностях пос. Териберка.

В почвах со склонов горы Вудъяврчорр нами найдено 24 вида крупных орибатид, принадлежащих к 15 родам, 10 семействам. В том числе: на участке ерниковой тундры у подножья склона южной экспозиции – 13 видов из 10 родов, 9 семейств; на склоне северо-восточной экспозиции в субальпийском поясе – 15 видов, 11 родов, 7 семейств, а в альпийском поясе – 15 видов, 10 родов, 7 семейств. Таким образом, список панцирных клещей Хибинского горного массива, обобщенный по 6 исследованным биоценозам, включает 46 видов из 37 родов, 25 семейств.

Сообщества орибатид техногенно трансформированных почв

В ходе зоологических исследований лесных подзолов, хронически загрязняемых выбросами крупных промышленных предприятий Мурманской области – комбината цветной металлургии «Североникель» и Кандалакшского алюминиевого завода (КАЗ), нами выявлены виды панцирных клещей, ранее не указанные для этого заполярного региона. Частично эти материалы опубликованы [Евдокимова и др., 2005; Зенкова, 2007].

В зоне максимального загрязнения в 2 км от КАЗ (район 7) в органогенном горизонте почвы выявлено 26 видов из 16 семейств, а с учетом заложенных в почву опытных образцов с растительными остатками – 42 вида орибатид из 32 родов, относящихся к 22 семействам. Доминировал вид *Oppiella nova*, что типично для антропогенно нарушенных ландшафтов: самозарастающих отвалов горных карьеров, почв, загрязненных разливами нефти, пахотных угодий, участков бывших торфоразработок, а также вулканогенных территорий [Чистяков, 1974; Артемьева, 1984; Рябинин, Паньков, 1986, 1987, 2005, 2009; Рябинин, 2003; Эйтминавичюте, Матусявичюте, 2009]. В подстилке контрольного

сосняка в 50 км от завода (район 6) в те же сроки обнаружено 30 видов из 16 семейств при доминировании видов *Tectocephus velatus* и *Scheloribates confundatus*. Общими для загрязненного и фоновых районов оказались лишь 12 видов из 11 семейств [Евдокимова и др., 2005; Зенкова, 2007].

Воздействие выбросов медно-никелевого производства на почвенную фауну является более жестким по сравнению с эмиссией алюминиевого завода: в зоне техногенной пустоши в 5 км от комбината «Североникель» (район 4) отмечено всего 12 видов орибатид, принадлежащих к 12 родам из 11 семейств. Следовательно, каждое семейство представлено одним родом и единственным видом. Подобная структура комплекса панцирных клещей соответствует организации сообществ почвообитающих беспозвоночных, находящихся за пределами экологического оптимума [Ганин, 2006, 2009].

В окрестностях промышленных предприятий, функционирующих в лесной зоне Мурманской области, разнообразие панцирных клещей оказывается ниже, чем в экосистемах зональных тундр. Индекс видовой насыщенности таксонов достигает наименьших значений для техногенно нарушенных подзолов (2,0–3,0) по сравнению с естественными почвами в пределах северотаяжской подзоны и тундровой зоны (3,5–5,5). При степени сходства видового состава панцирных клещей, равной 19 % для почв в окрестностях алюминиевого завода и медно-никелевого комбината, комплексы орибатид в импактных зонах этих предприятий ближе к зональным и горным тундрам ($I_s = 15–21\%$), чем к таяжским подзолам ($I_s = 7–17\%$). Это свидетельствует о большем стрессирующем воздействии фактора техногенной трансформации почв на разнообразие фауны панцирных клещей по сравнению с экстремальными природно-климатическими условиями Кольского Севера.

Выводы

В результате проведенных собственных исследований фаунистический список почвообитающих панцирных клещей Мурманской области увеличился в 1,5 раза. Теперь он содержит 250 видов из 103 родов, относящихся к 48 семействам, что составляет 19 % от известного видового разнообразия этих клещей в фауне России.

Основу региональной фауны формируют виды с обширными голарктическими и палеарктическими ареалами. Более половины семейств представлены малым числом видов, треть из них – единственным видом панцирных

клещей, что может свидетельствовать о процессе колонизации территории Кольского Севера наиболее экологически пластичными и широко распространенными видами отдельных таксонов. К числу многовидовых относятся те же семейства, которые характеризуются наибольшим разнообразием видов в мировой фауне орибатид.

Граница сообществ орибатид лесов и тундры хорошо прослеживается в пределах Мурманской области. Вдоль нее (при продвижении на север) происходит сокращение разнообразия панцирных клещей на уровнях видов, родов и семейств приблизительно в 2,5 раза, а также существенное уменьшение доли одновидовых и многовидовых семейств и относительное увеличение доли маловидовых семейств.

В зоне влияния промышленных предприятий, расположенных в лесной зоне Мурманской области, таксономическое разнообразие орибатид закономерно ниже, чем в экосистемах зональных ненарушенных местообитаний, что свидетельствует о более сильном негативном воздействии техногенной трансформации почв на состояние фауны панцирных клещей по сравнению с влиянием природных (в особенности климатических) условий Заполярья.

Проведенные исследования свидетельствуют о еще недостаточной изученности фауны орибатид Мурманской области.

Авторы выражают глубокую признательность к б. н. Л. М. Ласковой (Ин-т леса, КарНЦ РАН) за таксономическое определение панцирных клещей и персональные консультации, к г. н. Е. А. Сидорчук (Палеонтологический ин-т РАН, Москва) за предоставленные материалы о фауне панцирных клещей Хибинского горного массива, д. б. н. Г. А. Евдокимовой (Ин-т проблем промышленной экологии Севера, Кольский НЦ РАН) за организацию исследований на территории Мурманской области.

Исследования выполнены при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение») под руководством профессора Г. А. Евдокимовой.

Литература

Артемьева Т. И. Почвенные животные как индикаторы биологического этапа рекультивации техногенных территорий // Проблемы почвенной зоологии. Кн. 1. Ашхабад, 1984. С. 16–17.

Бызова Ю. Б., Уваров А. В., Губина В. Г. и др. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука, 1986. 311 с.

Ганин Г. Н. Некоторые правила организации сообщества педобионтов (на примере мезофауны Приамурья) // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 5. С. 613–623.

Ганин Г. Н. Сообщества мезопедобионтов юга Дальнего Востока России: автореф. дис. ...докт. биол. наук. Хабаровск, 2009. 22 с.

Димо В. Н. Тепловой режим почв СССР. М.: Колос, 1972. 360 с.

Евдокимова Г. А., Зенкова И. В., Мозгова Н. П., Переверзев В. Н. Почва и почвенная биота в условиях загрязнения фтором. Апатиты: КНЦ РАН, 2005. 135 с.

Евдокимова Г. А., Зенкова И. В., Переверзев В. Н., Похилько А. А. Комплексная экологическая оценка территории предстоящего строительства завода по сжижению газа Штокманского месторождения. Апатиты: КНЦ РАН, 2006. 49 с.

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

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П., Салихова М. А. Современное состояние почв в зоне воздействия воздушных выбросов комбината «Североникель» // Современные проблемы загрязнения почв: матер. III Междунар. научн. конф. (Москва, 24–28 мая 2010 г.). М.: МГУ, 2010. С. 46–49.

Зайцев А. С. География распространения панцирных клещей России // Вестн. МГУ. 2001. Сер. 5. География. № 6. С. 34–37.

Зенкова И. В. Почвенная орибофауна в зоне воздействия алюминиевого завода // Состояние и перспективы развития промышленного комплекса на Кольском Севере. Апатиты: КНЦ РАН, 2007. С. 37–41.

Зенкова И. В., Пожарская В. В., Похилько А. А. Материалы к почвенной фауне Хибинского горного массива на примере горы Вудъяврчорр // Вестник МГТУ. Проблемы наук о Земле. Мурманск: изд. МГПУ, 2009. Т. 12, вып. 3. С. 516–524.

Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. 288 с.

Криволицкий Д. А. Панцирные клещи в почвах тундры // Pedobiologia. 1966a. Bd. 6, N 3. С. 277–280.

Криволицкий Д. А. Панцирные клещи из окрестностей Беломорской биологической станции Московского университета // Вестн. МГУ. Биология, почвоведение. 1966b. № 1. С. 42–45.

Криволицкий Д. А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. 272 с.

Криволицкий Д. А., Друк А. Я., Эйтнавичюте И. С. и др. Ископаемые панцирные клещи. Вильнюс: Мокслас, 1990. 109 с.

Криволицкий Д. А., Зайцев А. С., Ласкова Л. М. География биоразнообразия панцирных клещей Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. 36 с.

Криволицкий Д. А., Селиверстова Л. В., Солдатов М. С., Швергунова Л. В. Природные условия и микрофауна почв Калининградской области. М.: Учебная полиграфия, 2002. 65 с.

Ласкова Л. М. Биоразнообразие панцирных клещей Карелии // Биogeография Карелии / Тр. КарНЦ РАН. Серия биология. Вып. 2. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 125–132.

Манаков К. Н., Никонов В. В. Закономерности биологического круговорота минеральных элементов и почвообразование в биогеоценозах трех горнорастительных поясов // Почвообразование в биогеоценозах Хибинских гор. Апатиты: АН СССР, 1979. 120 с.

Мелехина Е. Н., Криволицкий Д. А. Список видов панцирных клещей Республики Коми. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1999. 24 с.

Мелехина Е. Н. Биоразнообразие панцирных клещей – обитателей эпифитных лишайников таежной зоны Республики Коми // Фауна и экология беспозвоночных животных Европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2001. С. 111–121.

Мелехина Е. Н. Фаунистическое разнообразие и ареология панцирных клещей (Oribatida) Европейского Севера России // Биogeография почв: тезисы докл. второй Всерос. конф., посвященной 70-летию со дня рождения чл.-кор. РАН Д. А. Криволицкого (Москва, 28–30 сент. 2009 г.). С. 61.

Мордкович В. Г., Андриевский В. С., Березина О. Г., Марченко И. И. Зоологический метод диагностики почв в северной тайге Западной Сибири // Зоологический журнал. 2003. Т. 82, № 2. С. 188–196.

Панцирные клещи: Морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* C.L. Koch 1839. М.: Наука, 1995. 224 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 214 с.

Рябинин Н. А. История изучения фауны панцирных клещей (Acariformes, Oribatida) Дальнего Востока России // Чтения памяти А. И. Куренцова. Вып. XV. Хабаровск: Дальнаука, 2004. С. 122–130.

Рябинин Н. А., Паньков А. Н. Особенности вертикального распределения микроартропод в слоисто-пепловых почвах Камчатки // Экология. 1986. № 6. С. 74–76.

Рябинин Н. А., Паньков А. Н. Роль партеногенеза в биологии панцирных клещей // Экология. 1987. № 4. С. 62–64.

Рябинин Н. А., Паньков А. Н. О восстановительных сукцессиях панцирных клещей на нарушенных территориях // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв: тез. IV (XIV) Всерос. совещ. по почвенной зоологии (Тюмень, 1–4 февр. 2005 г.). Тюмень, 2005. С. 334–335.

Рябинин Н. А., Паньков А. Н. Сукцессии панцирных клещей (Acariformes: Oribatida) на нарушенных территориях // Изв. РАН. Серия биологическая. 2009. № 5. С. 1–6.

Сидорчук Е. А. К фауне панцирных клещей Полярного Урала // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 7. С. 800–808.

Чистяков М. П. Горизонтальное размещение орибатид на выработанных торфяниках Балахнинской низменности // Экология. 1974. № 3. С. 53–58.

Эйтминавичюте И., Матусявичюте А. Влияние температурного режима на комплексы микроартропод // Биogeография почв: тез. докл. второй Всерос. конф., посвященной 70-летию со дня рождения чл.-кор. РАН Д. А. Криволицкого (Москва, 28–30 сент. 2009 г.). С. 91.

Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурманское книжное изд-во, 1960. 180 с.

Baranovska A. A. Checklist of Latvian Oribatida // Latvijas entomologs. 2007. Vol. 44. P. 5–10.

Eitminavichute I. C. Soil Mites of Lithuania (Acari) Catalogue. Vilnius: Institute of Ecology of Vilnius University, 2003. P. 49–106 (in Lithuanian).

Lundqvist L. Bibliografi och checklist over Sveriges oribatider (Acari: Oribatei) 1941–1985 // Sweden. Ent. Tidsk. 1987. V. 108. P. 3–12.

Luxton M. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil, I. Nutritional biology, Pedobiologia. 1972. V. 12. P. 434 – 463.

Materna J. Oribatid communities (Acari: Oribatida) inhabiting saxicolous mosses and lichens in the Krkonoše Mts. (Czech Republic) // Pedobiologia. 2000. V. 44. P. 40–62.

Mehl R. Checklist of Norwegian ticks and mites (Acari) // Fauna Norw. 1979. Ser. B 26. P. 31–45.

Niemi R., Karppinen E., Uusitalo M. Catalogue of the Oribatida (Acari) of Finland // Acta Zoologica Fennica. 1997. N 207. P. 1–39.

Niemi R., Karppinen E., Uusitalo M. WWW Catalogue of the Oribatida (Acari) of Finland. 2000. <http://users.utu.fi/ritniemi/ListOfSpecies.html>.

Schatz H. Diversity and global distribution of oribatid mites (Acari, Oribatida) – evaluation of the present state of knowledge // Phytophaga. 2004. N 14. P. 485–500.

Shuester R. Der Anteil Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden // Zool. Jahrb. Abt. Syst. Okol. Geogr. Tiere. 1956. Vol. 45. P. 1–33.

Subias L. S. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo // Graellsia. 2004. Vol. 60. 305 p. (Actualizado de 2008, 540 p.).

Wallwork J. A. Oribatids in forest ecosystems // Ann. Rev. Entomol. 1983. Vol. 28. P. 109–130.

Xavier A., Haq M. A. A study on the feeding habits and gnathal appendages in oribatid mites // Zoos Print journal. 2007. V. 22 (5). P. 2671–2674.

Zaitsev A. S., Wolters V. Geographic determinants of oribatid mite communities structure and diversity across Europe: a longitudinal perspective // Europ. journal of soil Biology. 2006. Vol. 42. P. 358–361.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Зенкова Ирина Викторовна

старший научный сотрудник, к. б. н., доц. Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН

Академгородок, 14, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209

эл. почта: zenkova@inep.ksc.ru

тел.: (81555)79706

Zenkova, Irina

Institute for Problems of the Industrial Ecology of the North, Kola Science Center, Russian Academy of Science

14 Akademgorodok St., 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia

e-mail: zenkova@inep.ksc.ru

tel.: (81555) 79706

Зайцев Андрей Станиславович

научный сотрудник, к. г. н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,

Лаборатория изучения экологических функций почв

Ленинский проспект, 33, Москва, Россия, 119071

эл. почта: andrey.zaytsev@hotmail.com

тел.: (495)9394717

Zaitsev, Andrey

Laboratory for Ecological Functions of Soils,

Severtsov Institute for Ecology and Evolution, Russian Academy of Science

33 Leninsky pr., 119071 Moscow, Russia

e-mail: andrey.zaytsev@hotmail.com

tel.: (495)9394717

Залиш Людмила Валериевна

младший научный сотрудник

Институт почвоведения и агрохимии Сибирского отделения РАН

Лаборатория изучения экологических функций почв

ул. Советская, 18, Новосибирск, Россия, 630099

эл. почта: lzalish@yandex.ru

тел.: (383)2225415

Zalish, Lyudmila

Laboratory for Ecological Functions of Soils,

Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Science

18 Sovetskaya st., 630099 Novosibirsk, Russia

e-mail: lzalish@yandex.ru

tel.: (383)2225415

Лисковая Алена Анатольевна

аспирант

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН

Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209

эл. почта: alena-anatolevna@bk.ru

тел.: (81555)79706

Liskovaya, Alena

Institute for Problems of the Industrial Ecology of the North, Kola Science Center, Russian Academy of Science

14a Akademgorodok St., 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia

e-mail: alena-anatolevna@bk.ru

tel.: (81555) 79706

УДК 574.34

ГОДОВОЙ ЦИКЛ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ПРУДОВОЙ НОЧНИЦЫ (*MYOTIS DASYSNEME*) САНКТ-ПЕТЕРБУРГА И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Д. Н. КОВАЛЕВ, И. Ю. ПОПОВ

Санкт-Петербургский государственный университет

В статье проанализированы данные пространственного распределения прудовой ночницы (*Myotis dasysneme*) на зимовках (2007–2009 гг.) и в весенне-летне-осенний период (2009 г.) на территории Ленинградской области и Санкт-Петербурга. В зимнее время обследованы 32 пещеры путем прямого подсчета особей, летние учеты проведены с применением ультразвуковых детекторов D-200. Данные пространственного распределения обработаны в геоинформационной системе (ArcGIS). На зимовках учтено от 992 до 1 302 особей в разные годы, в летний период учтено 163 и на осеннем скоплении 67 особей. Выявлены распределение прудовой ночницы по зимовочным пещерам, динамика вылета и залета на зимовку, распространение и биотопическая приуроченность в летний период, территория осеннего скопления, направления миграций и пути кочевок. В результате определен годовой цикл пространственной структуры популяционной группировки обследованной территории, включающий в себя последовательно сменяющие друг друга периоды оседлости, миграций и кочевок. Полученные результаты позволяют определить степень изолированности популяции прудовой ночницы региона и дают возможность выработки подходов к подсчету численности в целом по ареалу вида.

К л ю ч е в ы е с л о в а: летучие мыши, пространственное распределение, биотопы, миграции, численность популяции.

D. N. Kovalyov, I. Yu. Popov. ANNUAL CYCLE OF THE POND BAT (*MYOTIS DASYSNEME*) SPATIAL DISTRIBUTION AND ABUNDANCE IN SAINT-PETERSBURG AND LENINGRAD REGION

The pond bat hibernacular and summer distribution over the territory of Saint-Petersburg and Leningrad Region was investigated. The bat counts were carried out in the cave hibernacula in 2007–2009. 32 caves were examined. Summer distribution was studied in 2009 by means of ultrasonic detector D-200. The data were processed in ArcGIS system. During hibernation season, 992 to 1 302 pond bats were sighted. 156 pond bats were detected in summer habitats. 67 migrating pond bats were detected in autumn. The pattern of the distribution dynamics, the time of settlement in hibernacula, the migration routes and congestions, specifics of summer habitats were explored. An estimation of the total pond bat numbers is discussed.

Key words: pond bat, habitat, distribution, migration, quantity.

Введение

Прудовая ночница *Myotis dasycneme* (Boie) является редким видом, занесенным в Красную книгу Всемирного союза охраны природы. В 1980-е гг. его относили к категории «недостаточно изученный», затем, в 1990-е – «уязвимый», а в настоящее время он расценивается как «потенциально уязвимый» [Hutson et al., 2008]. Ареал прудовой ночницы представляет собой полосу от Бельгии до Енисея, северная граница которой проходит приблизительно по 60° с. ш., южная – от 44° до 50° с. ш. На этой территории вид распространен неравномерно: выявляются отдельные центры концентрации, между которыми он имеет крайне низкую численность или отсутствует [Hornáček et al., 2000]. Общая численность, основанная на зимних учетах в убежищах, оценивалась в 1980-е гг. как 7000 экземпляров. В связи с внедрением новых методов обнаружения летучих мышей и интенсификацией исследований были сделаны выводы, что в некоторых частях ареала (Голландия, Венгрия, отдельные области России) оценки численности существенно занижены. Выяснилось, что численность, установленная при подсчетах на зимовках, в несколько раз меньше, чем та, которая устанавливается в ходе летних наблюдений. Путем расчетов, основанных на летних учетах и ряде допущений, были получены оценки численности иного порядка – 150 000–200 000. Однако эти оценки недостаточно подтверждены прямыми наблюдениями, что отчасти признали сами их авторы [Limpens et al., 2000]. До сих пор есть существенные пробелы в информации о данном виде (например, для «большой части европейских популяций вообще не найдены зимовки» [Limpens et al., 2000]). Вполне возможно, что в настоящее время, напротив, численность прудовой ночницы завышается. В любом случае, нет сомнений в том, что данный вид является одним из самых редких среди летучих мышей Европы. Сравнительно недавно был составлен европейский план действий по его сохранению, в котором обобщены все имеющиеся о нем сведения [Limpens et al., 2000].

Прудовые ночницы склонны собираться в одну зимнюю колонию с большой территории даже в том случае, если на этой территории имеются другие подходящие убежища. Такие данные получены П. П. Стрелковым [1958] на Урале – в одной пещере (Смольнинской) было обнаружено около 800 особей этого вида, притом, что в других обследованных пещерах Урала прудовая ночница отсутствовала. На территории Ленинградской области наблюда-

ется сходная ситуация – основная часть прудовых ночниц зимует в одной пещере (Староладожской), а в других пещерах она или отсутствует, или встречается единично [Попов и др., 2009].

В летний период прудовые ночницы обнаруживаются на расстоянии от 10 до 300 км от мест зимовок. Летом прудовые ночницы ведут оседлый образ жизни, летние убежища могут располагаться на расстоянии до 15 км от кормовых участков [Limpens et al., 2000].

В настоящей работе исследовались характер распределения в периоды оседлости, миграционные перемещения прудовых ночниц, обитающих на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Целью работы явилось определение численности и степени обособленности группировки прудовых ночниц региона, а также выработка подходов к оценке численности вида.

Материалы и методы

Работы проводились в 2007–2009 гг. Учеты на зимовках выполнялись в течение трех сезонов. Весенне-летне-осеннее распределение особей исследовалось в 2009 г.

На территории рассматриваемого региона имеется значительное число пещер, пригодных для зимовок рукокрылых. Во многих из них отмечались прудовые ночницы [Стрелков, 1958; Чистяков, 1999]. Однако они долгое время не обследовались. В связи с этим первой задачей было обнаружение всех известных открытых входов в пещеры. При этом использовались как данные авторов, так и сведения о пещерах, размещенные в Интернете. По Ленинградской области существуют исчерпывающие данные о пещерах. Это связано с наличием полного набора информации о разработках в регионе кварцевого песка и камня закрытым способом, большим интересом «спелеостологов» к пещерам и огромным количеством людей, участвующих в их поиске. Всего было обнаружено и обследовано 32 пещеры.

Учет прудовых ночниц в пещерах проводился путем прямого подсчета всех обнаруженных особей. При этом использовались подробные карты пещер М 1 : 500. В наиболее сложной для учета пещере – Староладожской (Танечкиной), во избежание недоучетов и двойных учетов, расположение отдельных особей и групп картировалось. Учеты проводились в периоды с октября по май. Все пещеры обследовались от 2 до 5 раз. Для оценки численности на зимовке использовались данные, полученные в феврале – марте.

Была предпринята попытка найти иные зимние убежища. Известно, что в этом качестве могут использоваться подвалы, фортификационные сооружения и т. п. Однако в большей части подобных укрытий прудовых ночниц, так же как и летучих мышей других видов, не было обнаружено (только в трех старых оборонительных сооружениях было найдено несколько северных кожанков (*Eptesicus nilssonii*)).

Летние учеты выполнялись с применением ультразвуковых детекторов D-200. Учеты проводились с 15 апреля по 30 сентября. Работа велась в темное время суток с использованием автомобилей, путем маршрутных учетов с прослушиванием сигналов на остановках и при пеших маршрутах. Количество особей, прослушиваемых с одной точки, в период белых ночей определялось визуально, и в дальнейшем более темными ночами – по характеру звуков, с учетом опыта, полученного при прослушивании с визуальным сопровождением. Дальность устойчивого обнаружения прудовых ночниц при помощи ультразвукового детектора составляла 80 м.

Первоначально обследовались территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области, предположительно подходящие для обитания прудовых ночниц – реки, пруды, озера, каналы и их окрестности, побережья крупных водоемов. В результате этой работы были четко определены биотопы, в которых обитает прудовая ночница. В дальнейшем обследовались биотопы летнего обитания прудовой ночницы на всей территории региона в радиусе до 300 км от Староладожской пещеры. Работы велись с расчетом охвата максимально большей территории. Обследовались биотопы, не только непосредственно примыкающие к дорожной сети, но и на расстоянии до 2 км от ближайших дорог. Таким образом были обследованы все районы Ленинградской области.

Территория в пределах выявленного летнего распространения прудовой ночницы исследовалась более подробно. Обследовались все доступные для кратковременных ночных маршрутов пруды и озера с подступающей к урезу воды высокоствольной древесной растительностью. В целях контроля летних перемещений отдельные места встреч прудовых ночниц проверялись в течение всего сезона.

Количество прудов и озер, отвечающих условиям обитания прудовой ночницы, определялось с применением геоинформационных технологий, на основе топографической карты М 1 : 200 000. Наличие, состав и возраст древесных пород у берегов водоемов уточнялись на основании планов лесоустройства М 1 : 25 000.

Общая длина летних автомобильных учетных маршрутов составила 7 250 км, внутри выявлен-

ной области летнего распространения исследуемого вида длина маршрутов составила 5 300 км. При этом сами наблюдения в темное время суток были проведены в течение 150 ночных часов.

Осенние учеты проводились в радиусе до 100 км от района летнего обитания. После локализации осенних местообитаний, территория учетов выбиралась в пределах коридора шириной до 50 км, направленного в сторону зимовки в Староладожской пещере.

Результаты

Периоды оседлости

Распределение обследованных пещер, включая те, где были обнаружены зимовки прудовых ночниц, представлены на рис. 1.

Прудовые ночницы были обнаружены в 8 пещерах из 32 (табл.). Ежегодно около 99 % всех прудовых ночниц, обнаруженных на зимовках в рассматриваемом регионе, зимовало в Староладожской пещере.

Староладожская (Танечкина) пещера находится на левом крутом берегу реки Волхов, в настоящее время имеет два входа, расположенных на расстоянии 30 м друг от друга. Входы находятся в склоне и русле ручья и направлены на юго-запад. Староладожская пещера представляет собой заброшенные более 150 лет назад разработки кварцевого песка. Общая длина ходов составляет 5 500 м, площадь пещеры – 10 720 м². Контуры пещеры представляют собой неровный овал длиной 200 и шириной от 40 до 100 м. От 45 до 60 % ее площади в разные сезоны года занимает подземное озеро глубиной до 1,5 м. Озеро образовано за счет воды ручья длиной 1,5 км, весь сток которого попадает в пещеру. Высота сводов составляет от 0,7 до 2,6 м, в местах обвалов достигает 5,5 м. Первоначально все своды в пещере были одной высоты – 2,8 м, уменьшение высоты происходит за счет намыва песка, попадающего с водами ручья.

Колония прудовых ночниц занимает только часть Староладожской пещеры. Она достаточно четко локализована, ядро колонии располагается на площади 1 600 кв. м (рис. 2). Около 25 % особей колонии в течение всей зимовки находится над водой, остальная часть располагается над сухими участками. Кроме ядра колонии около 5 % особей распределяются по одиночке и небольшими группами в более дальних частях пещеры. Прудовые ночницы зимуют одиночно, небольшими группами от 2 до 10 особей и крупными плотными скоплениями до 65 особей. Большая часть прудовых ночниц располагается открыто, некоторые наиболее

крупные скопления занимают неглубокие щели, однако все особи при этом имеют доступ к открытому пространству пещеры. В течение зимовки время от времени происходит перераспределение особей в группах, изменение количества групп и численности особей в них.

Общие сроки пребывания прудовых ночниц в Староладожской пещере – середина сентября – конец мая. Вылет прудовых ночниц из Староладожской пещеры начинался в первой декаде ап-

реля и продолжался в течение полутора месяцев. Вылет происходил относительно равномерно, большая часть особей покинула пещеру к 20-м числам апреля. К концу мая в пещере не оставалось ни одной летучей мыши (рис. 3). При этом следует отметить, что вылетевшие прудовые ночницы не держались около пещеры. При 6 ночных весенних обследованиях нами не было обнаружено прудовых ночниц, охотящихся или летающих около входа в пещеру.

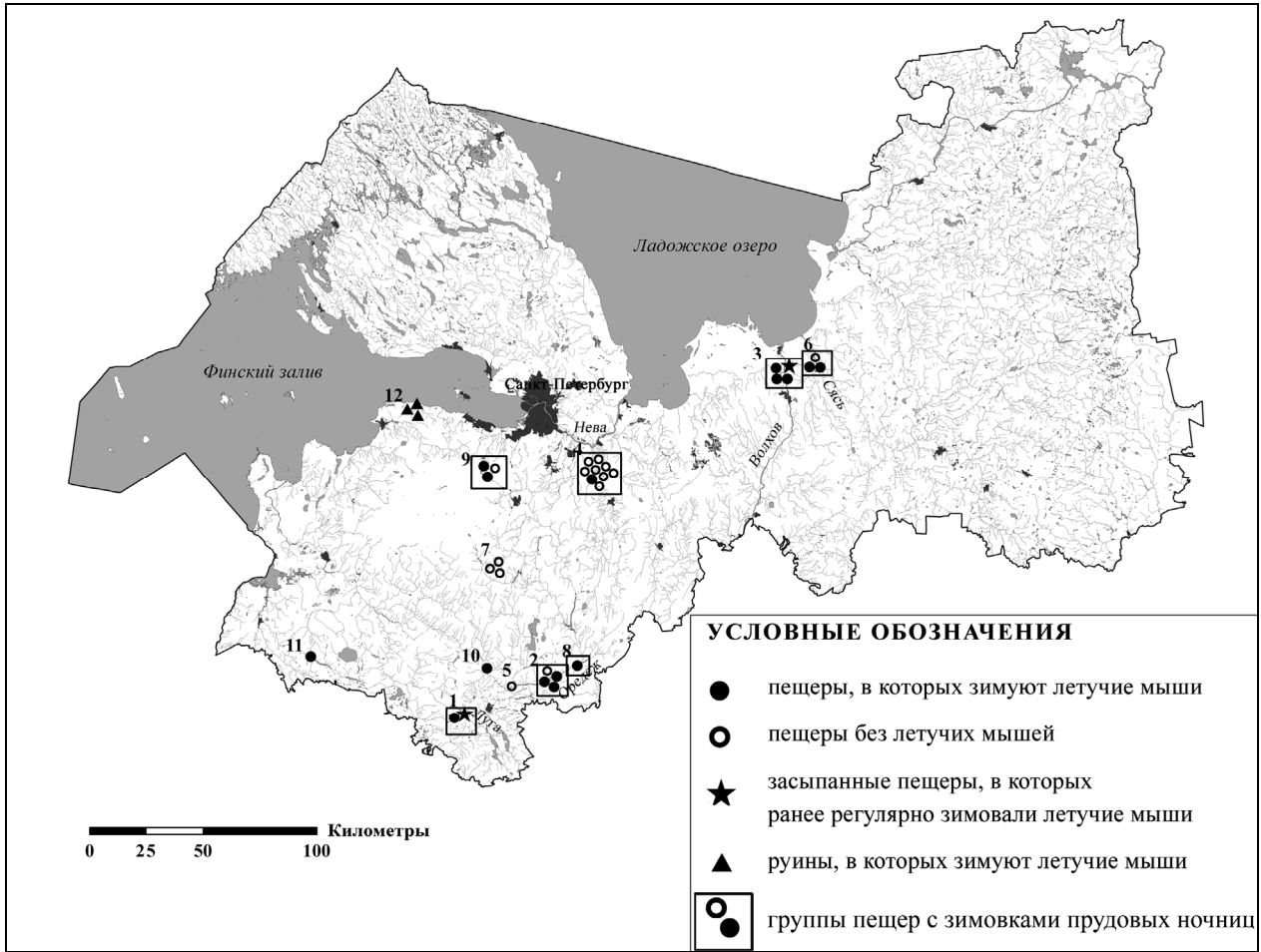


Рис. 1. Карта-схема распределения зимовок летучих мышей в пещерах Ленинградской области

Группы пещер: 1 – Корповские, 2 – Борщевские, 3 – Староладожские, 4 – Саблинские, 5 – Карьер «Плоское», 6 – Ребровские, 7 – Рождественские, Моровинская, 9 – Телезские, 10 – Ящерская, 11 – Доложская, 12 – Форт «Красная Горка»

Численность и распределение по пещерам прудовой ночницы в течение трех сезонов

Группа пещер	Пещера	Зимний сезон		
		2007–2008	2008–2009	2009–2010
Староладожские	Староладожская (Танечкина)	955	1228	1296
Корповские	Плачущая	1	–	–
	Корповская	6	6	4
Саблинские	Лисья нора 3	–	2	1
	Левобережная	1	6	–
Телезские	Штаны	–	1	1
	Петровская	–	1	–
Борщевские	Двенадцатистолбовая	7	–	–
Моровинская	Моровинская	1	–	–
Ребровские	Ребровская 3	1	–	–
Итого		972	1244	1302

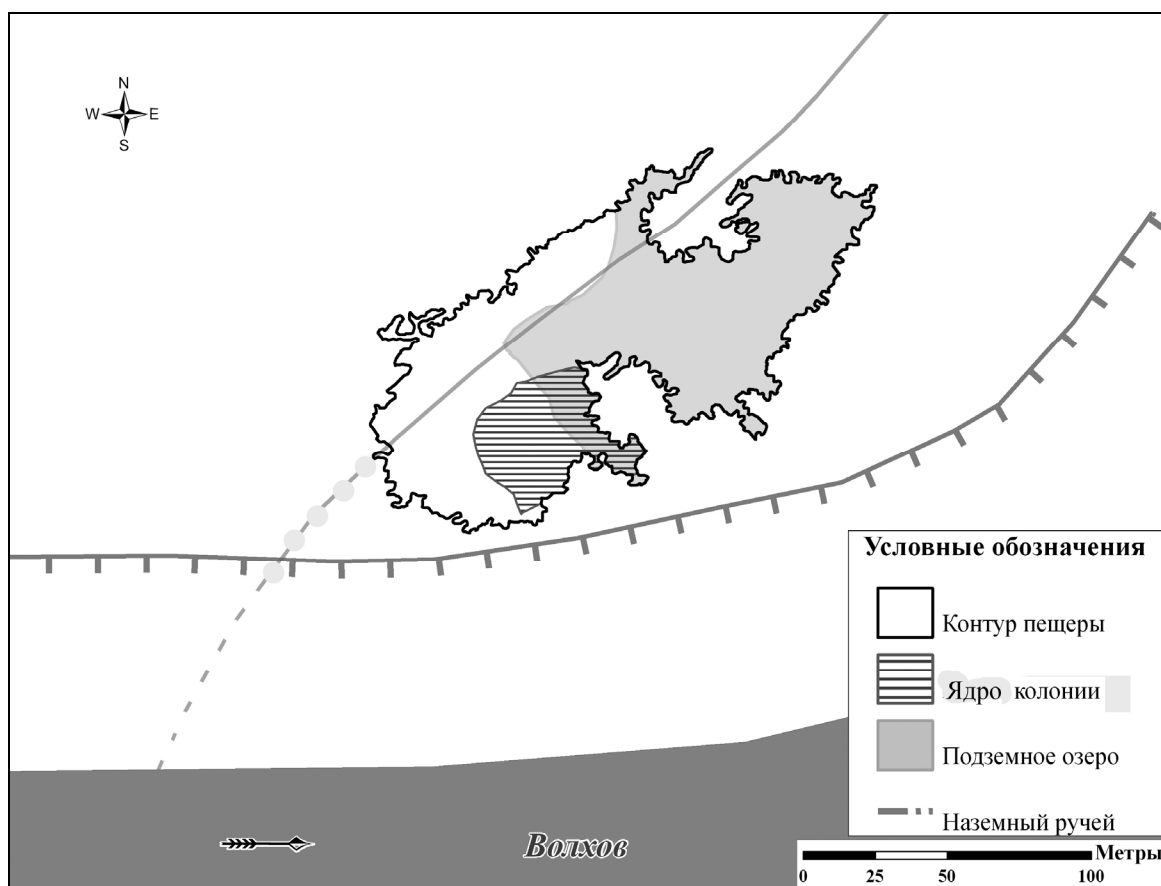


Рис. 2. Карта-схема Староладожской пещеры с границами подземного озера и ядра колонии прудовой ночницы

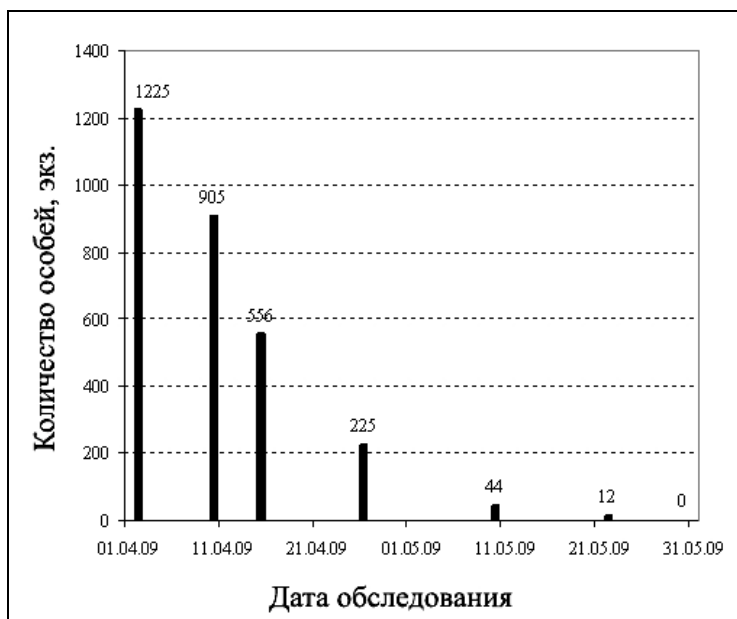


Рис. 3. Динамика вылета прудовых ночниц с зимовки в Староладожской пещере

При поиске биотопов, в которых в летнее время обитает прудовая ночница, была выявлена высокая избирательность этим видом природных условий. Из всех возможных типов

местообитаний прудовые ночницы выбирали только два биотопа, где первые особи появлялись в двадцатых числах апреля.

Основным местами, где были отмечены одиночные прудовые ночницы, являлись небольшие – 50–70 м в диаметре пруды, окруженные со всех сторон высокими (не менее 12 м высотой) деревьями. Пруды были как изолированными, так и образованными в результате подтоплений небольших рек плотинами и дорожными сооружениями. Деревья у этих прудов подступали непосредственно к урезу воды, часть их крон располагалась над водой. Во многих случаях деревья были представлены широколиственными породами (дуб, липа, ясень), нередко отмечались белая ива, черная ольха и тополь бальзамический. В случае нахождения пруда в лесу древостой был представлен березой, серой ольхой, елью и сосной. Практически все пруды, на которых были отмечены прудовые ночницы, имели высокую степень эвтрофикации и обладали богатой водной растительностью (кубышка, кувшинка, осоки, рогоз и т. д.). Для окружающей их территории были характерны относительно плодородные почвы.

Другим биотопом, где были обнаружены как одиночные прудовые ночницы, так и группы, состоящие из двух и более особей, являлись побережья эвтрофицированных озер с осоками, тростником, хвощом топяным, рдестами, кубышкой, растущими в воде, и с высокими деревьями на их берегах – березой, осинкой, черной и серой ольхой, сосной и елью. Прудовые ночницы встречались в основном в местах береговых излучин, где деревья располагались полукругом.

Оба эти биотопа имеют большое сходство условий для охоты прудовых ночниц. Большую часть времени прудовые ночницы охотились над водой в пространстве, образованном кронами деревьев на высоте от 5 до 15 м. В редких случаях они охотились непосредственно над поверхностью воды (чаще всего в утренние часы), что, видимо, было связано с погодными условиями, при которых насекомые концентрируются над водой. Охотились прудовые ночницы поодиночке или парами, встречи в одном месте трех или более особей были крайне редки. Их полет стремителен, в центре охотничьего участка и у крон деревьев прудовые ночницы регулярно совершали кувьрки и развороты на месте. В отдельных случаях синхронное выполнение воздушных маневров отмечалось у двух особей.

В результате тщательного обследования всей территории Ленинградской области и Санкт-Петербурга было выяснено, что летом прудовые ночницы обитают только в юго-западных районах области: Ломоносовском,

Кингисеппском, Сланцевском, Гатчинском и Лужском, а также на южных, юго-западных и западных приморских окраинах Санкт-Петербурга. При этом прудовые ночницы не отмечались в Волосовском районе, где на Ижорском плато нет подходящих для них местобитаний. Судя по всему, этот вид избегает любых крупных болотных массивов (как верховых, так и низинных). Так, на озерах в районе Нарвского водохранилища и на озерах Мшинской болотной системы прудовых ночниц не было отмечено.

Прудовые ночницы отмечались на местах кормежки в самом начале сумерек, а вечерних перемещений при свете дня не было отмечено ни визуальным способом, ни с применением ультразвукового детектора. Это объясняется тем, что в летний период, когда прудовые ночницы ведут оседлый образ жизни, они перемещались между местами дневок и местами кормежки за короткий промежуток времени, т. е. дистанции этих перемещений были незначительны. Видимо, близость мест кормежки и дневки обусловлена короткими «белыми» ночами, когда в сложный период рождения и выкармливания потомства время охоты ограничено 3 часами.

Всего за период летних учетов прямыми наблюдениями было выявлено 163 прудовые ночницы. Основные места обитания одиночных особей были расположены в верховьях реки Оредеж и ее притоков в районе плотин и подтопленных участков (озеро Чикино, район пос. Рождествено, Кобрино, Мельница). Большое количество одиночных ночниц отмечено на прудах пригородных парков Санкт-Петербурга, в Павловске, Гатчине, Знаменке, Сергиевке, Сестрорецке, на островах в устье Невы. Однако следует отметить, что в аналогичных местобитаниях в черте городской застройки Санкт-Петербурга и Пушкина прудовые ночницы обнаружены не были.

Наиболее крупные концентрации прудовых ночниц отмечены на озерах Сяберо, Самро и Бабинское, а также на более мелких озерах и прудах вокруг них. Так, на озерах Сяберо и Званы регистрировалось по одной особи на каждые 200 м покрытого лесом побережья. На оз. Бабинском также на всех излучинах берега, где подступал высокий лес, были встречены охотящиеся зверьки. В целом на озерах обнаруживалось от 1 до 56 (оз. Сяберо) прудовых ночниц.

Наибольшее удаление летних местобитаний от зимовки в Староладожской пещере составило 250 км, наименьшее – 110 км (рис. 4).

Площадь летнего распределения прудовых ночниц в регионе составила 10,6 тыс. км². Эта территория незначительно выходит за пределы Ленинградской области и ограничена с юга и запада местами, непригодными для обитания прудовых ночниц (болотные массивы, отсутствие прудов и озер с заросшими высоким лесом берегами) (см. рис. 4). Прудовые ночницы в пределах очерченной области распространения распределялись неравномерно, строго приурочено к вышеописанным биотопам. Экстраполируя известные встречи прудовых ночниц на существующие видоспецифичные биотопы (берега прудов и озер с высокими деревьями), можно получить максимально возможную численность особей этого вида для всего региона. Количество прудов, отвечающих

биотопическим требованиям прудовых ночниц в границах летнего ареала, составило 620, количество пригодных озер – 130. Для оценки возможной максимальной численности прудовых ночниц были сделаны основанные на прямых учетах допущения, что на одном пруду кормится по одной особи, на озерах – 1 особь на 200 м береговой линии. Общая длина побережий озер, пригодных для обитания прудовой ночницы, составила около 210 км. При таком подходе расчетная емкость летних биотопов прудовой ночницы в регионе составляет не более 1 670 особей (620 на прудах и 1 050 на озерах). Таким образом, общее число прудовых ночниц, которые могли бы обитать в пределах летней области распространения, оказалось несколько выше зафиксированного на зимовках.

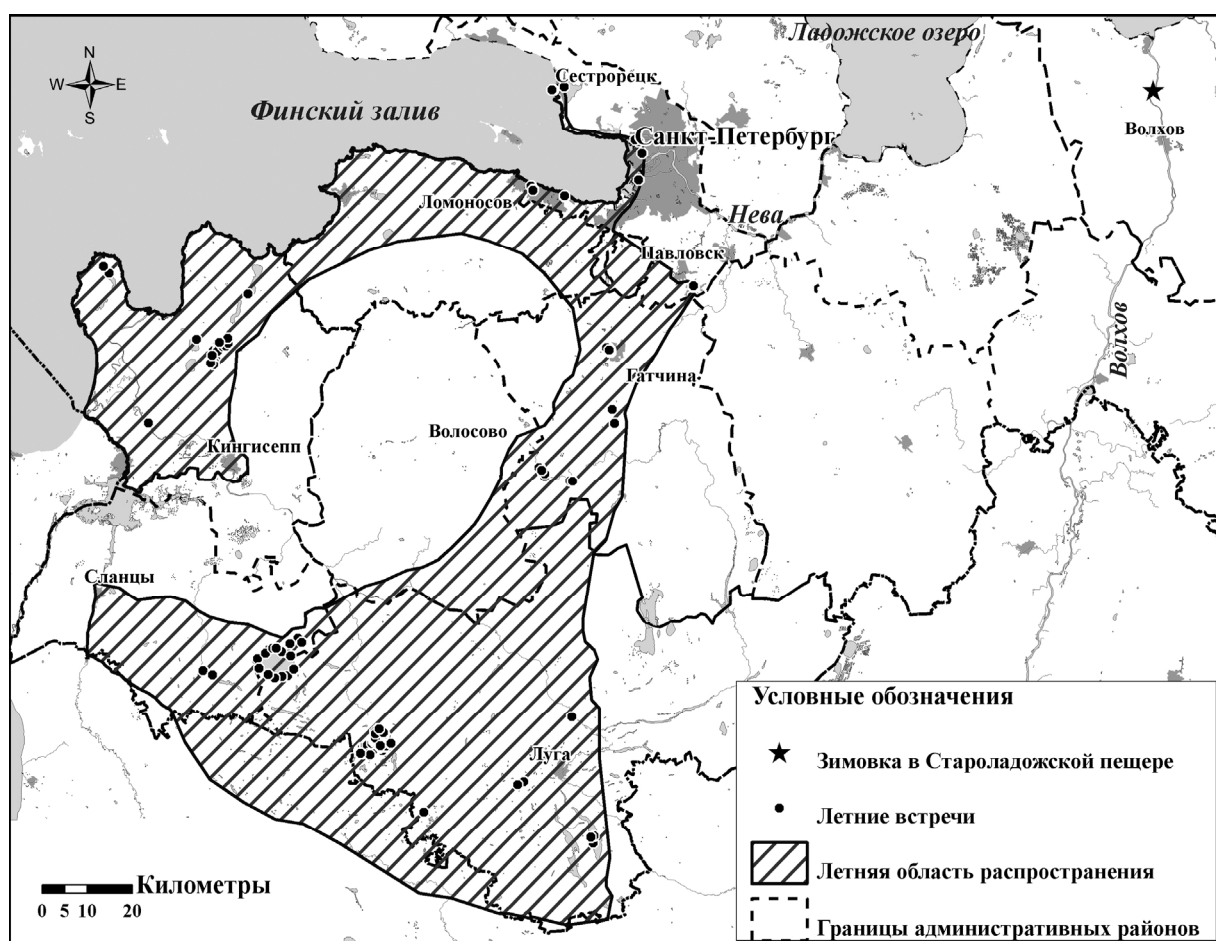


Рис. 4. Карта-схема распределения встреч прудовой ночницы в летний период 2009 г.

При многократном повторном посещении мест обнаружения прудовых ночниц, они отмечались там до двадцатых чисел августа, но к 25 августа исчезли из всех летних мест обитания.

При обследовании в начале сентября района летнего обитания и его окрестностей в радиусе до 100 км прудовые ночницы были обна-

ружены только на северном побережье Финского залива: на участке от города Зеленогорска до города Сестрорецка (рис. 5), где они образовали плотное скопление.

Биотоп, в котором держались прудовые ночницы во время осеннего скопления, представлял собой прибрежные сосняки с небольшими

вкраплениями дубняков, отделенные от акватории Финского залива 20–150-метровыми песчаными и каменистыми пляжами. Одиночки, пары или несколько особей отмечались через каждые

50 м на всем протяжении побережья, несмотря на санаторно-курортную застройку части территории. Прудовые ночницы перемещались на уровне крон деревьев на высоте от 5 до 15 м.



Рис. 5. Карта-схема перемещений прудовых ночниц между летними, осенними и зимними местами обитания

Чтобы оценить общее количество прудовых ночниц в обнаруженном скоплении, 2 сентября был сделан выборочный учет на всем участке побережья Финского залива протяженностью в 30 км, где перед этим данный вид был встречен. В ходе учета через каждые 2 км проверялось наличие прудовых ночниц, а на трех пробных участках длиной по 500 м сделан абсолютный прямой учет особей. Прямыми наблюдениями на побережье Финского залива было зарегистрировано 67 особей, в том числе на пробных участках – 9, 13 и 8 особей. При тщательном обследовании прилегающих территорий Карельского перешейка прудовые ночницы были отмечены только на берегу оз. Сестрорецкий разлив, связанного каналами с Финским заливом (на удалении 2 км от берега залива). При экстраполяции выборочных учетов на осеннем скоплении на всю площадь территории, где прудовые ночницы были обнаружены, численность их состав-

вила не менее 600 особей. Следует подчеркнуть, что время осенней концентрации совпадало с периодом массового спаривания, отмечаемого в других регионах [Limpens et al., 2000].

При учете 18 сентября на участке побережья между Зеленогорском и Сестрорецком не было обнаружено ни одной прудовой ночницы. Тогда же их не удалось выявить ни на северном побережье Невской губы, ни на прудах в парках Санкт-Петербурга, ни на берегах реки Невы восточнее города. В эту дату скопления прудовой ночницы были зарегистрированы только в западной части Староладожского канала на окраине города Шлиссельбург.

20 сентября первые прудовые ночницы были обнаружены в Староладожской пещере, некоторые из них спаривались. Ночью они вылетали из пещеры кормиться на реку Волхов, в места, где высокоствольная древесная растительность примыкала к береговой черте.

В дальнейшем количество прудовых ночниц в пещере постепенно увеличивалось. Ожидаемого максимума численность достигла к концу октября и составила 1 296 особей, после чего она стабилизировалась (рис. 6). Зимовочная колония формировалась постепенно. При этом в первую

очередь заполнялось ядро колонии, затем шло увеличение количества особей в зимующих группах. В последнюю очередь прудовые ночницы занимали периферию колонии в более удаленных от входов частях пещеры, тогда же увеличилось количество одиночно зимующих особей.

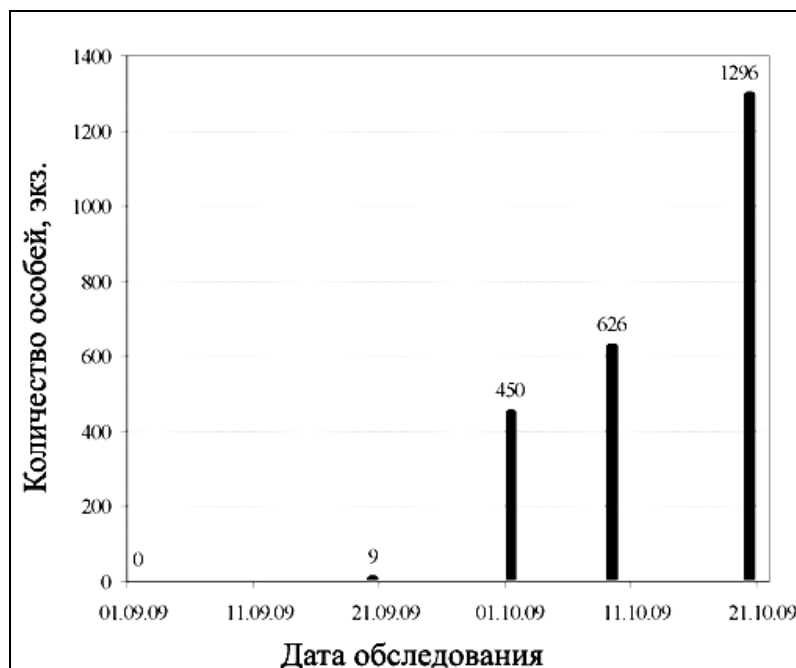


Рис. 6. Динамика залета прудовых ночниц на зимовку в Старолadoжскую пещеру

Периоды перемещений

Прямых наблюдений миграционных перемещений прудовых ночниц не проводилось в связи со сложностью обнаружения перемещающихся ночью летучих мышей. Сведения о сроках, характере и основных направлениях перемещений получены на основе анализа встреч и учетов численности.

После периода продолжительной зимовки прудовые ночницы совершали миграционные броски к летним местообитаниям в юго-западном и западном направлениях. Об этом свидетельствуют как отсутствие встреч прудовых ночниц на территории между местом зимовки и летними местообитаниями, так и быстрое появление особей этого вида на местах летнего обитания после начала вылета с зимовки. Такой тип перемещений, очевидно, определяется практически полным отсутствием в апреле в районе зимовки условий для кормежки летучих мышей и отставанием почти на две недели фенологических дат схода снега, вегетации растений и вылета насекомых в центральных районах Ленинградской области по сравнению с ее юго-западной частью.

В последних числах августа большинство прудовых ночниц обследованного региона после периода, характеризующегося дисперсным оседлым распределением, совершили кратковременный, направленный на север миграционный бросок к месту осенней концентрации. При этом они были вынуждены пересечь Финский залив, ширина которого здесь составляет до 30 км. Основная масса прудовых ночниц, по-видимому, пересекает Финский залив в районе острова Котлин и Дамбы (комплекса защитных сооружений Санкт-Петербурга от наводнений) и вдоль морского фасада Санкт-Петербурга.

В середине сентября, после двухнедельного периода оседлости прудовые ночницы предприняли кратковременный миграционный бросок в восточном направлении на южное побережье Ладожского оз. в район Старолadoжского и Новолadoжского каналов, по-видимому, не делая остановок.

Сроки осенних миграционных перемещений до и после образования оседлого скопления были значительно более синхронны для всех особей, чем весенних.

Судя по характеру формирования зимовочной колонии в Староладожской пещере и отрывочным прямым наблюдениям на местах кормежки, в период с 20 сентября по 20 октября прудовые ночницы перемещались с разной скоростью на восток и северо-восток вдоль каналов. Характер этих перемещений значительно отличался от миграционных бросков. Такие перемещения представляли собой кочевку по пригодным для кормежки местообитаниям, приуроченным к проходящим вдоль южного побережья Ладожского оз. Староладожскому и Новолadoжскому каналам. Каналы являются слабопроточными эвтрофицированными водоемами длиной более 100 км и шириной от 20 до 70 м. Берега каналов на большом протяже-

нии покрыты высокоствольным лесом, подступающим к самому урезу воды. Надо отметить, что осенний сезон 2009 г. был достаточно теплым и поздним, что позволило прудовым ночницам растянуть последние сроки залета в пещеру до конца октября.

Таким образом, годовой цикл пространственной структуры популяции прудовой ночницы рассматриваемого региона представляет собой смену мест зимнего, летнего и осеннего обитания в результате последовательного чередования периодов полной оседлости, миграционных бросков и кочевков. Схема направлений перемещений представлена на рис. 5, годовой цикл пространственной структуры популяции – на рис. 7.

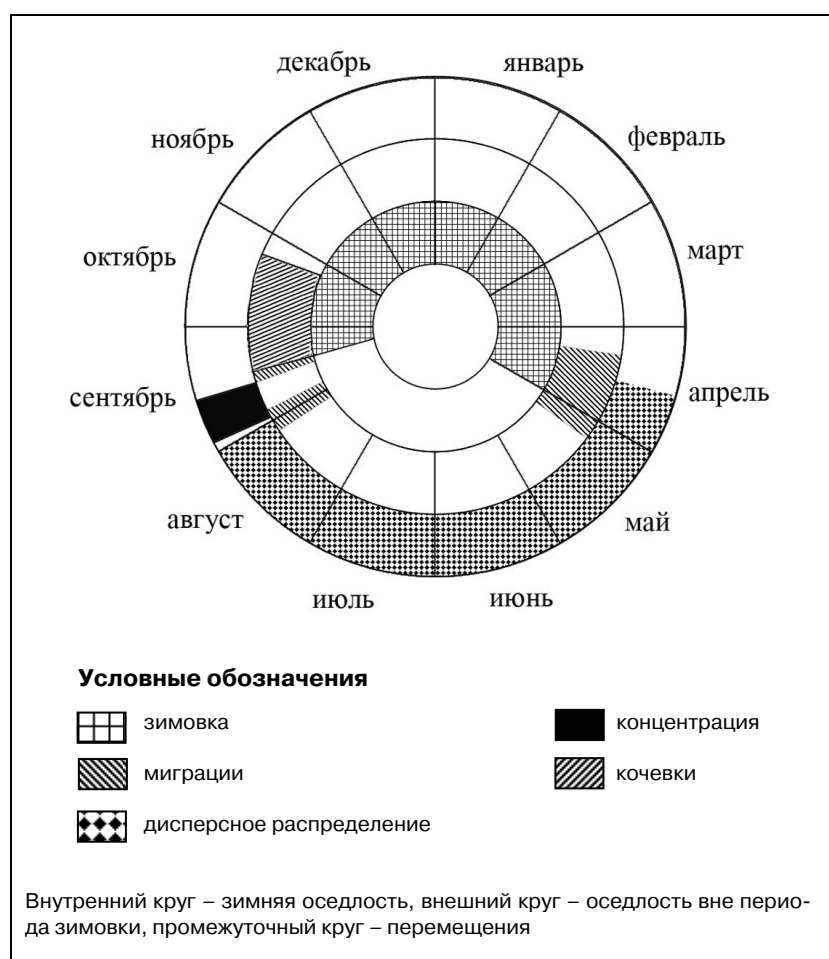


Рис. 7. Годовой цикл пространственной структуры популяции прудовой ночницы Ленинградской области

Обсуждение

Годовой цикл пространственной структуры

В рассматриваемом регионе прудовая ночница обитает на северной границе своего аре-

ала. Распространение на север выше 60° с. ш. разных видов летучих мышей обуславливается различными поведенческими или физиологическими особенностями. Так рыжие вечерницы (*Nyctalus noctula*), лесные нетопыри (*Pipistrellus nathusii*) и двцветные кожаны (*Vespertilio*

murinus) улетают зимовать на юг [Стрелков, 2001, 2002; Богдарина, Стрелков, 2003]; северные кожанки (*Eptesicus nilssonii*) приспосабливаются к зимовкам при температуре значительно ниже 0° [Jens Rydel, 1993]; ночницы Брандта (*Myotis brandti*) имеют продолжительный период зимовки в пещерах и не улетают далеко от них; водяные ночницы (*Myotis daubentonii*) используют для кормежки наиболее рано наполняющиеся кормом биотопы, расположенные вблизи зимовок [данные авторов]. Процесс же продвижения на север прудовых ночниц определяется комплексом факторов, отражающихся в особенностях годового цикла пространственной структуры популяции.

Возникновение массовой зимовки в условиях, не позволяющих существовать прудовым ночницам в весенний период, было возможно только в связи с их способностью совершать кратковременные относительно дальние миграционные броски. За время зимовки летучие мыши теряют до 40 % своего веса [Стрелков, 1971] и к моменту вылета имеют минимальные энергетические запасы. Длительный снежный период вынуждает прудовых ночниц покидать зимовку при отсутствии в окрестностях насекомых, и только весенний миграционный бросок в направлениях южного сектора позволяет этому виду зимовать в столь высоких широтах. Сведения о юго-восточном направлении миграции в Московской области для прудовых ночниц, зимующих на островах оз. Селигер [Кузякин, 1950], говорят о схожем характере этого элемента годового цикла пространственной структуры у других популяционных группировок.

Распространение на север прудовых ночниц, характеризующихся биотопическим консерватизмом и связанной с ним строгой летней оседлостью, имеет ряд ограничений. Это и продолжительный снежный период, и короткое северное лето с невысокими температурами. Однако основным лимитирующим фактором является отсутствие полноценных темных ночей во время вылета с зимовки и выкармливания потомства. О связи ограничения распространения прудовых ночниц на север именно с продолжительностью темного времени суток, в первую очередь, свидетельствует проходящая вдоль 60-й параллели северная граница ареала вида. У видов различных систематических групп, обитающих на европейском континенте, распространение которых к северу ограничено температурным и снежным режимом, северная граница ареала ориентирована с северо-запада на юго-восток, что обусловлено особенностями климата – от морского на западе до континентального на востоке.

Характер питания и состав корма прудовых ночниц во многом определяет необходимость гарантированного нахождения массового мелкого корма, в основном – двукрылых [Britton et al., 1997] в течение всего сезона. Берега и поверхность прудов и озер с высокой биологической продуктивностью позволяют прудовым ночницам в течение лета вести оседлый образ жизни. В условиях этих биотопов у разных видов насекомых, выводящих личинок в воде, в течение всего сезона происходит массовый вылет имаго, при этом разные виды насекомых поочередно сменяют друг друга. В короткое и прохладное лето вышеописанные биотопы предоставляют необходимые и достаточные условия для обеспечения прудовых ночниц кормом. Известно, что в разных климатических и географических условиях такие местообитания могут незначительно различаться [Britton et al., 1997]. Различия в других регионах могут быть и в характере полета прудовых ночниц во время охоты на насекомых. Есть сведения, что они обычно кормятся, летая у самой поверхности воды [Кузякин, 1950], хотя в некоторых случаях могут подниматься и на высоту до 20 м [Limpens et al., 2000].

Наличие и распределение на юго-западе Ленинградской области подходящих для прудовой ночницы биотопов полностью обуславливает ее пространственное распределение в летний период. Самцы прудовой ночницы летом обитают отдельно от самок с детенышами, причем самки с молодняком образуют значительные по численности скопления в летних убежищах [Limpens, 2000]. Исходя из этого, можно предположить, что на небольших отдельно расположенных прудах обитают самцы, а на озерах и скоплениях прудов – самки с детенышами. При таком распределении встречи между самцами и самками в летний период крайне редки.

Образование осеннего скопления позволяет большинству особей группировки рассматриваемого региона участвовать в процессе спаривания. Видимо, сама по себе концентрация особей наиболее полно позволяет осуществлять процесс спаривания (образование осенних скоплений характерно для многих видов млекопитающих различных систематических групп). Происхождение скопления на северном побережье Финского залива, вероятно, было обусловлено как географическими (береговые линии), так и биотопическими (прибрежные старовозрастные сосняки) особенностями территории, и связано с процессом направленных осенних перемещений. К концу августа летние биотопы уже не обеспечивают прудовых

ночниц кормом, и они вынуждены перемещаться. Видимо, происхождение этих перемещений связано с поиском мест массового осеннего вылета насекомых. В настоящее время к месту осеннего скопления прудовые ночницы совершают кратковременные миграционные броски из разных частей района летнего обитания, видимо, определяющиеся внутренней регуляцией. Миграционный бросок после осеннего скопления к южному побережью Ладожского озера объясняется высокой антропогенной нарушенностью территории мегаполиса Санкт-Петербурга, расположенного между местом осенней концентрации и зимовкой.

Осенние кочевки прудовых ночниц вдоль каналов представляют собой промежуточный тип использования территории обитания между оседлостью и миграционными бросками, они сочетают в себе направленность перемещения и активное потребление корма перед периодом зимнего покоя. Кочевки носят в какой-то мере факультативный характер. Вероятно, сроки кочевки прудовой ночницы могут варьировать в зависимости от погодных условий. Сроки же миграционных бросков, видимо, более строго определены для отдельных половозрастных групп и должны иметь внутреннюю регуляцию.

Отдельным вопросом является происхождение массовой зимовки к северу от летнего кормового ареала. Первоначальное заселение такой зимовки не могло быть случайным. Наиболее вероятно, что оно произошло после обнаружения прудовыми ночницами Староладжской пещеры во время осенних кочевки юго-восточного направления, вдоль линии побережья Ладожского оз. и берега реки Волхов. Однако существует вероятность и межвидовых взаимодействий у летучих мышей при поиске зимних убежищ.

Таким образом, годовой цикл пространственной структуры популяции прудовой ночницы, в первую очередь приуроченность к одной массовой зимовке, ограниченность дальности миграционных бросков, летний биотопический консерватизм и наличие осеннего скопления хорошо объясняют неравномерность распространения вида по ареалу.

Оценка численности и ее динамика

Оценка количества особей популяции в целом зависит, в первую очередь, от понимания характера распределения учетных в пределах ареала особей (концентрация, дисперсия, перемещение, оседлость) и выявления факторов, лимитирующих численность. Исследуя про-

странственную структуру, мы можем говорить и о численности, степени изолированности, и истории происхождения популяции.

Основной посылкой современных оценок численности прудовых ночниц является признание того факта, что на зимовках учитывается небольшая часть популяции, так как летом учитывается значительно больше особей, чем зимой [Limpens et al., 2000]. Однако в связи со склонностью прудовой ночницы образовывать крупные скопления на зимовках и небольшой численностью вида, эти зимовки должны быть редки и разнесены на большие расстояния. Кроме того, прудовые ночницы способны улетать с места зимовки на дистанции до 300 км. Эти особенности и плохая предсказуемость направления миграций, скорее всего, не позволяли до настоящего времени обнаружить большую часть зимовок. Летние же учеты зачастую проводились в местах концентрации прудовых ночниц, а эти данные экстраполировались на значительные территории без учета биотопической приуроченности кормовых участков.

В нашем случае оценки численности на зимовках и в летних местообитаниях мало различаются. Это объясняется тем, что летом и зимой мы имеем дело с одними и теми же особями, и нет оснований утверждать, что за пределами основной колонии есть много зимующих прудовых ночниц.

Учеты численности на зимовках по стандартной методике за три последних года показали стабильный рост численности популяции прудовой ночницы региона. Эта тенденция прослеживается с 50-х гг. прошлого века [Стрелков, 1958; Ильинский и др., 1998; Чистяков, 1999]: 1955 г. – 91 экз., 1998 г. – 216, 2008 г. – 956, 2009 г. – 1 228, 2010 г. – 1 296 экз.

По всей вероятности, формирование стабильной массовой зимовки способствует благополучию популяции. В рассматриваемом регионе такая зимовка и наличие доступного для недалеких миграций достаточного количества летних кормовых местообитаний привели к росту численности. Оценка максимальной емкости летних биотопов позволяет говорить о возможности дальнейшего незначительного роста численности популяции прудовых ночниц в пределах 30 %. Однако концентрация на зимовке при бесконтрольном посещении пещеры туристами, в определенных случаях (массовый сбор зверьков, разведение костров) может привести к прямому уничтожению большинства зимующих особей и катастрофическому снижению численности популяции. Вместе с тем основным лимитирующим фактором для

роста численности прудовой ночницы в регионе следует считать наличие летних местообитаний.

Освоение прудовыми ночницами Ленинградской области, по всей видимости, имеет не очень давнюю историю. Пещеры, образовавшиеся на месте заброшенных штолен, начали появляться в начале XIX в. Значительный рост численности на зимовке за последние 50 лет говорит о выгодной для вида совокупности природных условий, удачном приспособлении к ним свойственного виду цикла пространственной структуры, а также о короткой истории популяции.

Необходимо подчеркнуть, что до сих пор для прудовой ночницы не получено прямых подтверждений существования сотен тысяч особей. Обычно обнаруживаются или единичные экземпляры, или скопления в несколько десятков или сотен особей [Ильин, 1994; Газарян, 2004]. Большее скопление обнаружено только в одном подземелье – пещерах Самарской Луки – около 1000 экземпляров. При этом было установлено, что прудовые ночницы наиболее требовательны к микроклимату пещер – им необходима высокая температура и влажность воздуха [Смирнов и др., 2008; Смирнов, Вехник, 2009]. Это означает, что подходящих убежищ для них относительно немного. В некоторых частях территории, на которой можно было бы ожидать находки прудовой ночницы (Поволжье), отмечается общее снижение численности летучих мышей по причине уменьшения количества пригодных для них биотопов [Ильин и др., 2003]. Таким образом, есть все основания для пересмотра последних оценок численности данного вида, а также для включения его в списки охраняемых на всей территории России.

Заключение

Прудовая ночница, по крайней мере, на северной границе ареала, является исключительным стенобионтом. Численность популяции прудовых ночниц региона растет, но лимитирована в первую очередь ограниченным количеством пригодных летних местообитаний. Кроме этого, условия зимовки, с учетом консервативности вида, имеют явную угрозу, в первую очередь, от фактора антропогенного беспокойства. Особенности годового цикла пространственной структуры прудовых ночниц, ограниченность миграционных дистанций, дефицит летних местообитаний и привязка к одной зимовке с высокой концентрацией особей достаточно хорошо объясняют мозаичность ареала

вида. Мозаичность ареала не позволяет экстраполировать данные локальных учетов на значительные территории. Исходя из этого, следует полагать, что нижние пределы численности, указываемые некоторыми авторами, более вероятны, чем принятые в последнее время на основании широкой экстраполяции. В связи с тем, что вид подвержен серьезным угрозам во все периоды оседлости, предлагается повысить его природоохранный статус.

Авторы выражают признательность Г. А. Носкову, Т. А. Рымкевич за конструктивную помощь в редактировании текста, Риитте Хемми за содействие в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда “People’s trust for endangered species” и в рамках российско-финляндского проекта «ГЭП-анализ на Северо-Западе России».

Литература

Богдарина С. В., Стрелков П. П. Распространение рукокрылых (Chiroptera) на севере европейской России // *Plecotus et al.* 2003. N 6. P. 7–29.

Газарян С. В. Прудовая ночница *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) – новый вид фауны рукокрылых Кавказа // *Plecotus et al.* 2004. N 7. P. 102–104.

Ильин В. Ю. Зимовка рукокрылых на юге лесостепной зоны правобережного Поволжья // *Фауна и экология животных. Пенза: Пензенский гос. пед. инст., 1994. С. 3–21.*

Ильин В. Ю., Смирнов Д. Т., Яняева Н. М. Влияние антропогенного фактора на рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Поволжья // *Экология.* 2003. № 2. С. 134–140.

Ильинский И. В., Пчелинцев В. Г., Соколов Б. В., Чистяков Д. В. Современное состояние зимовки рукокрылых (Chiroptera Vespertilionidae) в Саблинских пещерах // *Вестник СПбГУ.* 1998. Вып. 1. С. 3–9.

Кузякин А. П. Летучие мыши. М.: Советская наука, 1950. 443 с.

Попов И. Ю., Ковалёв Д. Н., Островский А. Н. Звери подземелья // *Природа.* 2009. № 9. С. 59–67.

Смирнов Д. Г., Вехник В. П. Одиночная и групповая организация особей в сообществе рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Самарской Луки // *Изв. РАН. Сер. Биол.* 2009. № 1. С. 88–94.

Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М. и др. Пространственная структура сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // *Изв. РАН. Сер. Биол.* 2008. № 2. С. 243–253.

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

Стрелков П. П. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 1. *Vespertilio murinus* L. *Plecotus et al.* 2001. N 4. P. 25–41.

Стрелков П. П. Материалы по зимовкам перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 2. *Nyctalus noctula* // *Plecotus et al.* 2002. N 5. P. 35–57.

Стрелков П. П. Экологические наблюдения за зимней спячкой летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Ленинградской области // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 48. С. 251–303.

Чистяков Д. В. Оценка современного состояния зимовок рукокрылых (Chiroptera Vespertilionidae) Ленинградской области // Вестник СПбГУ. 1999. Сер. 3. Вып. 1 (№ 3). С. 41–47.

Чистяков Д. В. Оценка современного состояния зимовок рукокрылых (Chiroptera Vespertilionidae) Ленинградской области // Вестник СПбГУ. 1999. Сер. 3. Вып. 1 (3). С. 41–47.

Britton A. R. C., Jones G., Rayner J. M. V. et al. Flight performance, echolocation and foraging behavior in pond bats, *Myotis dasycneme* (Chiroptera:

Vespertilionidae) // *J. Zool. London.* 1997. V. 241 (3). P. 503–522.

Horáček I., Hanák V., Gaisler J. Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review. Krakow, Proceedings of the VIII-th EBRs 2000. N 1. P. 11–157.

Hutson A. M., Aulagnier S. & Nagy Z. 2008. *Myotis dasycneme*. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 17 November 2009.

Jens Rydel. *Eptesicus nilssonii*. Mammalian species. 1993. N 430. P. 1–7.

Limpens H. J. G. A., Lina P. H. C., Hutson A. M. Action plan for the conservation of the pond bat in Europe (*Myotis dasycneme*) // Council of Europe. Nature and Environment. 2000. N 108. 50 p.

Recherche de sites par espèce: Mammifères: Vespertilion des marais (*Myotis dasycneme*) <http://natura2000.environnement.gouv.fr/especes/1318.html> Downloaded on 17 November 2009.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ковалев Дмитрий Николаевич

ведущий научный сотрудник
ГОУ ВПО Санкт-Петербургский государственный университет, биолого-почвенный факультет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, Россия, 198504
эл. почта: dimakov@list.ru
тел.: +7921 9981219

Попов Игорь Юрьевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
ГОУ ВПО Санкт-Петербургский государственный университет, биолого-почвенный факультет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, Россия, 198504
эл. почта: igorioshapopov@mail.ru
тел.: (812)3289703

Kovalyov, Dmitry

Faculty of Biology and Pedology, St. Petersburg State University
7/9 Universitetskaya Nab., 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: dimakov@list.ru
tel.: +7921 9981219

Popov, Igor

Faculty of Biology and Pedology, St. Petersburg State University
7/9 Universitetskaya Nab., 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: igorioshapopov@mail.ru
tel.: (812)3289703

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 681.3

СОВРЕМЕННЫЕ ИНФОРМАЦИОННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ И РАЗВИТИЕ СЕТИ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ (НА ПРИМЕРЕ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ)

**А. Ф. ТИТОВ¹, В. Т. ВДОВИЦЫН¹, А. М. КРЫШЕНЬ¹,
В. А. ЛЕБЕДЕВ², А. К. ПОЛИН³**

¹ Карельский научный центр РАН

² Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН

³ Институт геологии КарНЦ РАН

Представлены основные подходы к созданию информационно-аналитической системы поддержки и сопровождения междисциплинарных исследований природных ресурсов и окружающей среды региона с целью формирования репрезентативной сети ООПТ Республики Карелия. Основное внимание уделено вопросам разработки комплексной онтологии по естественным наукам, охватывающим предметные области исследований участников проекта, которая положена в основу технологий систематизации и поиска научной информации. Также представлено описание картографического сервиса, разработанного на основе пакета MapServer v.4.10.3 и стандартов Open Geospatial Consortium с использованием программной оболочки P.MAPPER v.3.2. и технологии AJAX.

Ключевые слова: особо охраняемые природные территории, информационная система, геоинформационная система.

**A. F. Titov, V. T. Vdovitsyn, A. M. Kryshen', V. A. Lebedev, A. K. Polin.
APPLICATION OF MODERN INFORMATION TECHNOLOGIES IN
PROTECTED AREA NETWORK DEVELOPMENT (CASE STUDY OF KARELIA)**

The paper presents the main approaches to the creation of the information analysis system for support and maintenance of interdisciplinary studies of regional natural resources and environment with view of establishment of a representative PA network in Republic of Karelia. It focuses on developing the comprehensive ontology of the natural sciences, covering the subject areas of project participants' research, which was chosen as the basis for the technology of scientific data systematization and retrieval. The paper also contains the description of the map service developed on the basis of MapServer v.4.10.3 and Open Geospatial Consortium standards using P. MAPPER v.3.2. program shell and AJAX technology.

Key words: protected areas, information system, geoinformation system.

На протяжении нескольких десятилетий учеными КарНЦ РАН активно ведутся разноплановые исследования природных ресурсов Карелии, благодаря которым к настоящему времени собрана обширная и уникальная научная информация. При этом одним из наиболее активно развивающихся в последние годы научных направлений являются комплексные (мультидисциплинарные) исследования, связанные с созданием и развитием сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Республики Карелия. Важно, что в современных условиях определение общей стратегии сохранения природы, оптимальный выбор территорий, отвечающих определенному набору критериев, предъявляемых к ООПТ [Научное обоснование..., 2009], не может осуществляться без применения современных информационных технологий. Поэтому с целью развития, интеграции и эффективного использования электронных научных информационных ресурсов (карт, электронных научных публикаций, баз данных и т. п.) в КарНЦ РАН в настоящее время разрабатывается с использованием ГИС- и Веб-технологий и методов онтологического моделирования проект по созданию информационно-аналитической системы (ИАС) поддержки и сопровождения научных исследований «Природные ресурсы Карелии» – <http://ias.krc.karelia.ru> [Титов и др., 2010].

Как показывает анализ, значительную часть электронных научных информационных ресурсов, имеющихся в КарНЦ РАН, составляют именно пространственно распределенные данные (карты, схемы и т. п.). Цифровой картографический фонд постоянно пополняется по результатам исследований в рамках различных международных проектов, программ Президиума и Отделений РАН, грантов РФФИ, а также договорных НИР [Полин и др., 2005; Литинский, 2007; Антипин и др., 2008]. При этом наряду с использованием коммерческих программ настольной картографии (MapInfo 6.0 и 8.5, ArcView3.2, ArcGIS 9.2.) используется и свободно распространяемая ГИС-программа «GRASS» (Geographic Resources Analysis Support System, <http://grass.itc.it/>).

Вполне понятно, что накопленный обширный фактический материал по природе, культуре и экономике Карелии требует определенной систематизации. Кроме того, необходимо сделать эти материалы доступными в справочном режиме для возможно более широкого круга потенциальных пользователей. Среди коммуникационных аспектов организации научного общения выделим две основные активно раз-

вивающиеся в последнее время технологии доступа к данным и их представления.

1) ГИС-технологии – это современная ресурсоемкая технология представления географической и территориально привязанной информации. Однако высокая ее стоимость ведет к тому, что данная технология, как правило, используется на ограниченном числе рабочих мест.

2) Интернет-технологии, которые максимально приспособлены для использования на любом рабочем месте и с минимальными затратами обеспечивают стандартизованный доступ к самой разнообразной информации.

Совместная реализация этих информационных технологий позволяет создавать информационные ресурсы в среде архитектуры client/server и обеспечивает взаимодействие между пространственной и атрибутивной информацией. Особенно активно это направление стало развиваться в связи с появлением технологии AJAX (от англ. Asynchronous Javascript and XML – «асинхронный JavaScript и XML»), применение которой позволяет существенно сократить трафик, уменьшить нагрузку на сервер и сократить время реакции интерфейса клиента (т. е. позволяет делать динамические запросы к серверу без видимой перезагрузки веб-страницы) [Кошкарёв, 2008]. Отметим, что AJAX стал особенно популярен после использования его компанией Google в сервисах «Gmail», «Google Maps» и «Google Suggest».

Одновременно в связи с наблюдаемой тенденцией перехода на свободно распространяемое программное обеспечение (ПО), был осуществлен переход с ASP и ASP-map на PHP и GeoServer. PHP – это альтернатива ASP, разрабатываемая по модели Open Source (с открытым исходным кодом), которая работает на множестве платформ, включая Linux и Windows.

Таким образом, при построении ИАС мы используем свободно распространяемое ПО в формате LAMP – «стандартный» набор для создания веб-сайтов (Linux, Apache, MySQL, PHP). При этом в данной разработке используются следующие Linux-версии соответствующих программных продуктов – Apache v. 2.2.4, PHP v. 5.2.3, MySQL v.5.0.45. Для Web-сервера используется Ubuntu Server v.7.10, а для GeoWeb-сервера – MapServer v. 4.10.3, который является очень мощным инструментом создания картографических web-сервисов и по своей функциональности не уступает платному ПО, а по части легкости переконфигурирования и интеграции с СУБД превосходит многие из них. Исходно MapServer разрабатывался учеными и

специалистами Университета Миннесоты совместно с Департаментом Природных ресурсов штата Миннесота и NASA, а в настоящее время поддерживается в рамках проекта Terra SIP. Инструментарий, используемый для визуализации карт – P.MAPPER v.3.2.0.

Топографическая привязка картографического материала проводилась нами на основе цифровых векторных топографических карт М 1 : 1 000 000 (Аэрогеодезия, 1993 г.). Для более детального изучения территории использовалась цифровая топооснова М 1 : 200 000 как в растровом (ВТУ ГШ 1993 г.), так и векторном форматах.

Ряд территорий (как правило, территории ООПТ) имеют более детальное картирование природных объектов (например, карты четвертичных отложений и болотных объектов ООПТ «Толвоярви», «Койтайоки», «Тулос», «Калевальский») с корректировкой картографического материала сканерным космическими снимками LANSAT-7 различных лет. Большой популярностью для геопривязки природных объектов пользуется также мозаика из сцен Landsat 7/ETM+ (актуальность данных 1999–2002 гг.). Данные представляют собой трехканальные (используется комбинация каналов 7-4-2) мозаики (Global Land Cover Facility (<http://glcf.umiacs.umd.edu>)).

В рамках создания ИАС для решения задач систематизации и организации поиска разнородной научной электронной информации нами разрабатывается подход, основанный на совместном применении ГРНТИ и методов онтологического моделирования.

Для построения и развития комплексной предметной онтологии в рамках проводимых исследований природы Карелии привлечены ведущие специалисты из научных учреждений КарНЦ РАН в области биологии, сельского и лесного хозяйства, геологии, гидрологии и др. Применительно к природоохранной тематике в настоящее время разработаны и реализованы технологии: предметизации публикаций по отношению к рубрикам ГРНТИ с формированием соответствующего электронного каталога (систематизация по ГРНТИ); индексации публикаций с формированием базы данных индексов; формирования тематического запроса на поиск документов с использованием онтологии; поиска документов как по рубрикам ГРНТИ, так и по сформированному логическому условию отбора, а также технологии загрузки и редактирования онтологии [Вдовицын, Лебедев, 2008, 2010].

Основные номенклатуры терминов и названий объектов, отображенных на карте и опи-

санных в соответствующих атрибутивных базах данных, электронных научных публикациях и электронных коллекциях, показаны ниже:

- коренная геология, типы геологических тел, горные породы с разновидностями, геохронологическая шкала;
- тектоника, тектонические циклы, пликативные структуры, тип складки, вид складки, форма складки, дизъюнктивные структуры, вид разрыва, разлома, тип надвига, сброса;
- четвертичная геология, типы и формы рельефа, четвертичные отложения;
- минерально-сырьевые ресурсы, металлические полезные ископаемые, неметаллические полезные ископаемые;
- гидрография, названия рек, озер, водохранилищ, каналов, списки характеристик;
- почвы, типы и виды почв, материнские породы, биопродуктивность;
- ландшафты, типы ландшафтов;
- болота, названия болот и систем, типы болотных участков, массивов и болотных систем;
- леса, типы лесов, типы лесных ландшафтов, лесные биогеоценозы;
- биологические ресурсы, виды ресурсов: ресурсы растительного мира, ресурсы животного мира, характеристики;
- особо охраняемые природные территории (ООПТ), названия ООПТ, категории ООПТ;
- населенные пункты;
- дороги.

Поиск необходимой пользователю информации в ИАС может быть осуществлен (помимо обращения к цифровой карте) по некоторому условию, содержащему тематические термины в их логической связи. Построить такое условие не просто. Поэтому предусмотрен сервис построения тематических запросов с использованием онтологии. Сначала пользователь выбирает требуемую рубрику рубрикатора ГРНТИ, после чего ему визуализируется соответствующий раздел таксономии, в котором он должен отметить интересующие его термины. Этот список терминов на следующем этапе используется для построения запроса.

Таким образом, главной особенностью разрабатываемой системы (наряду с применением современных ГИС и Web-технологий) является создание и использование онтологии для систематизации и структурирования разнородной научной информации и разработка на ее основе эффективной системы информационного поиска. При этом предполагается, что по запросу пользователя система сможет предоставлять ему не только соответствующие

тематические слои и атрибутивную информацию из баз данных, но и другую сопутствующую научную информацию (электронные научные публикации по теме запроса, документы из электронных библиотек и т. п.), соответствующие его информационным потребностям. Для этого разработана оригинальная технология индексации электронных научных информационных ресурсов, созданных в институтах КарНЦ РАН и других научных организациях. Такой подход к созданию ИАС даст возможность специалистам оперативно анализировать большие объемы разнородной научной информации. Тем самым мы стремимся добиться повышения уровня информационного обеспечения исследователей, в частности, ведущих междисциплинарных исследований природных ресурсов и окружающей среды региона с целью формирования и развития репрезентативной сети ООПТ Республики Карелия.

Работы по созданию данной информационной системы поддерживаются грантами РФФИ № 09-07-12074 офи. м и № 08-07-00085а. Авторы статьи выражают благодарность разработчикам основных программных сервисов ИАС Н. Б. Луговой, М. В. Гушкалову, В. Г. Старковой, а также всем сотрудникам научных учреждений КарНЦ РАН, участвующим в формировании комплексной онтологии, соответствующих тематических слоев и атрибутивной информации.

Литература

Антипин В. К., Токарев П. Н. Разработка методики составления электронных картографических баз данных растительных ресурсов болот Карелии // Труды

Карельского научного центра РАН. Серия Биогеография. Вып. 12. Петрозаводск, 2008. С. 3–8.

Вдовицын В. Т., Лебедев В. А. Онтологии для тематического поиска данных в коллекциях электронной библиотеки // Труды X Всерос. науч. конф. «Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции», Дубна, Россия, 7–11 октября 2008 г. С. 63–69.

Вдовицын В., Лебедев В. Технологии систематизации и поиска электронной научной информации с применением онтологий // Информационные ресурсы России. 2010. № 5. С. 6–10.

Кошкарев А. В. Инфраструктура пространственных данных Финляндии // Пространственные данные. 2008. № 1. – <http://www.gisa.ru/44536.html>.

Литинский П. Ю. Трехмерное моделирование структуры и динамики таежных ландшафтов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 107 с.

Научное обоснование развития сети особо охраняемых природных территорий в Республике Карелия / Под ред. А. Н. Громцева. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 112 с.

Полин А. К., Скворцова А. С. Применение ГИС и Интернет-технологий для информационного обеспечения процессов рационального природопользования Республики Карелия // Проблемы рационального использования природного и техногенного сырья Баренцева региона в технологии строительных и технических материалов. Материалы второй Междунар. науч. конф. Петрозаводск, 2005. С. 170–172.

Титов А. Ф., Вдовицын В. Т., Лебедев В. А., Полин А. К. Информационно-аналитическая система поддержки и сопровождения исследований природных ресурсов региона // Труды XII Всерос. науч. конф. «Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции». RCDL-2010, Казань. 13–16 октября 2010 г. 2010. С. 529–534.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Титов Александр Федорович

зав. лаб. экологической физиологии растений, чл.-кор. РАН, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: krcras@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

Вдовицын Владимир Трофимович

руководитель лаб. информационных компьютерных технологий, к. ф.-м. н.
Институт прикладных математических исследований КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: vdov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769679

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: krcras@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710

Vdovitsyn, Vladimir

Institute of Applied Mathematical Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vdov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769679

Крышень Александр Михайлович

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kryshen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769601

Лебедев Виктор Алексеевич

старший научный сотрудник, к. э. н.
Институт прикладных математических исследований
КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: VI777@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 766312

Полин Александр Константинович

ведущий научный сотрудник, к. ф.-м. н.
Институт геологии КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: polin@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783630

Kryshen', Alexandr

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: kryshen@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769601

Lebedev, Viktor

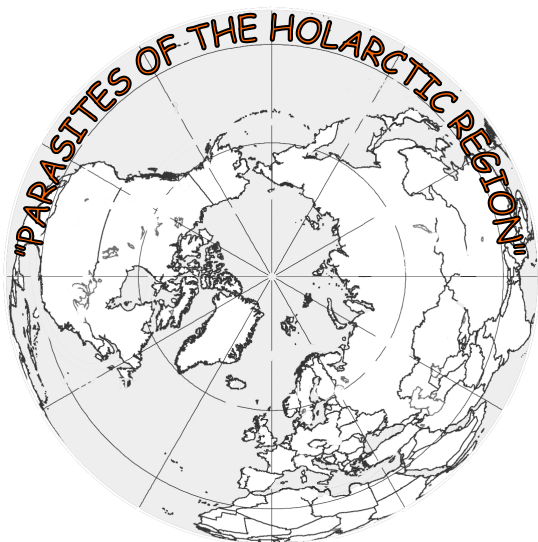
Institute of Applied Mathematical Research, Karelian Research
Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: VI777@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 766312

Polin, Alexandr

Institute of Geology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: polin@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783630

ХРОНИКА

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ «ПАРАЗИТЫ ГОЛАРКТИКИ» (Петрозаводск, 4–8 октября 2010 г.)



4–8 октября 2010 г. в Институте биологии Карельского научного центра РАН проходил Международный симпозиум «Паразиты Голарктики». Организаторами симпозиума выступили лаборатория паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН, лаборатория паразитических червей ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург) и Паразитологическое общество при РАН. Симпозиум проводился при финансовой поддержке ОБН Российской академии наук, РФФИ, грант 10-04-06108-г, ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг.

В работе симпозиума приняло участие более 70 человек, представлявших институты РАН, научно-исследовательские организации, вузы России, а также научные и образовательные учреждения Украины, Белоруссии, Азербайджана, Армении, Грузии, Ира-

на, Ирака, Индии, Италии, Чехии, Венесуэлы. Симпозиум сохранил все лучшие традиции и опыт предыдущих конференций. Он позволил объединить и обсудить накопленный за последнее время новый теоретический и практический опыт не только российских специалистов, но и ученых из многих других стран и внес существенный вклад в развитие паразитологии. Активное участие в работе симпозиума принимали молодые ученые, педагоги, аспиранты и студенты.

Научная программа конференции включала рассмотрение и обсуждение основных результатов исследований по различным направлениям современной паразитологии. Выступления ведущих специалистов освещали широкий круг вопросов, связанных с фауной, динамикой численности и структурой сообществ паразитов наземных и водных животных, а также растений. Рассматривались закономерности пульсации ареалов, некоторые гипотезы изменения и эволюции фауны паразитов Голарктики. Тематика ряда докладов была посвящена разработкам современных вопросов экологии, систематики, цитологии и генетики паразитов. Рассматривались вопросы, связанные с проблемой вида, внутривидовой изменчивости и полиморфизма паразитов, демонстрирующие результаты, полученные как традиционными морфологическими методами, так и современными генетическими методами исследований. Особое внимание отводилось проблемам природно-очаговых заболеваний и инфекций, опасных для человека и животных. Анализировались естественные и антропогенные причины динамики ареалов иксодовых клещей и кровососущих комаров.

Участники симпозиума заслушали и обсудили 10 пленарных докладов, 51 устное сообщение и 15 стендовых презентаций. Первый день работы симпозиума был посвящен пленарным докладам. В докладе Е. П. Иешко (ИБ КарНЦ РАН) дан анализ современных представлений о паразитизме как экологическом явлении, подходам и методам его изучения. Изложены современные подходы к моделированию численности паразитов. Показано, что существующие природные паразитарные системы в большинстве случаев устойчивы. Агрегированность распределения паразитов в популяции хозяев является результатом действия двух разнонаправленных факторов, определяемых как сопротивляемость хозяина и приживаемость паразита. В этой связи оценки параметров k и p негативно-биномиального распределения могут быть использованы как показатели, отражающие динамику взаимодействия в системе «паразит – хозяин». При этом k характеризует изменения заражения, связанные с различиями в индивидуальной устойчивости и силе иммунных реакций хозяина, а p определяет успех приживаемости и размножения паразитов. Проведение подобных исследований имеет хорошие перспективы в развитии понимания природы паразитизма, его места и роли в существовании и динамике сообществ. В докладе К. В. Галактионова (ЗИН РАН) рассмотрены вопросы молекулярной таксономии, филогении и связанной с ними проблемы исторической биогеографии некоторых трематод птиц морского прибрежного комплекса на примере микрофаллид группы “*rugmaeus*” (МГП) (Microphallidae) – широко распространенных паразитов морских уток, чаек и куликов на побережье морей Голарктики. Топология полученных филогенетических деревьев указывает на то, что обособление общего предка этих паразитов от линии *M. similis* могло произойти после экспансии тихоокеанских *Neritrema* в арктическую Атлантику вслед за первым открытием Берингова пролива в плиоцене (около 3,5 млн лет тому назад). Местообитания в арктической Атлантике послужили центром для последующего расселения и видообразования МГП. С. В. Зиновьева (ИПЭЭ РАН) показала, что иммунитет растений к фитопатогенам является одним из важнейших факторов развития взаимоотношений между партнерами: морфофункциональное состояние и особенности развития фитопаразитических нематод на различных по устойчивости сортах растений (томатов, картофеля) имеют определенную специфику. Иммунный статус растений оказывает весьма существенное влияние на популя-

цию паразитов (размеры, продолжительность жизненного цикла, плодовитость, возрастная половая структура) и приводит к формированию полиморфной структуры в пределах вида фитонематод. В докладе Л. В. Аникиевой (ИБ КарНЦ РАН) показаны широкие адаптивные возможности паразитов, которые проявляются в динамике фенотипического разнообразия и структуры популяции. Особенности морфологии, разная направленность изменчивости признаков и ослабление коррелятивных связей свидетельствуют о формировании адаптивных модификаций паразитов, под защитой которых в новых условиях может происходить перестройка их генотипа. Л. Г. Поддубная (ИБВВ РАН) на примере представителей малоизученной группы плоских червей Gyrocotylidae, являющихся паразитами спирального клапана глубоководных цельноголовых рыб (химер) отряда Holoccephala, выявила значение ультраструктурных признаков для определения филогенетического родства Gyrocotylidae в ряду церкомероморфных червей. Интересные факты биологии гирокотилид как классический образец их паразитирования – наличие пары червей в одной рыбе – функциональной единицы для перекрестного оплодотворения, а также заражение определенной стадии развития червей в конкретной возрастной группе химер объяснены с позиций древних эколого-эволюционных взаимоотношений реликтовых червей и примитивных палеозойских цельноголовых рыб. Г. И. Атрашкевич (ИБПС ДВО РАН) представил современный обзор данных о видовом разнообразии скребней (Acanthocephala) азиатской Субарктики. Изучение биоты Субарктики как особого типа физико-географической среды издавна привлекает внимание биологов различных специальностей, в том числе паразитологов. Инвентаризация скребней азиатской Субарктики показала их высокое таксономическое и экологическое разнообразие, отражающее общую характерную черту типа – относительно большое число таксонов высокого ранга. Большинство видов скребней (46) представлено паразитами птиц, из которых не менее 36 зарегистрированы у водоплавающих, рыбоядных и околородных птиц и только 10 – у «типично наземных» воробьиных птиц. Скребни 16 видов – паразиты рыб (12 – пресноводных, 4 – морских и проходных). Скребни 10 видов облигатно паразитируют у млекопитающих: девять – у морских (ластоногих и китообразных) и только один (*Moniliformis clarki*) – у наземных. Коллективом авторов Л. И. Груздевой, Е. М. Матвеевой, А. А. Суцук (ИБ КарНЦ РАН) представлены сведения о паразитических

нематодах биоценозов Карелии – важной составляющей сообществ почвенных организмов, а в северных биоценозах – наиболее многочисленной группы, где представители микро- и мезофауны значительно уступают нематодам по численности и богатству видового состава. Фитонематоды являются облигатными или факультативными паразитами растений. Питаясь за счет живых растений, они влияют на их рост, развитие и продуктивность. Особый интерес представляют данные, характеризующие фауну нематод луговых ценозов островов Белого моря, Онежского и Ладожского озер. По своему происхождению и природным условиям данные биоценозы являются уникальным примером формирования послеледниковой почвенной фауны биотопов, в разной степени затронутых хозяйственной деятельностью человека.

Начиная со второго дня работа симпозиума проводилась по пяти секциям. Представленные доклады в секции № 1 «Фауна, систематика и филогения паразитов» охватывали вопросы фауны, систематики и филогении паразитов широкого круга хозяев: паразитов моллюсков, крабов, амфибий, морских и пресноводных рыб. Особое внимание уделялось паразитическим членистоногим и гельминтам мелких млекопитающих, рукокрылых и птиц. Представлены зоогеографические и молекулярно-генетические закономерности становления фауны различных паразитических групп. Так, например, Ю. И. Бакай дал детальную характеристику формирования фауны паразитов золотистого морского окуня *Sebastes marinus*. А. Н. Карасевым с соавторами рассмотрены материалы по паразитам криопелагических рыб Карского моря и сопредельных вод. Е. В. Кочерга изложены результаты исследования гельминтофауны рыб бассейна реки Амур. А. В. Кривопаловым рассмотрены вопросы становления гельминтофауны мышеобразных грызунов обширного района, охватывающего юг западной и средней Сибири. Г. Н. Доровских предложены новые теоретические подходы к изучению структуры паразитофауны рыб в связи с размерами паразитов. Секция № 2 «Экология, популяционная биология паразитических организмов и взаимоотношения в системе „паразит – хозяин“» охватывала вопросы циркуляции опасных природно-очаговых заболеваний (малярии, чумы, клещевого энцефалита, арбовирусных инфекций, боррелиозов) в природных комплексах и оценку роли различных переносчиков болезней (блох, клещей и др.). Представлены сообщения о популяционной биологии, особенностях экологии и многолетней динамике массовых гельминтов хищных млекопитаю-

щих. Показаны экологические и возрастные особенности формирования паразитофауны рыб, млекопитающих и птиц. Р. Р. Драб представлены многолетние данные, характеризующие изученность и распространенность арбовирусных инфекций среди членистоногих Ривненской области западной Украины. А. Н. Пельгуновым выполнен подробный качественный анализ распределения по хозяевам дилепидид (сем. *Dilepididae* Fuhrman, 1907) куликов. Г. И. Извековой с соавторами рассмотрены закономерности влияния *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda) на активность пищеварительных ферментов леща. Результаты исследований физиологических аспектов отношений «паразит – хозяин» были представлены в докладе М. М. Куклиной на примере взаимоотношений моевки *Rissa tridactyla* и цестоды *Alcataenia larina* (Cestoda: *Dilepididae*). В рамках работы секции № 3 «Биохимия, молекулярная биология и иммунология паразитов» рассмотрены механизмы генетической и иммунно-физиологической устойчивости хозяев к заражению паразитами. Представлены современные данные по оценке особенностей естественной резистентности и приобретенного иммунного ответа хозяев на паразитарную инвазию. Рассмотрены результаты молекулярно-генетических исследований с использованием ПЦР-анализа в изучении взаимоотношений «паразит – хозяин» и диагностики гельминтозов и инфекций. Большой интерес вызвал доклад Л. В. Контримачуса и коллектива авторов, представивших современные данные о филогеографии цестоды бурозубок *Monocercus arionis* (*Dilepididae*) в Средней Европе по результатам анализа митохондриальной ДНК. На примере трематод рода *Crepidostomum* (Trematoda: *Allocreadiidae*) Д. М. Атопкиным и М. Б. Шедько рассмотрены филогенетические связи паразитов на юге Дальнего Востока России. О. Н. Жигилевой предпринята попытка оценить корреляцию между зараженностью трематодами и генетическими параметрами популяций сибирских карповых рыб. В ходе работы секции № 4 «Биология, морфология и ультраструктура паразитов» рассмотрены новые данные о строении паразитов – морфологии сколекса, нервной и половой систем у различных видов цестод, особенностях жизненных циклов плоских червей и плодовитости трематод. Так, например, Ж. В. Корневой и С. А. Корниенко были представлены последние достижения в изучении ультраструктуры матки и формировании синкапсул у *Ditestolepis diaphana* (Cestoda: *Cyclophyllidae*). В докладе К. В. Регель впервые выявлено участие пиявки *Erpobdella octoculata* L.



в жизненных циклах *Kowalewski* *parvula* [Kowalewski, 1904] и *Kowalewski* *formosa* [Dubinina, 1953] comb. nov. в бассейне Колымы. Работа секции № 5 «Паразитарные сообщества в условиях антропогенно трансформированных экосистем. Паразитологические проблемы аквакультуры и сельского хозяйства, изучение эпизоотий патогенных видов паразитов» позволила рассмотреть и оценить экологические риски, связанные с инвазией новых видов животных и паразитов, изучить закономерности устойчивости и динамики природных очагов опасных заболеваний (энцефалит, бо-

лезнь Лайма, туляремия, некоторые гельминтозы), формирующих эпидемиологическую ситуацию и уровень опасности для человека и животных. В докладе С. В. Бугмырина и Л. А. Беспятовой представлены результаты мониторинга численности клещей *Ixodes persulcatus* в среднетаежной подзоне Карелии, свидетельствующие о начале очередной 4-летней фазы подъема численности этого вида и обострении общей эпидемиологической ситуации. Ю. Ю Барской с соавторами исследована проблема гиродактилеза лососевых рыб, которая стала весьма актуальной для

Карелии в связи с динамично развивающейся отраслью рыбного хозяйства – садковым товарным форелеводством на внутренних озерах. Получены данные, характеризующие распространение, генетическую и морфологическую структуру опасного паразита лососевых рыб *Gyrodactylus salaris* RBT. Участники симпозиума не обошли своим вниманием и стендовые доклады, тематика которых в целом совпадала с вопросами и проблемами, поднятыми в устных сообщениях.

На закрытии симпозиума «Паразиты Голарктики» научный комитет и участники симпозиума отметили, что научными организациями всех стран-участниц симпозиума выполнен значительный объем исследовательских работ и получены новые оригинальные результаты по изучению различных аспектов фауны паразитов, цитологии, биохимии, генетики и паразито-хозяйинных отношений у разных видов организмов. В принятой резолюции было указано, что изучение паразитов животных и растений в естественных и трансформированных сообществах – одно из приоритетных фундаментальных направлений исследований ведущих науч-

ных школ мира. Изучение паразитизма, проблемы инвазийных видов приобретают все большую актуальность в связи с ростом антропогенного воздействия на биосферу и ее составляющие. Заслушанные доклады и дискуссии по основным направлениям паразитологии показали актуальность и высокий уровень представленных сообщений. Симпозиум способствовал сохранению и развитию традиций действующих школ России и зарубежья, восстановлению и укреплению научных связей между учеными из различных стран, формированию приоритетов развития современной паразитологии.

К началу симпозиума был издан сборник научных статей «Паразиты Голарктики» (Петрозаводск, 2010), в который вошли материалы не только участников симпозиума, но и тех докладчиков, которые не смогли приехать на симпозиум по тем или иным причинам. По объему материалов (21,4 п.л. в 2-х томах), разнообразию направлений и объектов исследований сборник отражает успехи современной паразитологии.

Е. П. Иешко, Д. И. Лебедева, Л. В. Аникиева

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ ШУБИН (к 85-летию со дня рождения)



29 октября 2010 г. исполнилось 85 лет со дня рождения профессора, доктора биологических наук, заслуженного деятеля науки РФ, заслуженного лесовода КАССР Владимира Ивановича Шубина – известного в России и за рубежом ученого в области лесовосстановления и лесной микологии. В. И. Шубин родился 29 октября 1925 г. на станции Исакогорка Северной железной дороги в Архангельской области в семье служащих. Летом 1941 и 1942 гг.

он работал на лесных озерах в рыболовецкой артели от железнодорожной столовой. В январе 1943 г. из десятого класса школы был призван в армию. После окончания пулеметного училища 18-летний лейтенант, командир пулеметного взвода участвовал в боях на Ленинградском и 2-м Белорусском фронтах, войну закончил в Германии.

Демобилизовавшись из армии в 1946 г., Владимир Иванович поступает на лесохозяйственный факультет Архангельского лесотехнического института, после окончания которого в 1951–1954 гг. обучается в аспирантуре при Карело-Финском филиале АН СССР. В 1956 г. молодой ученый защитил кандидатскую диссертацию на тему «Влияние различных способов обработки почвы на микофлору и лесовосстановление». С 1954 г. начинается творческий путь Владимира Ивановича как ученого – исследователя лесов Карелии: младший научный сотрудник (1954–1958 гг.) Отдела леса (с 1957 г. – Институт леса) Карело-Финского филиала АН СССР, ученый секретарь Института леса Карельского филиала АН СССР (1958–1960 гг.), и. о. директора института (1962–1963 гг.), старший научный сотрудник (1963–1965 гг.), более 20 лет (1966–1988 гг.) возглавлял одну из ведущих лабораторий Института леса КФ АН СССР – лесовосстановления и защиты леса, в настоящее время – главный научный сотрудник лаборатории лесной микологии и энтомологии Института леса Карельского научного центра РАН. В 1964 г. ему присвоено ученое звание старшего научного сотрудника, в 2003 г. – профессора.

С 1957 г. В. И. Шубин возглавил исследования по лесовосстановлению на вырубках Карелии, начатые в 1951 г. под руководством

известного лесовода проф. Н. Е. Декатова. Основное направление этих исследований – научное обоснование и разработка агротехники и технологии искусственного лесовосстановления. Для решения актуальных задач по успешному восстановлению вырубаемых лесов творческим коллективом исследователей, возглавляемым В. И. Шубиным, обследованы лесные культуры на многих гектарах вырубок и заложено множество опытных участков в лесхозах Карелии и Мурманской области. Основные итоги этих исследований обобщены в многочисленных книгах, сборниках и брошюрах, служивших настольными пособиями для нескольких поколений исследователей и практических работников лесного хозяйства: Посев леса на вырубках (1961, в соавт.), Выращивание сеянцев в лесных питомниках (1962, в соавт.), Посадка леса на вырубках (1964, в соавт.), Искусственное восстановление леса на вырубках Европейского Севера (1969, в соавт.), Экономика искусственного восстановления лесов Европейского Севера (1973, в соавт.), Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области (1975) и др. К важным прикладным разработкам этого направления относится составление с его участием Руководства по лесовосстановлению в Гослесфонде Республики Карелия (1969, 1984, 1995), которое является основным нормативным документом регионального значения по восстановлению вырубаемых лесов республики, и ряда других практических рекомендаций.

Одновременно с начала 1950-х гг. Владимир Иванович большое внимание уделяет изучению микоризы – сожительства (симбиоза) грибов и корней древесных растений, экологии микоризных шляпочных грибов (большая часть из которых относится к съедобным), их связей с древесными породами и вопросам использования преимуществ микосимбиотрофии при создании искусственных насаждений. Интерес к микоризе появился еще в студенческие годы при сборе материалов для дипломного проекта под руководством доцента Ю. В. Адо. Тема дипломного проекта «Изучение микоризы и микоризообразователей в учебно-опытном лесхозе АЛТИ». Сейчас В. И. Шубин – известный в нашей стране и за рубежом специалист в области микосимбиотрофии древесных растений. Институт леса КарНЦ РАН – единственное в России научное учреждение, где проводятся долговременные исследования в этом направлении. Результатом плодотворного многолетнего труда явились защита им докторской диссертации на тему «Макромицеты-симбиотрофы лесных фитоценозов таежной зоны Европейской части СССР», а также более 260 научных публикаций, в том числе более 30 монографий, брошюр, руководств, на-

ставлений, рекомендаций. Среди них монографии: «Грибы Карелии и Мурманской области» (1979, в соавт.), «Микотрофность древесных пород и ее значение при разведении леса в таежной зоне» (1973), «Микоризные грибы Северо-Запада Европейской части СССР» (1988), «Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование» (1990) и др. Жителям Карелии широко известна книга В. И. Шубина «Грибы северных лесов», выдержавшая пять изданий, а в 2009 г. в соавторстве с О. О. Предтеченской им выпущен цветной справочник «Грибы съедобные, ядовитые, охраняемые (Справочник грибника)». В 1985 и 1995 гг. он участвовал в подготовке «Красной книги Карелии», а в 2007 г. «Красной книги Республики Карелия». Под его руководством подготовлены 5 кандидатов наук, и они, как и В. И. Шубин, верны избранному делу.

Владимир Иванович – научный руководитель и ответственный исполнитель более 20 госбюджетных и хоздоговорных НИР. Исследования ученого поддерживаны грантами различных научных фондов и программ, таких как Российский фонд фундаментальных исследований (РФФИ), ФЦП «Российский лес», программами фундаментальных исследований Президиума РАН и ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и «Биологическое разнообразие». Он был удостоен Государственной научной стипендии РАН для выдающихся ученых и стипендии Сороса. Труд на благо науки и лесного хозяйства оценен присвоением почетных званий Заслуженный лесовод Карельской АССР (1974 г.) и Заслуженный деятель науки РФ (1996 г.), отмечен тремя медалями ВДНХ СССР, Почетными грамотами РАН и профсоюза работников РАН и другими наградами.

Как участник Великой Отечественной войны он награжден орденом Отечественной войны II степени, медалями «За отвагу», «За взятие Кенигсберга», «За победу над Германией» и юбилейными медалями.

Поздравляя В. И. Шубина с юбилеем, хочется от всей души пожелать ему воплощения всех намеченных планов, долголетия и творческих свершений!

В. И. Крутов, О. О. Предтеченская

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ В. И. ШУБИНА

1957. К вопросу о росте сосны и ели на органическом субстрате // Труды Карел. филиала АН СССР. Вып. 7. С. 127–133.

1959. Исследования по вопросу агротехники лесных культур на концентрированных

вырубках в южной Карелии // Труды Карел. филиала АН СССР. Вып. 16. С. 47–81. (Совместно с Л. В. Поповым).

1961. Посев леса на вырубках. Петрозаводск. 110 с. (Совместно с Л. В. Поповым, М. С. Синькевичем).

Попов Л. В., Шубин В. И. К проблеме изучения микотрофии древесных пород Сибири // Тр. Восточно-Сибирского филиала АН, Сибирское отделение. С. 72–80. (Совместно с Л. В. Поповым).

1962. Выращивание сеянцев в лесных питомниках. Петрозаводск. 83 с. (Совместно с Т. И. Левкиной, В. К. Морозом, Р. К. Саляевым).

Особенности распространения фузариоза сосны на вырубках Карелии // Тр. Карел. филиала АН СССР. Вып. 34. С. 141–146.

1964. Влияние рыхления обнаженного минерального горизонта почвы на приживаемость и рост сеянцев лесных культур // Возобновление леса на вырубках и выращивание сеянцев в питомниках. Петрозаводск. С. 104–117.

Лесоводственная оценка обработки почвы якорным покровосдирателем // Возобновление леса на вырубках и выращивание сеянцев в питомниках. Петрозаводск. С. 94–103. (Совместно с А. И. Кузнецовой).

Посадка леса на вырубках. Петрозаводск. 46 с.

1965. Грибы Карельских лесов. Петрозаводск. 91 с.

Влияние удобрений на микоризность однолетних сеянцев сосны в питомниках на песчаных почвах // Плодородие почв Карелии. М.; Л. С. 1971–1982.

Микрофлора почв основных типов вырубок южной Карелии // Плодородие почв Карелии. М.; Л. С. 159–170. (Совместно с В. М. Данилевич).

1967. Интенсивность образования микориз у однолетних сеянцев сосны при химическом уходе за культурами // Гербициды и арборициды в лесном хозяйстве: доклады на координац.-методич. совещ., март 1967 г. ЛенНИИЛХ, 1967. С. 73–77.

Изменения микрофлоры почвы под влиянием гербицидов // Там же. С. 104–109. (Совместно с В. М. Данилевич).

1968. Микоризообразование у сеянцев сосны на переходных болотах // Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та. Т. 64. С. 242–246.

1969. Изменение микрофлоры почвы лесного питомника в связи с обработкой ее карбонатом и препаратом Д-Д // Гербициды и арборициды в лесном хозяйстве: докл. на координац.-метод. совещ., февр. 1969 г. С. 46–51. (Совместно с В. М. Данилевич, Л. В. Еремеевой).

Искусственное восстановление леса на вырубках Европейского Севера. Петрозаводск. 180 с. (Совместно с М. С. Синькевичем).

Рекомендации по разведению лиственницы в Карельской АССР. Петрозаводск. 16 с. (Совместно с Г. А. Гавриленко).

Рекомендации по разведению кедра сибирского в Карельской АССР. Петрозаводск. 12 с. (Совместно с Г. А. Гавриленко).

1970. Научные основы лесовосстановления в Карельской АССР // Материалы науч.-техн. конф. по вопросам сохранения, восстановления и экономного использования лесных ресурсов Карельской АССР. Петрозаводск. С. 88–103.

1971. Влияние частичной стерилизации почвы на ее микрофлору и микоризообразование у сосны в лесных питомниках // Удобрения и гербициды в лесном хозяйстве Европейского Севера СССР. Л. С. 111–125. (Совместно с Л. В. Еремеевой).

Изменение микрофлоры почвы лесных питомников под влиянием удобрений // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск. С. 235–250. (Совместно с В. М. Данилевич).

Микрофлора почвы осушенных осоково-сфагновых переходных болот и влияние на нее агротехнических мероприятий // Там же. С. 251–264. (Совместно с В. М. Данилевич).

Плодоношение и урожайность съедобных грибов в спелых лесах Карелии // Лесные растительные ресурсы южной Карелии. Петрозаводск. С. 111–124.

Рост и микоризообразование у сеянцев хвойных пород при разной норме высева семян и внесении удобрений в питомниках // Удобрения и гербициды в лесном хозяйстве Европейского Севера СССР. Л. С. 46–56. (Совместно с А. А. Мордасем).

1973. Экономика искусственного восстановления лесов Европейского Севера. Петрозаводск. 136 с. (Совместно с А. А. Шужмовым, В. И. Сибирцевой).

Микотрофность древесных пород и ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука. 262 с.

1975. Лесные культуры // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск. С. 66–121.

Природное районирование в связи с вопросами лесовосстановления // Там же. С. 180–204. (Совместно с М. Л. Раменской).

1976. Грибы северных лесов. Петрозаводск. 144 с.

Плодоношение съедобных грибов и содержание в них 2,4-Д // Воздействие 2,4-Д на биогеоценоз лиственнично-сосновых молодняков. Петрозаводск. С. 44–50. (Совместно с И. Ю. Ивонисом, С. В. Родионовой, Х. И. Хирвонен).

1977. Влияние удобрений на плодоношение макромицетов березовых молодняков // Микология и фитопатология. Т. 11,

вып. 4. С. 294–303. (Совместно с Н. И. Ронконен, А. В. Саукконен).

Содержание макроэлементов в шляпочных грибах в связи с применением удобрений // Биологическая и хозяйственная продуктивность фитоценозов Карелии. Петрозаводск. С. 115–119. (Совместно с В. К. Куликовой, Р. В. Леонтьевой).

Эффективность применения лесопосадочной машины ЛМД-1 в Карелии // Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на Севере. Петрозаводск. С. 143–153. (Совместно с В. Я. Унтом, И. В. Иониным).

1979. Грибы Карелии и Мурманской области. Л.: Наука. 104 с. (Совместно с В. И. Крутовым).

1980. Вопросы микоризообразования в связи с взаимоотношениями почвенных микроорганизмов, задачи исследований // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск. С. 5–31.

О патогенной микрофлоре почв и задачи исследований по защите семян и всходов хвойных пород // Энтомофауна и патогенная микрофлора лесных фитоценозов Карелии и Мурманской области. Петрозаводск. С. 96–109. (Совместно с С. Н. Кивиниеми, Л. В. Еремеевой).

1983. Грибы Северных лесов. Петрозаводск. 166 с.

Обработка почвы под лесные культуры на вырубках западной части Европейского Севера. Состояние и перспективы // Вопросы лесовосстановления и лесозащиты в Карелии. Петрозаводск. С. 45–53.

Повреждаемость грибов и заселяющие их насекомые // Растительные ресурсы в связи с побочным использованием в лесах Карелии. Петрозаводск. С. 96–118. (Совместно с Е. Б. Яковлевым).

Пути использования микотрофии древесных пород в лесном хозяйстве таежной зоны. Петрозаводск. 40 с.

1984. Руководство по лесовосстановлению в гослесфонде Карельской АССР, метод. руководство. Петрозаводск. 84 с. (Совместно с Н. Я. Васильевым, М. С. Синькевичем).

1985. Влияние почвенных грибов разных экологических групп на рост сеянцев сосны и ели // Насекомые и фитопатогенные грибы в лесных экосистемах. Петрозаводск. С. 152–167. (Совместно с С. Н. Кивиниеми, Л. В. Еремеевой).

Грибы // Красная книга Карелии. Петрозаводск. С. 98–111.

Культуры сосны обыкновенной на Северо-Западе таежной зоны Европейского Севера // Система лесохозяйственных мероприятий в сосновых лесах Карелии. Петрозаводск. С. 48–58. (Совместно с Л. А. Казаковым).

Методика выделения специализированных площадей для промышленных заготовок пищевых грибов в лесах европейской части СССР,

метод. руководство. Гомель. 25 с. (Совместно с С. Н. Малым, С. Н. Козьяковым, А. Ф. Черкасовым, Е. Б. Яковлевым).

Методические рекомендации по использованию микотрофии древесных пород в лесном хозяйстве таежной зоны, метод. руководство. М.: ВАСХНИЛ. 35 с.

Рекомендации по сохранению и повышению урожайности съедобных грибов в естественных условиях. Петрозаводск. 27 с.

Характеристика мицелия макромицетов в естественных условиях и культурах // Микосимбиотрофизм и другие виды консортивных отношений. Петрозаводск. С. 106–133. (Совместно с Л. А. Семеновой).

1986. Создание культур сосны на вырубках Северо-Запада европейской части СССР. Петрозаводск. 26 с. (Совместно с И. А. Кузьминым, А. И. Соколовым, Т. И. Чистяковой).

Белый гриб. Экология и плодоношение. Петрозаводск. 44 с.

1987. Грузди и рыжики. Экология и плодоношение. Петрозаводск. 36 с.

Искусственное лесовосстановление на вырубках и осушенных болотах // Проблемы лесопользования в Карельской АССР. Петрозаводск. С. 29–36. (Совместно с И. В. Иониным).

Микрофлора почвы в удобряемых культурах сосны // Удобрения и гербициды в лесных питомниках и культурах. Петрозаводск. С. 81–93. (Совместно с Л. В. Еремеевой, Х. И. Хирвонен).

Предложения к проведению рубок ухода на специализированных площадях промышленной заготовки грибов. Гомель. 13 с. (Совместно с Л. П. Малым, С. С. Веремьевой, А. Ф. Черкасовым, С. Н. Козьяковым).

1988. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР. Петрозаводск. 211 с.

1989. Utilization of mycorrhizal symbiosis in the forestry practices of the USSR taiga zone // Ecological and Applied Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Associations. Part 1. Praha. P. 469–474.

1990. Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. Л.: Наука. 197 с.

1991. Повышение производительности культур сосны и ели на вырубках. Петрозаводск. 176 с. (Совместно с И. С. Гелесом, В. И. Крутовым, Р. М. Морозовой, А. И. Соколовым).

1992. Грибы северных лесов (изд. 5-е, исправленное). Петрозаводск. 150 с.

Наставление по повышению продуктивности лесных съедобных грибов и оценке их ресурсов. Гомель. 44 с. (Совместно с В. В. Гримашевичем, Л. П. Малым, Е. Б. Яковлевым, С. С. Веремьевой, К. А. Мироновым и др.).

1995. Грибы // Красная книга Карелии. Петрозаводск. С. 105–120.

Руководство по лесовосстановлению в лесфонде Республики Карелия. Петрозаводск. 85 с. (Совместно с А. И. Соколовым).

1996. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных. I. Урожаи и биомасса мицелия макромицетов // Микология и фитопатология. Т. 30, вып. 5–6. С. 45–50. (Совместно с О. О. Предтеченской).

1997. Влияние вытаптывания на плодоношение макромицетов в березняках разнотравных. II // Микология и фитопатология. Т. 31, вып. 3. С. 54–60. (Совместно с О. О. Предтеченской).

1998. Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. I. Экологические ниши // Микология и фитопатология. Т. 32, вып. 6. С. 32–37.

2000. Грибы Суоярвского района // Суоярвский район (Республика Карелия): экономика, ресурсы, охрана природы. Петрозаводск. С. 52–77.

Экологические ниши и сукцессии макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах таежной зоны. II. Сукцессии // Микология и фитопатология. Т. 34, вып. 4. С. 17–24.

2002. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем Северо-Запада таежной зоны европейской части России. Петрозаводск. 223 с. (Совместно с А. Д. Волковым, Т. В. Белоноговой, Ю. П. Курхиненем, С. В. Сазоновым, С. М. Синькевичем).

Шляпочные грибы островов Белого моря // Культурное и природное наследие островов Белого моря. Петрозаводск. С. 103–109.

2005. Эктомикоризные грибы в визуальной биодиагностике среды лесных биогеоценозов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: матер. 6-й Междунар. конф. (18–22 сентября 2005 г., Петрозаводск). М.; Петрозаводск. С. 367–372.

2006. Стратегия рационального использования и увеличения ресурсов лесных съедобных грибов // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика: матер. Междунар. конф., посвящ. 60-летию КарНЦ РАН (24–27 октября 2006 г.). Секция «Биологические науки». Секция «Науки о Земле». Петрозаводск. С. 243–246.

2006. Грибы // Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2008. С. 128–144. (Совместно с В. И. Крутовым, В. М. Котковой, О. О. Предтеченской, А. В. Руоколайнен).

2009. Грибы съедобные, ядовитые, охраняемые (Справочник грибника). Петрозаводск: «Карелия». 128 с. (Совместно с О. О. Предтеченской).

О плодоношении эктомикоризных грибов // Хвойные бореальной зоны. Т. 26, № 1. С. 29–32.

2010. Значение симбиоза и содержания в почве азота для плодоношения эктомикоризных грибов. I. Значение симбиоза // Микология и фитопатология. Т. 44, вып. 2. С. 130–136.

Значение симбиоза и содержания в почве азота для плодоношения эктомикоризных грибов. II. Значение азота // Микология и фитопатология. Т. 44, вып. 4. С. 352–358.

РЕЦЕНЗИИ И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 582.272:470.2.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ К «БИБЛИОГРАФИИ РАБОТ ПО ВОДОРОСЛЯМ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ»

С. Ф. КОМУЛАЙНЕН

Институт биологии Карельского научного центра РАН

В статье приводится список работ, не вошедших в ранее изданную монографию, анализируются представленные в них материалы, посвященные изучению водорослей на территории Восточной Фенноскандии.

Ключевые слова: водоросли, библиография, Восточная Фенноскандия.

S. F. Komulainen. ADDITIONAL MATERIALS FOR THE «BIBLIOGRAPHY ON ALGAE OF THE EUROPEAN NORTH OF RUSSIA»

The paper provides the list of papers not included in the previously published monograph, and analyses the materials dealing with the study of algae in Eastern Fennoscandia presented in the papers.

Key words: algae, bibliography, Eastern Fennoscandia.

В 2006 г. альгологами Республики Карелия была подготовлена и опубликована «Библиография работ по водорослям Европейского Севера России, Республика Карелия, Мурманская область» [Комулайнен и др., 2006], в которой содержался список более 500 публикаций, посвященных изучению водорослей на территории Восточной Фенноскандии, от первых публикаций в конце XVIII в. до 2005 г. Книга стала первой обобщающей сводкой альгологических исследований в водных и наземных экосистемах региона. Библиографической части предшествовал краткий обзор истории изуче-

ния водорослей в регионе, были отмечены основные этапы альгологических исследований, их задачи и результаты.

Авторы изначально допускали, а скорее были даже уверены, что не все работы, выполненные в регионе, включены в список. Это объясняется не только многочисленностью альгологических исследований, но тем, что они проводились сотрудниками различных научных организаций России в рамках собственных программ и печатались в изданиях, которые не всегда были доступны авторам библиографии.

После того как библиография была издана, авторы получили письма коллег с информацией о публикациях, не упомянутых в списке, и были благодарны за замечания о неточностях и за дополнения. Работа над библиографией была продолжена, что дало возможность подготовить настоящий список. В подготовленный список вошло 114 статей и монографий, опубликованных в период с 1935 по 2005 гг.

Во-первых, следует отметить ставшие классическими публикации Николая Николаевича Воронихина и Владимира Константиновича Чернова – основоположников альгологических исследований на Севере России. Статьи, которые включены в настоящий список, посвящены новым видам, определенным авторами в водоемах Карелии и Хибин. Мы посчитали целесообразным дополнить список и статьями, ставшими итогом коллективного труда составителей «Флоры водорослей континентальных водоемов Европейского Севера СССР» (Н. Н. Воронихин, И. А. Киселев, Т. Г. Попова, Е. К. Косинская, В. С. Порецкий). В представленных работах приведены данные и об альгологических находках на территории Карело-Лапландского района флоры СССР, дается экологическая характеристика видов, освещена история флоры региона.

К классическим следует, несомненно, отнести публикации Н. Н. Давыдовой и Н. А. Петровой, выполненные как лично авторами, так и в соавторстве с гидрологами, палеонтологами, гидрохимиками и гидробиологами различных институтов России и Финляндии и посвященных всестороннему анализу водорослевых комплексов Онежского и Ладожского озер.

Характеристике альгоценозов Ладожского озера и водоемов его бассейна посвящены статьи сотрудников Ботанического (Л. Н. Волошко) и Зоологического институтов РАН (В. Н. Никулина), Института озераведения РАН (И. С. Трифонова, М. А. Рычкова, Г. И. Летанской, Е. В. Протопопова, А. Л. Афанасьева, О. А. Павлова), Санкт-Петербургского научно-исследовательского центра экологической безопасности (Е. Ю. Воякина), Санкт-Петербургского государственного университета (А. Б. Степанова), Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей (М. А. Маринич). Особо следует отметить статьи, подготовленные И. С. Трифоновой совместно с С. И. Генкалом (Институт БВВ, РАН, Борок). Благодаря использованию современных методов электронной микроскопии авторам удалось дополнить имеющиеся сведения о распространении диатомовых водорослей и выявить таксоны, новые как для альгофлоры Карелии, так и для России в це-

лом. Альгофлоре водоемов заповедника «Кивач» посвящена статья А. Ф. Лукницкой (БИН РАН).

Кроме статей, в которых анализируется современная структура альгоценозов в разнообразных водных экосистемах, в список включены публикации, посвященные изучению истории развития Ладожского оз. в позднеледниковые и в голоцене. На основе комплексных методов, в том числе и диатомового анализа, авторами выявлены этапы развития флоры, соответствующие палеоклиматическим периодам, установлен состав диатомовых комплексов, а также их разнообразие, связанное как с антропогенным влиянием, так и с ходом их естественного развития. Работы выполнялись сотрудниками Всероссийского геологического института, Института озераведения, Педагогического института им. Герцена, Ленинградского государственного университета, Института им. С. И. Субботина НАН Украины, Геологической службы Финляндии.

Надеемся, что приведенный список окажется полезным не только для альгологов, но и для гидробиологов, экологов и других специалистов, занимающихся проблемами организации экологического мониторинга и охраны окружающей среды.

Мы планируем продолжить составление библиографии альгологических исследований на территории региона и через 5–10 лет подготовить к изданию новый список. Возможно, в дальнейшем следовало бы включить в общий список работы, посвященные анализу первичной продукции в континентальных водоемах, особенно когда они проводились одновременно с изучением таксономического состава водорослей. Следует также обобщить результаты альгологических исследований в литеральной зоне Белого и Баренцева морей. Мы будем благодарны за информацию о новых публикациях и публикациях, не учтенных нами, а также за любые советы и рекомендации.

Литература

Абрамова С. А., Давыдова Н. Н., Квасов Д. Д. История Ладожского озера в голоцене по данным спорово-пыльцевому и диатомовому анализу // История озер Северо-Запада. Матер. I симп. по истории озер Северо-Запада СССР. Л., 1967. С. 113–132.

Арсланов Х. А., Гей Н. А., Давыдова Н. Н. Новые данные по позднеплейстоценовой и голоценовой истории Ладожского озера // Известия РГО. 1996. Т. 128. Вып. 2. С. 12–21.

Астраханцев Г. П., Минина Т. Р., Петрова Н. А. и др. Моделирование зообентоса Ладожского озера и исследования его роли в обмене фосфором на

границе вода–дно // Водные ресурсы. Т. 30, № 2. С. 232–244.

Бахмутов В. Г., Давыдова Н. Н., Делюсина И. В. 1993. История развития зал. Лехмалахти в поздне- и послеледниковые // Эволюция природных обстановок и современное состояние геосистемы Ладожского озера / Под ред. Н. Н. Давыдовой, Б. И. Кошечкина. СПб., 2003. С. 43–48.

Волошко Л. Н., Гаврилова О. М., Громов Б. В. Биоразнообразие золотистых водорослей (Chrysophyta) в Ладожском озере // Альгология. 1999. № 2. С. 27.

Воронихин Н. Н. К флоре водорослей северной Карелии // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 2. Вып. 6. С. 66–87.

Воронихин Н. Н. Эдогониевые водоросли европейского Севера СССР // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 2, 7. С. 415–480.

Воронихин Н. Н. Водоросли, собранные в окрестностях горной станции академии наук в Хибинах // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1935. Сер. 2, 3. С. 26–36.

Воронихин Н. Н. Несколько новых и интересных водорослей Карело-Финской ССР. Бот. матер. Отд. споров, раст. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1945. Т. V, вып. 10–12. С. 154–157.

Воронихин Н. Н. Флора водорослей континентальных водоемов европейского севера СССР. Сем. Zygnemataceae // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 2, 9. С. 5–104.

Воякина Е. Ю. Сезонная динамика таксономической структуры и количественных показателей фитопланктона двух участков прибрежной зоны Валаамского архипелага (Ладожское озеро) 1997–1998 гг. // Сб. науч. тр. IV Междунар. симп. по Ладожскому озеру. Великий Новгород; СПб., 2002. С. 69–72.

Воякина Е. Ю., Степанова А. Б. Пространственно-временная структура планктона оз. Сисьярви (Валаамский архипелаг) и прилегающих участков Ладожского озера // Современные проблемы гидроэкологии. СПб., 1995. С. 13.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов северо-запада России и Прибалтики // Биология внутренних вод. 2001. Т. 3. С. 11–19.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Интересные и новые для России представители рода *Aulacosira* (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 2002. Т. 86, № 6. С. 117–122.

Генкал С. И., Трифонова И. С. К изучению центрических водорослей (Centrophyceae, Bacillariophyta) Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13, № 3. С. 293–304.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Новые и интересные находки представителей рода *Aulacosira* в реках Северо-Запада России // Новости систематики низших растений. СПб., 2005. Т. 38. С. 32–37.

Давыдова Н. Н. К характеристике диатомовых водорослей донных отложений Ладожского озера // Ботан. журн. 1961. Т. 46. С. 722–726.

Давыдова Н. Н. Опыт районирования поверхностных донных осадков Ладожского озера по составу диатомового комплекса // Известия ВГО. 1961. Т. 93, № 3. С. 211–223.

Давыдова Н. Н. Диатомовая флора голоценовых отложений Онежского озера // Проблемы исследования древних озер Евразии. Л.: Наука, 1974. С. 98–124.

Давыдова Н. Н. Характер и этапы формирования Онежской котловины // Онежское озеро. Экологические проблемы / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. С. 109–120.

Давыдова Н. Н. Зоны загрязнения озера по составу диатомовых водорослей // Атлас «Ладожское озеро» / Под ред. В. А. Румянцева. СПб., 2002. С. 122–123.

Давыдова Н. Н. Развитие экосистемы озера в поздне- и послеледниковые по составу диатомовых комплексов в донных отложениях // Ладожское озеро: прошлое, настоящее, будущее / Под ред. В. Г. Драбковой, В. А. Румянцева. СПб.: Наука, 2002. С. 157–164.

Давыдова Н. Н., Делюсина И. В., Рыбалко А. Е. и др. Донные отложения Ладожского озера и его эволюция в позднем плейстоцене – голоцене // Эволюция природных обстановок и современное состояние геосистемы Ладожского озера / Под ред. Н. Н. Давыдовой, Б. И. Кошечкина. СПб., 1993. С. 14–24.

Давыдова Н. Н., Курочкина А. А., Стравинская Е. А., Трифонова И. С. Процессы эвтрофирования в Ладожском озере по материалам изучения донных отложений // Палеолиминалогический подход к изучению антропогенного воздействия на озера. Л., 1980. С. 5–13.

Давыдова Н. Н., Субетто Д. А. Геоэкологический мониторинг Ладожского озера по палеолиминалогическим данным // Ладожское озеро / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 66–75.

Давыдова Н. Н., Субетто Д. А. Геоэкологический мониторинг Ладожского озера // Матер. Междунар. конф. «Озера холодных регионов». Часть 4. Вопросы палеоклиматологии, палеолиминалогии и палеоэкологии. Якутск, 2000. С. 82–94.

Давыдова Н. Н., Субетто Д. А., Кукконен М., Симона Х. Антропогенное воздействие на геосистему Ладожского озера по материалам многолетнего мониторинга донных отложений // Известия РГО. 1997. Т. 129. Вып. 6. С. 48–58.

Давыдова Н. Н., Трифонова И. С. Диатомовые водоросли в планктоне и донных отложениях как показатель эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л.: Наука, 1980. С. 115–122.

Давыдова Н. Н., Хомутова В. И. Геоэкологическая индикация природных и антропогенных процессов в эволюции Ладожского озера и озер его бассейна // Прикладная лимнология. Лимнологическое и геоморфологическое обеспечение рационального природопользования. Сб. науч. статей / Под ред. П. С. Лопуха. Вып. 3. Минск, 2002. С. 117–123.

Киселев И. А. Криptomonадные и перидинеи Европейского Севера СССР (Pyrrhophyta) // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 2, 7. С. 13–164.

Комулайнен С. Ф., Антипина Г. А., Вислянская И. Г. и др. Библиография работ по водорослям Европейского Севера России (Республика Карелия, Мурманская область). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 66 с.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли (Desmidiaceae) Европейского Севера СССР, роды *Penium*, *Closterium*, *Docidium*, *Pleurotaenium*, *Triploceras*, *Tetmemorus* // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 2, 7. С. 481–714.

Летанская Г. И. Современное состояние фитопланктона и тенденции его изменения в период летней стратификации озера // Ладожское озеро. Прошлое, настоящее, будущее. СПб., 2002. С. 165–175.

Летанская Г. И. Структурно-функциональные показатели фитопланктона Ладожского озера в современных условиях: автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб., 2002. 26 с.

Летанская Г. И., Протопопова Е. В. Осенний мониторинг фитопланктона Ладожского озера // Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. второй Междунар. науч. конф. 22–26 сентября 2003 г., Минск – Нарочь. Минск, 2003. С. 299–301.

Лудикова А. В., Субетто Д. А., Давыдова Н. Н. и др. Колебания уровня Ладожского озера в голоцене (на основе палеолимнологических исследований оз. Святого Сергия на о. Путсаари) // Известия РГО. 2005. Т. 137. Вып. 6. С. 34–41.

Лукницкая А. Ф. К флоре водорослей заповедника «Кивач» (Карелия, Россия) // Новости сист. низш. раст. СПб., 2004. Т. 37. С. 48–52.

Малаховский Д. Б., Арсланов Х. А., Гей Н. А. и др. Новые данные по голоценовой истории Ладожского озера // Эволюция природных обстановок и современное состояние геосистемы Ладожского озера / Под ред. Н. Н. Давыдовой, Б. И. Кошечкина. СПб., 1993. С. 61–73.

Маринич М. А. Систематический состав альгофлоры водной системы Валаамского архипелага // Вестник СПбГУ. Сер. Биология. СПб., 1991. Вып. 4. С. 31–37.

Маринич М. А. Альгофлора водной системы Валаамского архипелага: автореф. дис. ...канд. биол. наук. СПб., 1994. 16 с.

Маринич М. А., Воякина Е. Ю., Смирнова Н. Р., Губанов Д. Л. Альгоценозы водной системы Валаамского архипелага: Сб. науч. трудов С.-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб., 1998. Сер. 1, Т. 92. С. 49–61.

Никулина В. Н. Влияние добавок биогенных элементов и разнокачественных вод на фитопланктон Онежского озера // Лимнологические исслед. на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982. С. 97–109.

Никулина В. Н. Фитообрастания в Горской губе Онежского озера // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1996. С. 109–114.

Никулина В. Н. Особенности фитопланктонных сообществ светловодно-ацидных и гумифицированных озер Южной Карелии // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Тр. ЗИН РАН. Т. 272. СПб., 1997. С. 29–47.

Никулина В. Н. Структурно-функциональные характеристики фитопланктона разнотипных озер // Структурно-функциональная организация пресно-

водных экосистем разного типа. Тр. ЗИН РАН. СПб., 1999. Т. 279. С. 137–154.

Никулина В. Н. Особенности фитопланктона светловодных и гумифицированных озер // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. второй Междунар. науч. конф. 22–26 сентября 2003 г. Минск – Нарочь, БГУ, 2003. С. 329–331.

Никулина В. Н. Структурные и функциональные характеристики фитопланктона двух разнотипных озер // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 56–64.

Никулина В. Н. *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing – массовый вид фитопланктона озер Карелии // Эколого-физиологическое исследование водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1998. С. 74–75.

Олюнина О. С. Диатомовые водоросли в береговых торфяниках и вертикальные движения Беломорского побережья в голоцене // Матер. 10-й Междунар. конф.: «Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей». Минск, 2007. С. 209–212.

Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре биоценозов / Отв. ред. И. С. Трифонова. СПб.: «Лема», 2006. 130 с.

Павлова Е. Ю., Дорожкина М. В., Давыдова Н. Н., Денисенков В. П. История развития озерного водоема верхнепонойской депрессии (Кольский полуостров) в среднем-позднем голоцене // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. Тр. Междунар. конф. СПб.: Наука, 2005. С. 169–178.

Петрова Н. А. Фитопланктон // Атлас Ладожское озеро. СПб., 2002. С. 104–106.

Петрова Н. А., Иофина И. В. Закономерности сукцессии фитопланктона и водных грибов в присутствии токсичных металлов // Экологическая химия. СПб., 1999. 8(3). С. 156–167.

Петрова Н. А., Иофина И. В. Влияние сукцессий планктонных сообществ в присутствии токсичных металлов на экосистемные процессы больших озер (Ладожское озеро) // Ладожское озеро. Петрозаводск, 2000. С. 230–243.

Петрова Н. А., Иофина И. В. Биоразнообразие планктонных сообществ как основа устойчивости экосистемы больших озер // Тр. IV Междунар. симп. по Ладожскому озеру. Вел. Новгород; СПб., 2003. С. 333–337.

Петрова Н. А., Иофина И. В. Перспектива прогноза устойчивости озерного планктона (водорослей и водных грибов) к интоксикации солями тяжелых металлов // Геохимическая экология и биогеохимическое изучение таксонов биосферы. М., 2003. С. 183–184.

Петрова Н. А., Иофина И. В. Возможность прогнозирования изменений планктонных сообществ (водорослей и водных грибов) под влиянием интоксикации солями тяжелых металлов // Тр. конф. «Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий». СПб., 2005. С. 179–185.

- Петрова Н. А., Иофина И. В. Устойчивость озерного планктона (водорослей и водных грибов) к интоксикации солями тяжелых металлов // Тез. докл. на Междунар. конф. «Экологическое состояние континентальных водоемов арктической зоны в связи с промышленным освоением северных территорий». СПб., 2005. С. 85.
- Петрова Н. А., Иофина И. В., Капустина Л. Л. и др. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера (этапы трансформации экосистемы, 1975–2004) // Экологическая химия. 2005. Т. 14, вып. 4. С. 209–234.
- Петрова Н. А., Иофина И. В., Ульянова Д. С. Экспериментальные исследования воздействия ионов токсичных металлов на структуру природных сообществ планктонных водорослей и водных грибов // Экологическая химия. СПб., 2002. 11(4). С. 241–254.
- Попова Т. Г. Эвгленовые (Euglenineae) Европейского Севера СССР // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1951. Сер. 2, 7. С. 165–414.
- Порецкий В. С. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) Европейского Севера СССР, порядок Centrales // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 2, 7. С. 713–832.
- Протопопова Е. В. Вертикальное распределение фитопланктона // Ладожское озеро. Прошлое, настоящее, будущее. СПб., 2002. С. 175–179.
- Протопопова Е. В. Фитопланктон различных районов литоральной зоны // Ладожское озеро. Прошлое, настоящее, будущее. СПб., 2002. С. 250–253.
- Рычкова М. А. Роль динамики вод в формировании эпифитных водорослевых сообществ в озере // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 3. С. 8–10.
- Рычкова М. А. Перифитон // Атлас Ладожское озеро. СПб., 2002. С. 103.
- Рычкова М. А. Перифитон литоральной зоны // Ладожское озеро. Прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. С. 246–250.
- Рычкова М. А. Структура и динамика сообществ перифитона Ладожского озера // Матер. Междунар. симп. «Перифитон континентальных вод: современное состояние изучения и перспективы дальнейших исследований». Тюмень, 2003. С. 78–79.
- Станиславская Е. В. Структура летнего перифитона в некоторых притоках Ладожского озера // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сб. материалов IV (XXVII) Междунар. конф. Вологда, 2005. Ч. 2. С. 150–152.
- Станиславская Е. В., Горченко А. С. Разнообразие водорослей перифитона в притоках Ладожского озера // Новости сист. низших растений. СПб., 2005. Т. 39. С. 79–98.
- Степанова А. Б., Воякина Е. Ю. Современное состояние акватории Валаамского архипелага (Ладожское озеро) // Сб. науч. тр. IV Междунар. симп. по Ладожскому озеру. Вел. Новгород; СПб., 2003. С. 256–259.
- Сухопарова Е. Ю. Состав и вертикальное распределение позднелетнего фитопланктона побережья острова Валаам // Сб. науч. тр. Влияние теплового и органического загрязнения на биоту водоемов-охладителей / Отв. ред. Г. М. Лаврентьева. СПб.: ГосНИОРХ, 1995. С. 164–176.
- Трифорова И. С. Экология *Asterionella formosa* Hass. и *Fragilaria crotonensis* Kitt. в водоемах Северо-Запада России // Матер. 10 Междунар. конф.: «Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей». Минск, 2007. С. 158–160.
- Трифорова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Таксономический состав фитопланктона основных притоков Ладожского озера и реки Невы // Новости сист. низших растений. 2001. Т. 45. С. 34–55.
- Трифорова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Видовой состав и биомасса фитопланктона притоков Ладожского озера и реки Невы // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 11. С. 10–20.
- Трифорова И. С., Никулина В. Н., Павлова О. А. Осенний фитопланктон как показатель экологического состояния системы Ладожское озеро – Нева – Невская губа – Восточная часть Финского залива // Водные ресурсы. 1998. Т. 25, № 2. С. 223–230.
- Трифорова И. С., Павлова О. А. Летне-осенний фитопланктон притоков Ладожского озера // Крупные озера Европы – Ладожское и Онежское. Петрозаводск, 1996. С. 161–163.
- Трифорова И. С., Павлова О. А. Оценка трофического состояния притоков Ладожского озера и Невы по фитопланктону // Водные ресурсы. 2004. Т. 31, № 6. С. 732–741.
- Чернов В. К. Новые и редкие водоросли из водоемов Карелии // Бот. матер. отд. Спор. раст. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Т. 6. Вып. 7–12. С. 125–126.
- Davydova N., Khomutova V., Pushenko M. et al. New data on late pleistocene and holocene history of Lake Ladoga // Report on Lake Ladoga Research in 1991–1993. Joensuu, 1994. N 111. P. 137–143.
- Davydova N., Kurashov Eu., Simola H. et al. The estimation of the present state of bottom sediments and benthic communities in the Sortavala Archipelago of Lake Ladoga // Intercalibration of research methods in Lake Ladoga / Ed. by M. Viljanen, V. Drabkova. Univ. of Joensuu. Karel'ian Inst. Working Papers. 1992. N 8. P. 41–51.
- Davydova N., Simola H., Subetto D. et al. Bottom sediments as indicators of the present state of the Lake Ladoga ecosystem // Report on Lake Ladoga Research in 1991–1993. Joensuu, 1994. N 111. P. 144–156.
- Davydova N., Subetto D. Geocological monitoring of Lake Ladoga – historical aspects // Proceedings of the third International Lake Ladoga Symposium 1999 / Ed. by A. Pelttonen, E. Grönlund, M. Viljanen. Univ. of Joensuu, Publications of Karel'ian Institute. 2000. N 129. P. 197–201.
- Davydova N., Subetto D., Belkina N. et al. Palaeolimnology and sediments of Lake Ladoga: monitoring programme proposal // Environmental monitoring in Lake Ladoga. Proposal for a monitoring programme / Ed. by A.-L. Holopainen, M. Rahkola-Sorsa, M. Viljanen. Univ. of Joensuu, Karel'ian Institute Working Papers. 2000. N 1. P. 68–75.
- Davydova N. N. Postglacial history of lakes Ladoga and Onega according to diatom analysis of bottom

sediments // Mitt. Int. Ver. Limnol. 1969. Vol. 17. P. 371–378.

Davydova N. N. Ladoga Lake ecosystem during Late Glacial and Holocene and its present state (according to botanical data) // Ita Suomen. Saimaan tutkimus. Joensuu, 1990. P. 85–94.

Davydova N. N., Arslanov Kh. A., Khomutova V. I. et al. Late- and postglacial history of lakes of the Karelian Isthmus // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 199–204.

Davydova N. N., Kalmykov M., Sandman O. et al. Recent paleolimnology of Kondopoga Bay, Lake Onega, reflecting pollution by a large pulp mill // Verh. Intern. Verein Limnol. 1993. Vol. 25. P. 1086–1090.

Davydova N. N., Kukkonen M., Simola H., Subetto D. A. Pelagial ecosystem change in Lake Ladoga as indicated by surface sediment diatom assemblage surveys conducted in the period 1959–1994 // Proceedings of the 2nd International Lake Ladoga Symposium 1996. Joensuun yliopisto. Karjalan tutkimuslaitoksen julkaisuja 117. Joensuu: Joensuun yliopisto, 1997. P. 273–278.

Davydova N. N., Kukkonen M., Simola H., Subetto D. A. Human impact on Lake Ladoga as indicated by long-term changes of sedimentary diatom assemblages // Boreal Environment Research. 1999. Vol. 4, N 3. P. 269–275.

Davydova N. N., Kurochkina A. A. Late-glacial and Postglacial paleolimnology of Lake Onega // Paleolimnology of Lake Biva and the Japanese Pleistocene. 1975. Vol. 3. P. 409–415.

Davydova N. N., Kurochkina A. A. Bottom sediments of large shallow lakes of NW of USSR in connection with hydrodynamic processes // Polsk. Arch. Hydrobiol. 1978. Vol. 25. P. 87–92.

Davydova N. N., Kurochkina A. A., Trifonova I. S. Recent history of Lake Ladoga // Hydrobiologia. 1983. Vol. 103. P. 261–263.

Davydova N. N., Servant-Vildary S. Late Pleistocene and Holocene history of the lakes in the Kola Peninsula, Karelia and the North-Western part of the East European Plain // Quaternary Science Reviews. 1996. Vol. 15. P. 997–1012.

Davydova N. N., Subetto D. A. Sediment sequence of Lake Ladoga // Palaeohydrology of the temperate zone. V. 2. Tallinn: Valgus, 1987. P. 62–71.

Davydova N. N., Subetto D. A., Khomutova V. I., Pushenko M. Ya. Palaeohydrological and palaeoclimatic changes recorded at lakes Krasnoye and Mentilampi, Karelian Isthmus, Russia // Palaeohydrology as reflected in lake level changes as climatic evidence for Holocene times. Palaeoclimate research. Vol. 25: ESF project "European palaeoclimate and man"; Special issue 17. Stuttgart; Jena; Lübeck; Ulm: G.Fisher. 1998. P. 19–35.

Davydova N. N., Subetto D. A., Khomutova V. I., Sapelko T. V. Late Pleistocene-Holocene paleolimnology of three northwestern Russian lakes // Journal of Paleolimnology. 2001. Vol. 26. P. 37–51.

Holopainen A.-L., Huttunen P., Letanskaya G., Protopopova E. The trophic state of Lake Ladoga as indicated by late summer phytoplankton // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 9–16.

Karjalainen J., Rahkola M., Holopainen A.-L. et al. Trophic gradients and plankton in two bays of Lake Ladoga / H. Simola, M. Viljanen & T. Slepukhina (eds): Proceedings of the Second International Lake Ladoga Symposium 1996. Univ. of Joensuu. Publications of Karelian Institute, 1997. N 117. P. 108–113.

Letanskaya G. I., Hindak F. Phytoplankton of two bays of the lake Ladoga // Biologia. 1992. N 47. P. 287–294.

Ludikova A. V., Subetto D. A., Davydova N. N. et al. The use of diatom records from small lakes in reconstructing the lake level fluctuations of Lake Ladoga // Eighteenth international diatom symposium 2004. Miedzyzdroje, Poland / Ed. by A. Witkowski. Bristol: Biopress Limited, 2006. P. 249–263.

Niinioja R., Huttula T., Podsetchine V. Water chemistry, water exchange and phytoplankton in the northern archipelago of Lake Ladoga in summer 1995 / A. Peltonen, E. Gronlund & M. Viljanen (eds): Proceedings of the Third International Lake Ladoga Symposium. 1999. Univ. of Joensuu of Karelian Institute, 2000. N 129. P. 127–131.

Petrova N. The phytoplankton of Ladoga and Onega lakes and successional changes // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1987. N 25. P. 11–1.

Petrova N. A., Iofina I. V. Biodiversity of plankton communities as a basis of ecosystem stability in a large lake // Proceeding of the Fourth International Lake Ladoga Symposium 2002. Joensuu, 2003. P. 406–410.

Ruchovets L. A., Astrakhansev J. P., Menshutkin V. V. et al. Development of Lake Ladoga ecosystem models: modeling of the phytoplankton succession in the eutrophication process // Ecological Modeling. 2003. N 165. P. 49–77.

Rusanov A., Pavlova O., Trifonova I. Influence of environmental variables on phytoplankton biomass and community composition in the Lake Ladoga tributaries / Use of Algae for Monitoring Rivers VI, Balatonfüred, Hungary, 2006. P. 123–128.

Slepukhina T., Belyakova I., Chichikalyuk Yu. et al. Bottom sediments and biocoenoses of northern Ladoga and their changes under human impact // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 23–26.

Stepanova A. B., Voyakina E. Ju. Simultaneous dynamics of phyto- and zooplankton in three ecologically different locations by Valaam Island, Lake Ladoga // Univ. of Joensuu. Publications of Karelian Institute, 1997. N 117. P. 226–237.

Subetto D., Davydova N., Rybalko A. Contribution to the lithostratigraphy and history of Lake Ladoga // Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology. 1998. Vol. 140. P. 113–119.

Trifonova I., Genkal S. Species of the genus *Aulacoseira* Thwaites in lakes and rivers of the Russian North-West (Distribution and ecology) // Proceedings of the 16th International Diatom Symposium. Athens. (A. Economou-Amilli ed.). 2001. P. 315–323.

Trifonova I., Pavlova O. Assessment of the trophic state and level of saprobity of Lake Ladoga tributaries by phytoplankton // Quality and Management of Water Resources. Proceedings of III Russian-Italian Symposium. St.-Petersburg University Press, 2005. P. 245–251.

Trifonova I. S., Davydova N. N. Diatoms in the plankton and sediments of two lakes of different trophic type // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 103. P. 265–268.

Viktorovsky I. V., Petrova V. N., Voyakina E. Ju. et al. Organic microimpurities and phytoplankton in the waters of two small lakes on the Valaam Island, Lake Ladoga. Univ. of Joensuu. Publications of Karelian Institute, 2003. N 138. P. 349–353.

Voloshko L. N., Gavrilova O. V. A checklist of silica-scaled chrysophytes in Russia with an emphasis on the flora of Lake Ladoga // *Nova Hedwigia. Beiheft*, 2001. N 122. P. 147–167.

Voyakina E. Ju. Phytoplankton of the Monastyrskaya Bay and the pelagial waters of the Lake Ladoga near the Valaam Islands: the seasonal aspect 1997–1998. Univ. of Joensuu. Publications of Karelian Institute, 2003. N 138. P. 266–271.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Комулайнен Сергей Федорович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: Komsf@mail.ru
тел.: (8142) 769810

Komulainen, Sergey

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

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 высылается электронная версия «Анкет» 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 высылается 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 отредактированы 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 TIFF (*.TIFF) 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 физикогеографических 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 общеупотребительных.

* 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 7.0.52008. 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. Сы́соева¹, 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. Alekseychuk, 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 CDROM

Государственная Дума, 1999/2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия/Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CDROM.

CONTENTS

V. Yu. Neshataeva. THE PLANT COVER OF THE KAMCHATKA PENINSULA AND ITS GEOBOTANICAL SUBDIVISION	3
N. E. Korolyova. ON SYNTAXONOMY OF <i>DRYAS OCTOPETALA</i> L. -DOMINATED TUNDRA PLANT COMMUNITIES OF FENNOSCANDIA AND SPITSBERGEN	23
A. A. Ilyinov, B. V. Raevskiy, O. V. Rudkovskaya, L. V. Topchieva. COMPARATIVE ASSESSMENT OF THE PHENO- AND GENOTYPE DIVERSITY OF OLD-GROWTH NORTHERN TAIGA (<i>PICEA X FENNICA</i>) POPULATIONS	37
P. S. Burlakov, K. A. Khmara. LIGHTNING IGNITED FOREST FIRES AS A GEOECOLOGICAL FACTOR INFLUENCING THE STABILITY OF LIGHT CONIFEROUS FORESTS OF THE SOYANA RIVER BASIN ON BELOMORSKO-KULOYSKOE PLATEAU	48
I. V. Zenkova, A. S. Zaitsev, L. V. Zalish, A. A. Liskovaya. LIST OF ORIBATID MITES (ACARIFORMES: ORIBATIDA) IN TUNDRA AND NORTHERN TAIGA SOILS OF THE MURMANSK REGION	54
D. N. Kovalyov, I. Yu. Popov. ANNUAL CYCLE OF THE POND BAT (<i>MYOTIS DASYNEME</i>) SPATIAL DISTRIBUTION AND ABUNDANCE IN SAINT-PETERSBURG AND LENINGRAD REGION	68
RESEARCH METHODS	
A. F. Titov, V. T. Vdovitsyn, A. M. Kryshen', V. A. Lebedev, A. K. Polin. APPLICATION OF MODERN INFORMATION TECHNOLOGIES IN PROTECTED AREA NETWORK DEVELOPMENT (CASE STUDY OF KARELIA)	82
CHRONICLE	
E. P. Ieshko, D. I. Lebedeva, L. V. Anikieva. International symposium «Parasites of the Holarctic region» (Petrozavodsk, October 4–8, 2010)	87
DATES AND ANNIVERSARIES	
V. I. Krutov, O. O. Predtechenskaya. Vladimir Shubin (on the 85 th anniversary)	92
REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY	
S. F. Komulainen. ADDITIONAL MATERIALS FOR THE «BIBLIOGRAPHY ON ALGAE OF THE EUROPEAN NORTH OF RUSSIA»	97
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	104

Научное издание

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**

№ 1, 2011

Серия БИОГЕОГРАФИЯ. Вып. 11

*Печатается по решению
Президиума Карельского научного центра РАН*

Редактор М. А. Радостина
Оригинал-макет Г. А. Тимонен

Подписано в печать 01.03.2011. Формат 60x84¹/₈.
Гарнитура Pragma. Печать офсетная. Уч.изд. л. 10, 1. Усл. печ. л. 13,02.
Тираж 500 экз. Изд. № 161. Заказ 939.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50