О. Н. Ежов. КОМПЛЕКСЫ АФИЛЛОФОРОИДНЫХ ГРИБОВ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С ЕЛЬЮ ЕВРОПЕЙСКОЙ НА СЕВЕРЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ И СОПРЕДЕЛЬНЫЕ ТЕРРИТОРИИ) **77**

С. В. Сазонов. ЛЕТНЕЕ РАЗМЕЩЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ В КАРЕЛИИ. 1. ОБЩЕЕ ЗОНАЛЬНО-ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ **86**

Н. П. Иовченко. ЧЕРНОШЕЙНАЯ ПОГАНКА *PODICEPS NIGRICOLLIS* C. L. BREHM В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ: ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ И ПЕРВЫЙ ФАКТ ГНЕЗДОВАНИЯ **101**

А. В. Стесько. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИМАНДЫ (*LIMANDA LIMANDA* (L. 1758)) БАРЕНЦЕВА МОРЯ . . . **108**

С. В. Бугмырин, Л. А. Беспятова, Р. С. Мартьянов. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: IXODIDAE) НА ОСТРОВАХ КИЖСКОГО АРХИПЕЛАГА **119**

И. Ю. Попов. «ПРАВИЛО ОЗЕРА» И ДРУГИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РАСПРОСТРАНЕНИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ *MARGARITIFERA MARGARITIFERA* **126**

С. А. Павловский. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА ОСНОВНЫХ БИОТОПОВ ОЗЕРА СЯМОЗЕРО (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ) **140**

С. В. Дегтева, Е. Ю. Изъюров, Л. Я. Огродовая, Т. Н. Пыстина. СИСТЕМА ООПТ РЕСПУБЛИКИ КОМИ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПУТИ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ **147**

Краткие сообщения

В. А. Костина, Е. А. Боровичев. НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ **155**

А. В. Кравченко, О. Л. Кузнецов, В. В. Тимофеева, М. А. Фадеева, А. А. Бобров, В. Л. Миронов, Е. В. Чемерис. НОВЫЕ ДЛЯ КАРЕЛИИ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ **160**

Г. П. Урбанавичюс, С. А. Кутенков, М. А. Фадеева. НОВЫЕ НАХОДКИ В РОССИИ *CLADONIA ALBONIGRA* BRODO & AHTI (*CLADONIACEAE, ASCOMYCOTA*) ИЗ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ **165**

A. Polevoi, J. Salmela. NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *LIMONIA BADIA* WALKER AND *GNOPHOMYIA ACHERON* ALEXANDER (DIPTERA, LIMONIIDAE) IN EASTERN FENNOSCANDIA **168**

Правила для авторов **171**

Подписной индекс в каталоге «Роспечать» **57397**

ТРУДЫ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН. № 2, 2014. БИОГЕОГРАФИЯ

ISSN 1997-3217

Труды
КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 2, 2014

transactions.krc.karelia.ru

БИОГЕОГРАФИЯ

СОДЕРЖАНИЕ

Л. В. Филимонова. ИСТОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЕ И ГОЛОЦЕНЕ НА ТЕРРИТОРИИ ЗАКАЗНИКА «ТОЛВОЯРВИ» (КАРЕЛИЯ) **3**

И. Б. Кучеров. ЗЕЛЕНОМОШНЫЕ (ЧЕРНИЧНЫЕ) СОСНЯКИ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ: ОБЗОР ЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ **14**

Н. В. Геникова, Е. П. Гнатюк, А. М. Крышень, Н. И. Рыжкова. ФОРМИРОВАНИЕ СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННО ФРАГМЕНТИРОВАННОГО ЛАНДШАФТА У ГРАНИЦЫ ЮЖНОЙ И СРЕДНЕЙ ТАЙГИ **27**

О. М. Федоренко, М. В. Зарецкая, О. Н. Лебедева, А. Ф. Титов. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.), РАСПОЛОЖЕННЫХ НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА ВИДА . . . **36**

С. Ф. Комулайнен. ФИТОПЕРИФИТОН В ВОДОЕМАХ Г. ПЕТРОЗАВОДСКА (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ) **43**

С. И. Генкал, Т. А. Чекрыжева. НОВЫЕ ДАННЫЕ К ФЛОРЕ BACILLARIOPHYTA ОЗЕР СИСТЕМЫ РЕКИ КЕНТИ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ) **51**

Д. А. Давыдов. ЦИАНОПРОКАРИОТЫ ЗОНАЛЬНЫХ И ГОРНЫХ ТУНДР МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ **66**

Карельский научный центр
Российской академии наук

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Серия БИОГЕОГРАФИЯ

Петрозаводск
2014

Научный журнал
Труды Карельского научного центра Российской академии наук
№ 2, 2014
Серия БИОГЕОГРАФИЯ

Scientific Journal
Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
No 2, 2014
BIOGEOGRAPHY Series

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

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; В. Т. ВДОВИЦЫН, к. ф.-м. н., доцент; Т. ВИХАВАЙНЕН, доктор истории, проф.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; С. П. ГРИППА, к. г. н., доцент; Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; А. С. ИСАЕВ, академик РАН, д. б. н., проф.; В. Т. КАЛИННИКОВ, академик РАН, д. х. н., проф.; А. М. КРЫШЕНЬ (зам. главного редактора), д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Ф. П. МИТРОФАНОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; И. И. МУЛЛОНЕН, д. фил. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. ОКРЕПИЛОВ, академик РАН, д. э. н.; О. Н. ПУГАЧЕВ, член-корр. РАН. д. б. н.; Ю. В. САВЕЛЬЕВ, д. э. н.; Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н.

Editor-in-Chief
A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; S. P. GRIPPA, PhD (Geog.), Assistant Prof.; A. S. ISAEV, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. T. KALINNIKOV, RAS Academician, DSc (Chem.), Prof.; A. M. KRYSHEN' (Deputy Editor-in-Chief), DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; F. P. MITROFANOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; I. I. MULLONEN, DSc (Philol.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. OKREPILOV, RAS Academician, DSc (Econ.); O. N. PUGACHYOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); Yu. V. SAVELIEV, DSc (Econ.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); V. T. VDOVITSYN, PhD (Phys.-Math.), Assistant Prof.; T. VIHAVAINEN, PhD (Hist.), Prof.; A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Редакционная коллегия серии «Биогеография»

А. В. АРТЕМЬЕВ (зам. ответственного редактора), д. б. н.; И. Н. БОЛОТОВ, д. б. н.; А. Н. ГРОМЦЕВ, д. с.-х. н.; С. В. ДЕГТЕВА, д. б. н.; Е. П. ИЕШКО, д. б. н.; С. Ф. КОМУЛАЙНЕН, д. б. н.; А. В. КРАВЧЕНКО, к. б. н.; А. М. КРЫШЕНЬ (ответственный редактор), д. б. н.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; Т. ЛИНДХОЛЬМ, доктор биологии; В. Ю. НЕШАТАЕВА, д. б. н.; О. О. ПРЕДТЕЧЕНСКАЯ (ответственный секретарь), к. б. н.; А. И. СЛАБУНОВ, д. г.-м. н.; Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.

Editorial Board of the Biogeography Series

A. V. ARTEM'EV (Deputy Editor-in-Charge), DSc (Biol.); I. N. BOLOTOV, DSc (Biol.); S. V. DYOGTEVA, DSc (Biol.); A. N. GROMTSEV, DSc (Agr.); E. P. IESHKO, DSc (Biol.); S. F. KOMULAINEN, DSc (Biol.); A. V. KRAVCHENKO, PhD (Biol.); A. M. KRYSHEN' (Editor-in-Charge), DSc (Biol.); O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); T. LINDHOLM, PhD (Biol.); V. Yu. NESHATAEVA, DSc (Biol.); O. O. PREDTECHENSKAYA (Executive Secretary), PhD (Biol.); A. I. SLABUNOV, DSc (Geol.-Miner.); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.).

ISSN 1997-3217

Зав. редакцией А. И. Мокеева
Адрес редакции: 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
тел. (8142)762018; факс (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru
Электронная полнотекстовая версия: http://transactions.krc.karelia.ru

© Карельский научный центр РАН, 2014

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 3–13

УДК 551.8:551.793.9/.794 (1-751.1)(470.22)

ИСТОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПОЗДНЕЛЕДНИКОВЬЕ И ГОЛОЦЕНЕ НА ТЕРРИТОРИИ ЗАКАЗНИКА «ТОЛВОЯРВИ» (КАРЕЛИЯ)

Л. В. Филимонова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Выполнена реконструкция динамики растительности для территории ландшафтного заказника «Толвоярви» с конца аллереда до современности на фоне изменения природной среды, а также с учетом геоморфологии и антропогенного воздействия. Она основана на палинологических, макрофоссильных и радиоуглеродных данных. При характеристике истории образования и развития болота Скополиное привлечены материалы по хроностратиграфии озерно-болотных отложений, идентификации водорослей Pediastrum, пыльцы, спор и макроостатков водно-болотных растений.

Ключевые слова: спорово-пыльцевой спектр, макроостатки растений, динамика растительности, позднеледниковье, голоцен, Карелия.

L. V. Filimonova. VEGETATION HISTORY IN THE TOLVAJARVI NATURE RESERVE IN THE LATE GLACIAL AND HOLOCENE

A reconstruction of the vegetation dynamics in the Tolvajarvi landscape reserve territory from the end of Alleröd until present was carried out with regard to changes in the natural environment, as well as the geomorphology and human impacts. It is based on pollen, macrofossil and radiocarbon data. Evidence on the chronostratigraphy of lake-mire sediments, identification of algae (*Pediastrum*), pollen, spores and macrofossil remains of wetland plants were used to characterize the history of Scopolinoe mire.

Key words: spore-pollen spectrum, plant macrofossils, vegetation dynamics, Late Glacial, Holocene, Karelia.

Введение

В статье приведены данные по динамике растительности с конца аллереда до современности для территории государственного ландшафтного заказника «Толвоярви» (41900 га), расположенного на юго-западе Карелии, в Суоярвском административном районе, близ границы с Финляндией (рис. 1, А). Реконструкции основаны на данных палеоботанических, стратиграфических и радиоуглеродных исследований озерно-болотных отложений разреза Скополиное (62°17'10" с. ш., 31°30'45" в. д., 175 м н. у. м.), отбуренного на одноименном верховом грядово-мочажинном болоте (94 га), лежащем между озерами Хирвасьярви и Тойвалампи в центральной части заказника (рис. 1, Б). Территория исследования находится в среднетаежной подзоне Карелии, на стыке бассейнов Ладожского и Онежского озер. Рельеф – слабохолмистый и

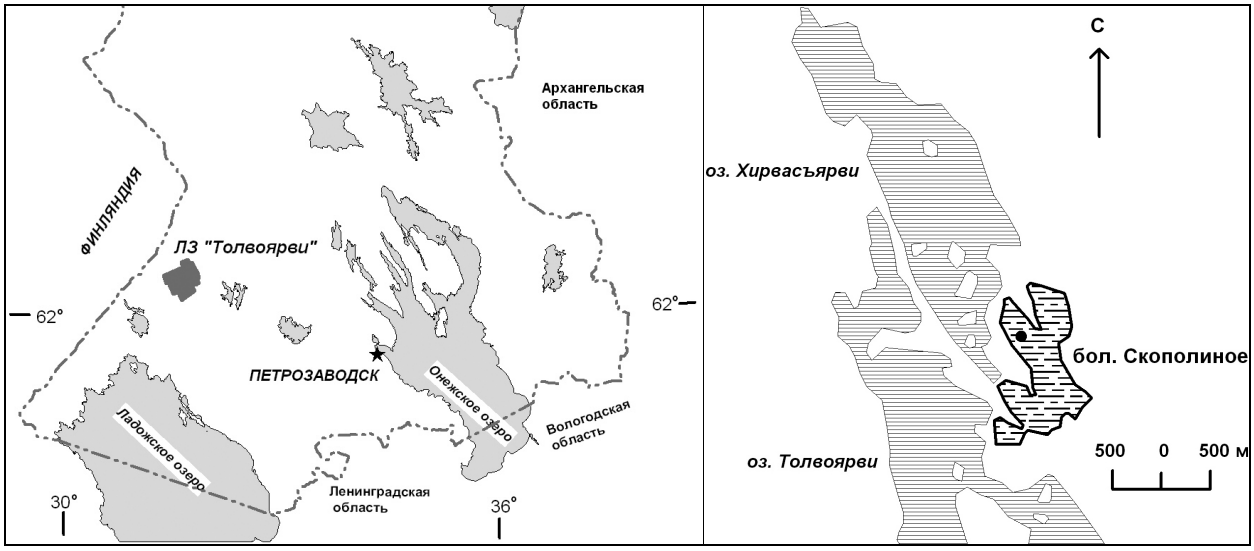


Рис. 1. Карты местоположения ландшафтного заказника Толвоярви (А), болота Скополиное (Б) и отобранного на нем разреза, исследованного радиоуглеродным и палеоботаническими методами (обозначен черной точкой)

увалистый, с многочисленными мощными и протяженными системами озовых гряд. Основные почвообразующие породы – моренные пески и супеси, а также торф, заполняющий понижения рельефа. Наибольшее распространение имеют сосняки; встречаются также ельники, березняки, осинники и ольшаники. Леса заказника в основном вторичные, в прошлом в той или иной мере пройдены сплошными или выборочными рубками. В настоящее время они достаточно успешно восстанавливаются естественным путем. На вырубках сосняков формируются сосновые и сосново-лиственные молодняки. Вырубленные ельники заменяются в основном смешанными древостоями. Небольшие фрагменты коренных лесов сохранились только по побережью озерно-речной системы. Агроландшафт представлен постепенно деградирующими угодьями незначительной площади.

Интерес к палеогеографическому изучению рассматриваемой территории был обусловлен тем, что она относится к «Зеленому поясу Фенноскандии», а также отсутствием для нее палеоботанических и радиоуглеродных данных. Указанные Г. А. Елиной [1981] в этой части Карелии три спорово-пыльцевые диаграммы (СПД) Сонкуссуо, Хейлинсуо и Пейтансуо не опубликованы и не датированы по ^{14}С. Ближайшая СПД с радиоуглеродными датировками, характеризующая позднеледниковое и голоценовое время, получена на территории Финляндии, в провинции Северная Карелия при исследовании разреза Pappilanlampi (63°18' с. ш., 30°55' в. д., 200 м н. у. м.) [Tolonen, 1967; Vuorinen, Tolonen, 1975; Tolonen, Ruuhijärvii, 1976].

Материалы и методы

С целью получения данных по динамике суходольной и водно-болотной растительности выполнены палеоботанические и радиоуглеродные исследования озерно-болотных отложений, отбуренных до глубины 650 см на сфагновой гряде *(Andromeda polifolia, Eriophorum vaginatum, Sphagnum fuscum)* из центральной части болота Скополиное.

На палеоботанические анализы отбирали образцы послойно сверху вниз ручным буром системы Инсторфа диаметром 5 см: торфа – разделяя 50-сантиметровый слой в челноке на три или четыре части, глины – через 7–15 см. Поверхностный 3-сантиметровый слой, а также 10-сантиметровые слои слаборазложившегося торфа до глубины 50 см срезали ножницами. В параллельных скважинах взяли два образца торфа (180–190 и 335–350 см), а также один образец сапропелевидного торфа (435–450 см) на радиоуглеродный анализ. Вблизи места бурения О. Л. Кузнецовым были сделаны геоботанические описания растительности.

Палеоботанические исследования проведены в лаборатории болотных экосистем ИБ КарНЦ РАН: химико-технологическая обработка и спорово-пыльцевой анализ 45 образцов – Л. В. Филимоновой, определение в них состава и соотношения макроостатков растений, а также степени разложения торфа в 26 пробах – Н. В. Стойкиной. Радиоуглеродные датировки (3) получены в лаборатории Геологического института РАН.

Определение ботанического состава торфа и степени его разложения выполнено по общепринятым методикам [Короткина, 1939; Минки-

на, Варлыгин, 1939] с привлечением атласа [Кац и др., 1977] и коллекции растительных остатков.

Обработка проб для палинологического анализа осуществлялась по общепринятым методикам [Пыльцевой анализ..., 1950; Палеопалинология..., 1966]: применяли щелочной метод Поста и ацетолизный Эрдтмана. Для выделения пыльцы и спор из минеральных осадков использовали сепарационный метод В. П. Гричука, при этом «разделительной» тяжелой жидкостью (удельный вес = 2,25) служила смесь CdJ_2, KJ и дистиллированной воды.

При идентификации пыльцевых зерен привлекали справочники-определители [Куприянова, Алешина, 1972, 1978; Бобров и др., 1983; Moore et al., 1991 и др.], собственную картотеку рисунков и описаний, а также эталонную коллекцию пыльцы и спор, хранящуюся в лаборатории болотных экосистем ИБ КарНЦ РАН.

СПД построена с использованием компьютерных программ TILIA-2 и TILIA GRAPH [Grimm, 1992]. Сначала устанавливали процентное соотношение между четырьмя группами микрофоссилий: деревьев, кустарников и кустарничков, трав, споровых. Затем сумму пыльцы первых двух групп (пыльца древесных) принимали за 100 % и определяли вклад (в %) составляющих ее таксонов. Содержание (в %) идентифицированной пыльцы трав рассчитывали от суммы пыльцы древесных и трав, спор – от суммы микрофоссилий древесных и споровых растений. Примененный метод расчета позволил избежать искажения СПД из-за высокого содержания в отдельных слоях пыльцевых зерен *Cyperaceae, Poaceae* и некоторых споровых растений.

Параллельно с палинологическим исследованием в образцах проведено видовое определение водорослей *Pediastrum* [по: Komárek, Jankovska, 2001].

Результаты и обсуждение

Стратиграфия разреза

Разрез Скополиное включает минеральные (100 см) и органогенные (550 см) отложения:

0–130 см – фускум торф, степень разложения торфа (R) = 0–20 %
130–150 см – пушицево-сфагновый верховой (в), R = 25 %
150–165 см – сфагновый комплексный в., R = 15 %
165–190 см – сфагновый мочажинный в., R = 15–20 %
190–205 см – шейхцериево-сфагновый в., R = 25 %
205–268 см – пушицево-сфагновый в., R = 30–35 %
268–285 см – шейхцериевый в., R = 35 %
285–300 см – сфагново-шейхцериевый в., R = 35 %
300–335 см – шейхцериевый в., R = 35 %
335–370 см – пушицевый в., R = 35–40 %
370–385 см – пушицево-сфагновый в., R = 35 %
385–410 см – осоково-шейхцериевый переходный, R = 25 %
410–450 см – сапропелевидный торф
450–520 см – сапропель с растительными остатками
520–550 см – сапропель
550–560 см – глина с примесью сапропеля
560–630 см – серо-голубые глины с небольшим количеством песка
630–643 см – обводненный мелкий песок
643–650 см – обводненный крупный песок

Радиоуглеродное датирование

Для органогенных отложений разреза Скополиное получены три радиоуглеродные датировки (табл.). Они хорошо согласуются между собой и с определениями относительного возраста отложений на основе палинологического анализа. Здесь же в таблице указан календарный и калиброванный возраст датированных образцов, рассчитанный по программе CalPal (www.calpal.de).

Полученные датировки использованы для определения абсолютного возраста отложений и соответствующих им палиноспектров. Они привлечены при периодизации СПД, установлении временных границ палинозон и сукцессий растительных палеосообществ, а также хронологии изменений природной среды.

Палеоботанические данные

Спорово-пыльцевой анализ выполнен в 45 образцах органогенных (36) и минерогенных (9) отложений. По результатам палинологических исследований построена СПД Скополиное (рис. 2), выделены палинозоны на основе изменений в составе спорово-пыльцевых спектров (СПС) и с учетом их кластеризации при

Возраст органогенных отложений

Глубина (см)	Тип отложений	Возраст			Лабораторный № образца
		радиоуглеродный (л. н.)	календарный (кал. л. н.)	калиброванный (кал. л. н.)	
180–190	торф	1580 ± 110	1390–1610	1500 ± 110	ГИН-12146
335–350	торф	5410 ± 90	6060–6280	6170 ± 110	ГИН-12145
435–450	сапропелевидный торф	8680 ± 100	9580–9880	9730 ± 150	ГИН-12144

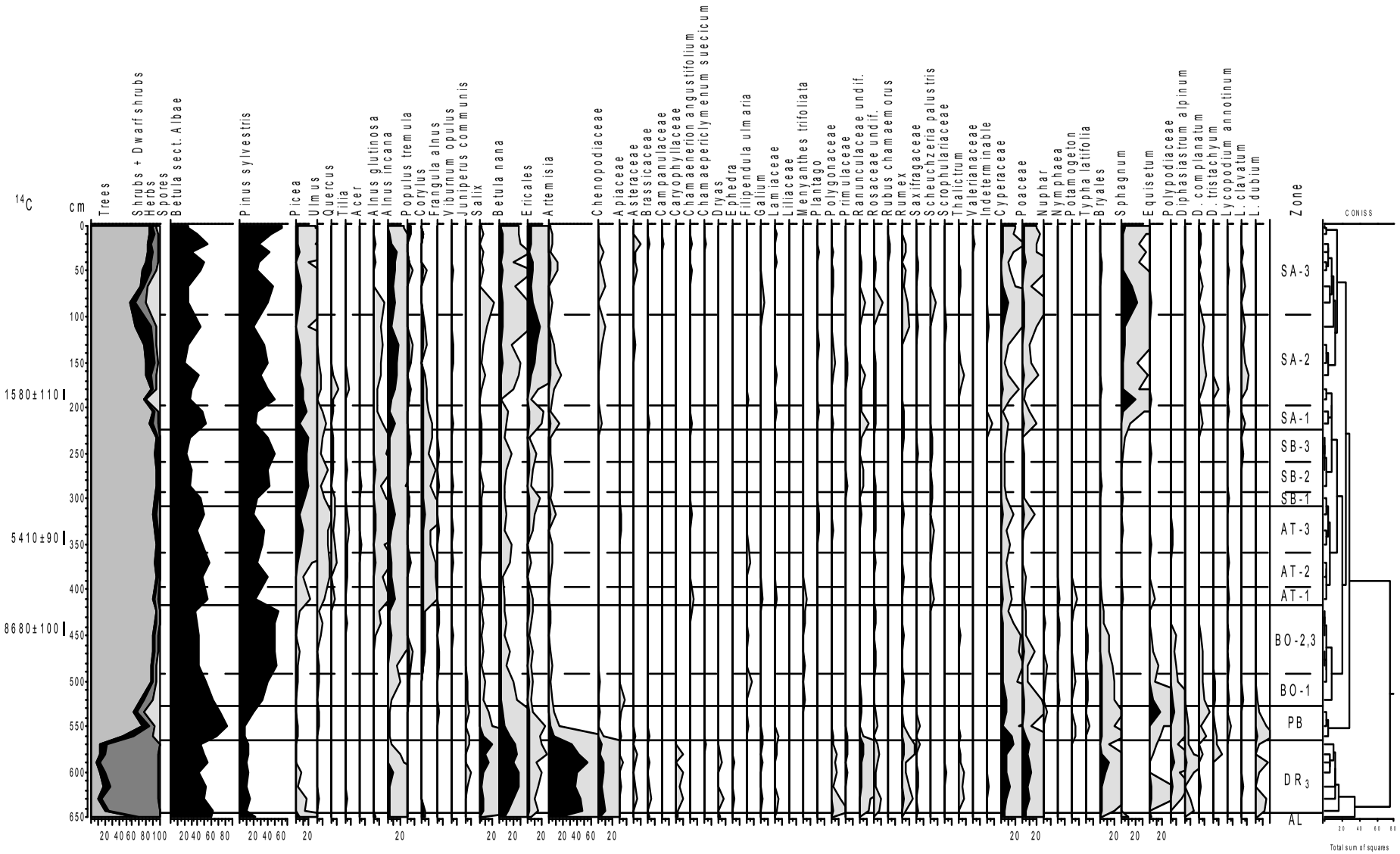


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза Скополиное

помощи программы CONISS. При периодизации СПД проводили сопряженный анализ палинологических и радиоуглеродных данных, учитывали рассчитанный с использованием программы TILIA-2 возраст СПС. При этом придерживались схемы хронологического разделения позднеледниковья и голоцена Северной Евразии Н. А. Хотинского [1977, 1987]. В соответствии с ней в полученной СПД Скополиное выделены две палинозоны, сформировавшиеся в позднеледниковое время, и восемь – в голоцене. В данной статье приводится детальное описание первых двух палинозон, остальных – только при необходимости. Палинологические данные легли в основу реконструкции динамики растительности с конца аллереда до современности, а также использованы для определения относительного возраста отложений.

Видовые определения водорослей *Pediastrum* [по: Komárek, Jankovska, 2001] привлечены при характеристике палеоводоема и условий распространения водно-болотной растительности.

Данные идентификации макроостатков растений, определения их процентного соотношения и степени разложения торфа нашли отражение в стратиграфии разреза (см. выше), а также использованы при реконструкции водно-болотной растительности в те или иные интервалы времени.

Реконструкция динамики растительности на фоне изменения природной среды в позднеледниковье и голоцене приведена довольно подробно из-за отсутствия в литературе палинологических данных для заказника «Толвоярви» и окружающих территорий. Ближайшая СПД Pappilanlampi получена в финской провинции Северная Карелия [Tolonen, 1967; Vuorinen, Tolonen, 1975; Tolonen, Ruuhijärvii, 1976].

Позднеледниковье. Согласно палинологическим данным, минерогенные отложения с глубины 560–650 см накопились в позднеледниковое время, причем глины и мелкий песок – в позднем дриасе (DR_3: 11000–10300 л. н.), слой крупного песка мощностью 7 см – скорее всего, в самом конце аллереда (AL). Скорость осадконакопления в DR_3 составляла примерно 1,2 мм/год.

Палинозона, сформировавшаяся в DR_3, характеризуется самым низким для разреза содержанием пыльцы деревьев (8–20 %) и самым высоким – пыльцы трав (67–84 %). Наибольший вклад вносит *Artemisia*, несколько меньший – *Chenopodiaceae, Poaceae, Cyperaceae* и группа *Varia.* Среди разнотравья – *Apiaceae, Asteraceae* (*Aster, Serratula* type*), Brassicaceae, Caryophyllaceae, Chamaepericlymenum suecicum, Ephedra, Galium, Lamiaceae, Liliaceae, Plantago, Polygonaceae, Primulaceae, Ranunculaceae* (в том числе *Thalictrum alpinum*), *Rosaceae* (в том числе *Dryas octopetala, Potentilla*), *Rumex/Oxyria, Saxifragaceae, Scrophulariaceae.* В группе древесных преобладает пыльца *Betula* sect. *albae* (43–62 %) и *B. nana* (13–28 %), характерно самое высокое для разреза содержание пыльцы *Salix* (5–19 %) и самое низкое – *Pinus sylvestris* (9–16 %); пыльца *Alnus incana* и *Ericales* встречается постоянно, а *Picea, Juniperus communis* и термофильных древесных пород – спорадически, в небольшом количестве (см. рис. 2). В спектрах спор наиболее значителен вклад зеленых мхов, папоротников (в том числе *Cystopteris dickieana, C. fragilis, C. montana, Dryopteris filix-mas, Polypodium vulgare)*, а также плаунов *(Diphasiastrum alpinum, D. complanatum, D. Tristahyum, Lycopodium clavatum, L. pungens).*

СПС базального 7-сантиметрового слоя отложений, отнесенный к аллереду (см. рис. 2), отличается от палиноспектров позднего дриаса более высоким содержанием (64 %) пыльцы деревьев (главным образом *Betula* sect. *Albae*, в значительно меньшей степени *Pinus sylvestris* и *Picea)* и небольшим вкладом пыльцы *Betula nana, Salix, Artemisia* и *Chenopodiaceae*. Суммарная доля пыльцы трав в нем составила 28,5 %. В отложениях, сформировавшихся в AL, отмечено наименьшее количество пыльцевых зерен, что указывает на слабое развитие растительного покрова, его несомкнутость и вероятностное поступление пыльцы деревьев в результате дальнезаносного ветрового переноса из более южных районов. Больший вклад последней в СПС (по сравнению с DR_3), возможно, обусловлен некоторым приближением границ ареалов указанных древесных пород, а также увеличением их пыльцевой продуктивности в условиях аллередового потепления. Причиной могло послужить также переотложение ранее захороненной пыльцы, в том числе и термофильных пород *(Ulmus, Quercus, Alnus glutinosa).*

Согласно литературным данным [Lundqvist, 1991], 11400 л. н. край одной из лопастей ледника проходил примерно по границе России с Финляндией, то есть достаточно близко к району исследования. По мере дегляциации территории происходило образование крупных приледниковых озер (среди

них Гимольское [Лукашов, Демидов, 2001]), в которые поступали холодные талые воды. Все это оказывало охлаждающее влияние на климат и не способствовало распространению здесь древесной растительности. Новое значительное глобальное похолодание климата в позднем дриасе вызвало очередное наступление ледника в стадию сальпаусселькя I. Край его оккупировал западную и северную части Карелии, но не достиг территории исследования. Ледники этой стадии перекрыли датские проливы, и в котловине Балтики начинает формироваться Балтийское приледниковое озеро [Геология..., 1992]. В юго-восточной Финляндии и прилегающих районах Карелии его уровень достигал современных отметок 150–160 м около 10500 л. н. [Gluckert, 1995], что значительно ниже таковых на МТ Скополиное как в настоящее время (175 м н. у. м.), так и в конце DR_3.

Снижение температур и ксерофитизация климата в DR_3, а также довольно близкое расположение ледника и холодных приледниковых водоемов создали неблагоприятные условия для развития растительного покрова. Существенное значение при его формировании кроме этого имели характер рельефа, его расчлененность, ярусность, мощность и геохимический состав четвертичных отложений, их генезис. Известно, что сложенные разнозернистыми песками флювиогляциальные отложения обладают большой дренирующей способностью и потому хуже удерживают влагу, чем глины озерно-ледникового происхождения. Кроме того, они значительно беднее минеральными веществами. Песчаные, супесчаные, глинистые, гравийно-галечные, щебнисто-каменистые, нарушенные, несформированные и выщелоченные под воздействием талых вод грунты, а также участки прибрежные и с вечной мерзлотой создавали свои специфические местообитания для расселения растений, в соответствии с которыми шло формирование разнообразных растительных палеосообществ.

Установлено, что исследованные позднеледниковые отложения имели довольно низкую насыщенность пыльцевыми зернами. Это могло быть связано с еще небольшой площадью суходолов на территории исследования, слабо развитым фрагментарным растительным покровом, а также уменьшением пыльцевой и споровой продуктивности в холодных климатических условиях. Маленький вклад пыльцы *Pinus sylvestris* и особенно *Picea* указывает на то, что она была, скорее всего, дальнезаносной, а несколько большее содержание пыльцы *Betula* sect. *Albae* свидетельствует о возможном частично местном ее происхождении. Береза и ольха могли встречаться в позднеледниковье единично или небольшими группами в наиболее благоприятных для них условиях, однако участие их в растительном покрове было незначительным.

Близ палеоводоема преимущественное распространение имели разнообразные травянистые палеосообщества. Маревые выступали пионерами зарастания грунтов различной литологии, освобождавшихся при снижении уровня водоемов, встречались на каменистых и мелкощебнистых грунтах. Полыни были типичны для сухих местообитаний, а также вместе с галофитами произрастали на засоленных участках территории. Существенную роль в растительном покрове играли ерниковые, тундровые ивовые и травяно-кустарниково-зеленомошные ценозы. Максимального развития тундровая растительность достигла в конце DR_3.

Вдоль ручьев и по берегам озер встречались сообщества осок и злаков. Почти полное отсутствие пыльцы гидрофитов в отложениях AL и DR_3 (см. рис. 2) свидетельствует о том, что зарастание палеоводоема сдерживалось еще высоким уровнем воды в нем, поступлением холодных талых вод и суровыми климатическими условиями. Подтверждением этого является присутствие в отложениях водорослей *Pediastrum integrum* var. *integrum, P. kawraiskyi* и *P. privum,* характерных для позднеледниковья [по: Komárek, Jankovska, 2001]. В это время палеоводоем на месте современного болота Скополиное, по-видимому, еще не существовал как самостоятельный, а был частью праозера Толвоярви.

Итак, сложные природно-климатические условия на территории исследования в конце AL и DR_3 (охлаждающее влияние ледовых масс, ксерофитизация климата, образование приледниковых водоемов, появление оголенного субстрата, процессы солифлюкции и эрозии почв), а также многообразие форм рельефа и состав четвертичных отложений обусловили специфичность растительного покрова, не имеющего аналогов в настоящее время. Он был несомкнутый и чередовался с пятнами оголенных грунтов, имел мозаичную структуру, включал виды, разнообразные как по экологии (ксерофиты, мезофиты, гелиофиты и др.), так и по географическому происхождению (арктические, арктоальпийские, гипоарктические и бореальные). Идентифицированные по пыльце виды растений принадлежат к тундровым, луговым, лесным, крио-

фильно-степным ценозам, сообществам щебнистых и каменистых грунтов, временным сообществам на нарушенных и несформированных грунтах. Согласно полученным данным, преимущественное распространение на территории исследования в позднеледниковье имели различные травяные (особенно ксерофильные) и тундровые (ивняки, ерниково- и кустарничково-зеленомошные) сообщества. Леса отсутствовали, ольха и береза встречались единично или небольшими группами.

Голоцен характеризуется увеличением тепло- и влагообеспеченности, вызвавшим необратимую направленную динамику растительного покрова, в результате чего безлесные экосистемы позднего дриаса сменились березовым редколесьем, а затем таежными лесами.

Пребореальный период (PB: 10300–9300 л. н.) начался глобальным потеплением климата. Озерные отложения с глубины 520–560 см, датированные PB, представлены двумя слоями: глиной с примесью сапропеля (10 см) и сапропелем (30 см). Маломощность и смена генезиса отложений, резкие изменения состава СПС (особенно на границе DR_3/PB) свидетельствуют об уменьшении поступления минерогенного материала с окружающей территории, резком снижении уровня воды и так называемых «перерывах» осадконакопления, связанных с размывом отложений. Можно с уверенностью утверждать, что в пребореале палеоводоем Скополиное уже отделился, обособился и существовал самостоятельно; уровень его был не очень высоким. Это на фоне существенного потепления климата улучшило его прогрев и способствовало уменьшению количества зеленых водорослей, типичных для холодных глубоководных водоемов, и увеличению встречаемости *Pediastrum boryanum* var. *boryanum, P. boryanum* var. *longicorne* и *P. duplex* var. *rugulosum.* Интенсивное развитие планктона и бентоса привело к отложению сапропеля. Мелководья палеоводоема зарастали водно-болотными растениями, о чем свидетельствует идентификация пыльцы *Nuphar, Potamogeton, Typha latifolia, Phragmites australis, Cyperaceae*, спор *Equisetum*, макроостатков этих таксонов, а также *Menyanthes trifoliata, Scheuchzeria palustris, Sphagnum balticum, S. magellanicum, Aulacomnium* и *Warnstorfia.*

Для пребореала характерно активное распространение березы пушистой *(Betula pubescens)*, в меньшей степени – березы повислой *(B. pendula)*, а во второй половине периода – также сосны обыкновенной; сокращение площадей, занятых полынно-марево-разнотравными сообществами, ивняками, ерниками и кустарничково-зеленомошными ценозами. Преобладающими сначала становятся березовые редколесья, а затем березовые и сосново-березовые леса северотаежного облика. О редкостойности последних свидетельствует большое количество спор плаунов *(Diphasiastrum alpinum, D. complanatum, D. tristachyum, Lycopodium annotinum, L. pungens)*, содержащихся в отложениях этого времени, а также встретившаяся здесь пыльца *Juniperus communis.*

Бореальный период (BO: 9300–8000 л. н.) начался при достаточно низких температурах и характеризовался ритмически направленным существенным потеплением климата на фоне дефицита влажности [Филимонова, Климанов, 2005]. Падение базиса эрозии вследствие продолжающегося гляциоизостатического подъема Балтийского щита вызвало снижение уровня грунтовых вод на территории исследования. Все это способствовало активному распространению сосны, которая занимала благоприятные для нее местообитания, внедряясь в существующие березовые и ольхово-березовые сообщества.

Согласно выполненным реконструкциям, в BO-1 (9300–8900 л. н.) на территории исследования были представлены березово-сосновые леса, в наземный покров которых входили кустарнички, осоки, злаки, разнотравье, папоротники, плауны и зеленые мхи. На песчаных и валунных слаборазвитых почвах сформировались древостои с доминированием сосны. Леса, по-видимому, еще были редкостойные, северотаежного облика. Об этом свидетельствует значительное участие плаунов *(Diphasiastrum complanatum, D. tristachyum, Lycopodium annotinum, L. clavatum, L. pungens)*, а также можжевельника в формировании палиноспектров, датированных BO-1. Уменьшение их роли отмечено в BO-2,3 (8900–8000 л. н.), что было обусловлено увеличением сомкнутости лесов, которые приобрели к тому времени уже среднетаежный облик.

Характерной особенностью СПД Скополиное является довольно высокое, почти не меняющееся содержание пыльцы *Pinus sylvestris* (51–54 %) с начала BO-2 и практически до конца периода, где отмечен ее максимум (57 %) в отложениях с глубины 410–423 см (см. рис. 2). Верхний СПС не был выделен в отдельную палинозону, относящуюся к BO-3 (8300–8000 л. н.), из-за маломощности слоя (13 см) и слабо выраженного максимума пыльцы сосны по отношению к СПС, сформировавшихся в BO-2.

Последнее, возможно, связано с пожарами, которые могли происходить в это время. Увеличение температурных показателей (особенно в потепление с экстремумом около 8500 л. н.) в условиях сухого климата создало пожароопасную обстановку [Филимонова, Климанов, 2005]. Этому способствовало также снижение базиса эрозии и, как следствие, уровня грунтовых вод на территории исследования. От пожаров прежде всего страдали сосновые леса, растущие на песчаных холмах и грядах, то есть в наиболее сухих условиях. Подтверждением лесных пожаров является наличие угольных частичек, пыльцы *Chamaenerion angustifolium* и *Calluna vulgaris*, а также довольно высокое содержание пыльцы *Betula* sect. *Albae* в этом и последующем спектре, отнесенном к АТ-1 (см. рис. 2).

Установлено, что, несмотря на пожары, доминирующую роль в составе лесов, начиная с ВО-2 и до конца периода, играла сосна. В конце ВО-периода сосновые кустарничково-зеленомошные среднетаежные леса (монодоминантные и с примесью березы) имели преимущественное распространение на песчаных равнинах, вершинах и склонах озовых гряд. В более влажных местообитаниях произрастали березово-сосновые кустарничково-сфагновые леса, близ водоемов и формирующихся болот – березняки крупнотравные с примесью ольхи и березово-ольховые злаково-папоротниковые сообщества.

Спорадически встречающаяся в бореальных отложениях в незначительном количестве пыльца *Ulmus, Quercus, Tilia* и *Acer*, скорее всего, является дальнезаносной из более южных регионов. Хотя можно предположить, что принесенные ветром или водой семена теплолюбивых древесных пород, попав в благоприятные условия, могли прорасти и дать начало взрослым особям. Однако их расселению препятствовали еще довольно низкие температуры, недостаток влаги и бедные грунты.

Согласно палинологическим и макрофоссильным исследованиям, в бореальное время обмелевший палеоводоем Скополиное активно зарастал водными и болотными растениями *(Nuphar, Nymphaea, Potamogeton, Typha latifolia, Carex magellanica, C. rostrata, C. limosa, Comarum palustre, Menyanthes trifoliata, Equisetum, Warnstorfia* и др.). В месте бурения скважины на глубине 450–520 см лежит сапропель с растительными остатками, а над ним – сапропелевидный торф мощностью 40 см; базальный 15-сантиметровый слой последнего датирован возрастом 8680 ± 110 л. н. (см. табл.).

С **атлантического периода (АТ: 8000–4700 л. н.)** в исследованном разрезе Скополиное началось отложение торфа. Граница между ВО и АТ периодами проведена над максимумом пыльцы *Pinus sylvestris* (см. рис. 2). Выше нее отмечены резкое снижение доли последней до 23 % и увеличение содержания пыльцы *Betula* sect. *Albae* до 54 %, а также начавшийся подъем кривых пыльцы широколиственных пород *(Ulmus* и *Tilia)*, *Alnus incana, A. glutinosa* и *Corylus* до максимальных значений в АТ-3 (6000–4700 л. н.). Возросла также встречаемость пыльцы *Picea, Quercus* и *Acer.*

Потепление и увеличение влажности климата в АТ-1 (8000–7000 л. н.) создало условия для расселения вяза, дуба, липы, клена, лещины и ольхи черной. По мере распространения их и соответствующей флористической свиты из травянистых растений происходило становление южной тайги в районе исследования. Внедряясь в уже существующие сообщества, они занимали благоприятные местообитания с более богатыми, обеспеченными влагой, но вместе с тем хорошо дренированными почвами. В АТ-1 и АТ-2 (7000–6000 л. н.) преимущественное распространение имели сосновые и сосново-березовые леса, в состав которых входили теплолюбивые древесные породы, а также лещина. Близ озер и болот встречались березово-ольховые и черноольховые влажно-высокотравные сообщества.

Возможно, в конце АТ-2, а с начала АТ-3 наверняка, на территории исследования началось распространение ели. Содержание ее пыльцы в слое, датированном возрастом 5410 ± 90 л. н. (см. рис. 2), составило уже 10 %, в образце над ним – 11 %. Далее, в конце АТ-3 отмечено снижение в СПС доли пыльцы *Picea* (7 %) и *Pinus sylvestris* (20 %) на фоне увеличения вклада пыльцы *Betula* sect. *Albae* (50 %) и *Alnus* (10 %). Характерно, что в этом слое и в отложениях, датированных АТ-1, где зафиксировано резкое падение содержания пыльцы *Pinus sylvestris* до 23 %, часть пыльцы хвойных пород, главным образом сосны, а также поры у некоторых пыльцевых зерен берез были забиты угольными частичками. Это, а также найденная здесь же пыльца *Chamaenerion angustifolium* и *Calluna vulgaris* служит подтверждением лесных пожаров, от которых особенно страдали сосняки, произрастающие в сухих местообитаниях.

В АТ-3 широкое распространение на территории исследования имели елово-сосновые, сосново-еловые и сосново-березовые травяно-моховые и крупнотравные южнотаежные леса с участием *Ulmus laevis, U. glabra, Quercus*

robur, Tillia cordata, Acear platanoides, Alnus glutinosa, A. incana, Populus tremula, Corylus avellana, Frangula alnus, Viburnum opulus и *Salix.* На песчаных вершинах и склонах гряд произрастали сосновые кустарничково- и лишайниково-зеленомошные леса. Вдоль берегов водоемов, у болот встречались ельники болотно-травяные, а также черноольшаники с примесью вяза, лещины и с влаголюбивым разнотравьем. На гарях произрастали постпирогенные березовые и березово-сосновые разреженные леса с обедненным кустарничково-травяным покровом (с *Calluna vulgaris*).

Суббореальный период (SB: 4700–2500 л. н.) начался с резкого похолодания и уменьшения влажности климата, что вызвало сокращение участия широколиственных пород, лещины, ольхи серой и клейкой в растительном покрове. В SB-1 отмечено некоторое увеличение доли ели и сосны в составе лесов на фоне все еще значительного распространения постпирогенных березовых и сосново-березовых лесов на территории исследования. Начиная с SB-2 и до конца периода основными лесообразующими породами здесь выступают ель и сосна (максимумы их пыльцы отмечены в SB-3 – 20 и 50 % соответственно). Они формировали еловые и сосново-еловые леса южнотаежного облика, в состав которых входили широколиственные породы, береза, ольха серая, осина, калина, крушина. На песчаных равнинах, вершинах, а также склонах гряд и холмов произрастали в основном сосновые леса, на глинистых почвах – ельники. По долинам рек и ручьев с хорошим проточным увлажнением встречались ельники крупнотравные с черной ольхой и вязом, по окраикам болот – ельники болотно-травяные; в этих же местообитаниях – ольхово-березовые сообщества, ивняки и черноольшаники.

Субатлантический период (SA: 2500 л. н. – настоящее время) характеризовался дальнейшим похолоданием климата. Особенностью палиноспектров, сформировавшихся в это время, является проявление в них узколокальной составляющей: на протяжении SA-1 (2500–1800 л. н.), SA-2 (1800–800 л. н.) и в самом начале SA-3 в СПД Скополиное (см. рис. 2) зафиксировано направленное снижение доли пыльцы деревьев на фоне увеличения вклада пыльцы *Betula nana, Cyperaceae, Poaceae* и особенно *Ericales*, а также спор *Sphagnum.* Согласно результатам определения макроостатков в торфе, *Eriophorum*, *Sphagnum magel-lanicum, S. angustifolium, S. balticum, S. majus* и *S. fuscum* были широко представлены на болоте Скополиное в субатлантическое время. При этом наиболее выраженный верхний максимум спор (см. рис. 2) связан с распространением *Sphagnum fuscum*, начавшимся примерно в середине SA-2, и его экспансией в начале SA-3.

В спектре древесных доминирующую роль играет пыльца *Pinus sylvestris* (21–61 %) и *Betula* sect. *albae* (21–51 %). Вклад пыльцы *Picea* на протяжении SA-периода снижается. Установлено, что в СПС, датированном возрастом 1580 ± 110 л. н., он еще достаточно высок (12 %), а со второй половины периода варьирует в пределах 2–6 %. Количество пыльцы *Alnus glutinosa* по сравнению с суббореалом уменьшилось, а *A. incana* – значительно возросло (максимально до 16 %), но в верхнем 10-сантиметровом слое – снизилось до 2–3 % (см. рис. 2). Это свидетельствует о большем произрастании ольхи серой близ болота Скополиное на протяжении SA, чем в настоящее время. Пыльца широколиственных пород и лещины в СПД отсутствует или представлена спорадически в небольшом количестве, что указывает на сокращение их участия в составе лесов.

В первой половине SA-периода в районе исследования еловые и сосново-еловые леса с березой, ольхой и единичным присутствием широколиственных пород, по-видимому, еще были распространены; в дальнейшем их доля в растительном покрове уменьшилась. Доминирующую роль, особенно на территории, окружающей болото Скополиное, играли елово-сосновые и сосновые леса, произрастающие на вершинах и склонах холмов, озовых гряд. Береза входила в состав хвойных и мелколиственных лесов, принимала участие в облесении болот, зарастании гарей и вырубок.

В результате активной хозяйственной деятельности человека коренные леса в основном были уничтожены. Ельники, занимавшие территории с более богатыми почвами, вырубали или выжигали под пашни. Сосну использовали как строительный материал, на дрова и для получения древесного угля. В настоящее время леса заказника вторичные: в той или иной мере они все пройдены сплошными или выборочными рубками. На вырубках сосняков формируются сосновые и сосново-лиственные молодняки. Вырубленные ельники заменяются в основном смешанными древостоями. Это нашло свое отражение в СПД Скополиное (см. рис. 2).

Заключение

Согласно выполненным реконструкциям на территории исследования сукцессионный ряд

зонально обусловленной растительности представляют: **перигляциально-степные палеосообщества** (ПС) и **тундра** ерниково-зеленомошная (AL, DR_3: 11400–10300 л. н.) → **лесотундра:** березовое (с примесью сосны) редколесье в сочетании с ерниково-зеленомошными тундрами и с присутствием перигляциально-разнотравных ПС (PB: 10300–9800 л. н.) → **северная тайга:** редкостойные березовые и сосново-березовые леса (PB: 9800–9300 л. н.) → редкостойные березово-сосновые леса (BO-1: 9300–8900 л. н.) → **средняя тайга:** сосновые и березово-сосновые леса (BO-2,3: 8900–8000 л. н.) → **южная тайга:** сосновые, сосново-березовые и черноольховые леса с елью, широколиственными породами и лещиной (AT-1,2: 8000–6000 л. н.) → елово-сосновые, сосново-еловые и сосново-березовые леса с широколиственными породами и лещиной, елово-черноольховые (с вязом) леса (AT-3: 6000–4700 л. н.) → **средняя тайга (южный вариант):** еловые и сосновые леса с березой и примесью широколиственных пород и черной ольхи (SB: 4700–2500 л. н.) → **средняя тайга:** елово-сосновые и сосново-еловые с березой леса (SA-1,2: 2500–1400 л. н.) → сосновые с елью и березой леса (SA-2,3: 1400 л. н. – настоящее время).

Автор выражает глубокую признательность д. б. н. О. Л. Кузнецову и к. б. н. С. А. Кутенкову – за помощь в проведении полевых исследований, Н. В. Стойкиной – за макрофоссильный анализ органогенных отложений, П. Н. Токареву – за картографические рисунки, а также сотрудникам Геологического института РАН, выполнившим радиоуглеродное датирование образцов.

Литература

Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР / Ред. Л. А. Куприянова. Л.: Наука, 1983. 208 с.

Геология Финского залива / Ред. А. Раукас, Х. Хювяринен. Таллинн: АН Эстонии, 1992. 422 с.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена / Ред. Н. И. Пьявченко. Л.: Наука, 1981. 156 с.

Кац Н. Я., Кац С. В., Скобеева Е. И. Атлас растительных остатков в торфах / Ред. В. Н. Сукачев. М.: Недра, 1977. 376 с.

Короткина М. Я. Ботанический анализ торфа // Методы исследования торфяных болот. Ч. 2. Лабораторные и камеральные работы / Ред. М. И. Нейштадт. М.: Труды ЦТОС. Т. VI. В. 2, 1939. С. 5–60.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР / Ред. Л. А. Куприянова. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 171 с.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР / Ред. Л. А. Куприянова. Lamiaceae – Zygophyllaceae. Л.: Наука, 1978. 184 с.

Лукашов А. Д., Демидов И. Н. Условия формирования рельефа и четвертичных отложений Карелии в поздне- и послеледниковье как основа становления современной природной среды // Тр. КарНЦ РАН. Серия Б. Биогеография Карелии. Вып. 2. Петрозаводск, 2001. С. 3–11.

Минкина Ц. И., Варлыгин П. Д. Определение степени разложения торфа // Методы исследования торфяных болот / Ред. М. И. Нейштадт. Ч. 1. М., 1939. С. 115–138.

Палеопалинология. Т. 1. Методика палинологических исследований и морфология некоторых ископаемых спор, пыльцы и других растительных микрофоссилий // Тр. ВСЕГЕИ. 1966. Вып. 141. 351 с.

Пыльцевой анализ / Ред. И. М. Покровской. М.: Госгеолиздат, 1950. 571 с.

Филимонова Л. В., Климанов В. А. Изменение количественных показателей палеоклимата в среднетаежной подзоне Карелии за последние 11000 лет // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. Тр. КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск, 2005. С. 112–120.

Хотинский Н. А. Голоцен северной Евразии / Ред. М. И. Нейштадт. М.: Наука, 1977. 200 с.

Хотинский Н. А. Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М.: Наука, 1987. С. 39–45.

Gluckert G. The Baltic Ice Lake in the South Finland and its outlets // Quaternary international. 1995. Vol. 27. P. 47–51.

Grimm E. S. TILIA and TILIA GRAPH: Pollen spreadsheet and graphics program // 8th International Palynological Congress. Programm and Abstracts. Aix-en-Provence, France, 1992. 56 p.

Komárek J., Jankovska V. Review of the green algal genus *Pediastrum*: implication for pollenanalytical research // Bibliotheca phycologica, Bd 108. Berlin; Stuttgart, 2001. 127 p.

Lundqvist J. Kvartärtiden – jordarterna // Eds. M. Lindström, J. Lundqvist, T. H. Lundqvist. Sveriges geologi från urtid till nutid. Studentlitteraur, Lund, 1991. P. 232–254.

Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. E. Pollen analysis // Second edition. Blackwell Science. London, Malden, Carlton, 1991. 216 p.

Tolonen K. Über die Entwicklung der Moore in finnischen Nordkarelien // Annales Botanici Fennici / Eds. P. Sorsa. 1967. Vol. 4, N 3. 416 p.

Tolonen K., Ruuhijärvii R. Standard pollen diagrams from the Salpausselkä region of Southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1976. T. 13, N 4. P. 155–196.

Vuorinen J., Tolonen K. Flandrian pollen deposition in Lake Pappilampi, eastern Finland // Publications of the University of Joensuu. Seriess B II, N 3. Joensuu, 1975. P. 1–12.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Филимонова Людмила Владимировна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: filimonovaluda@mail.ru
тел.: 89214513626, 89535444890

Filimonova, Lyudmila
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: filimonovaluda@mail.ru
tel.: 89214513626, 89535444890

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 14–26

УДК 581.526.426.2 (470.1)

ЗЕЛЕНОМОШНЫЕ (ЧЕРНИЧНЫЕ) СОСНЯКИ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ: ОБЗОР ЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

И. Б. Кучеров

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

По данным полевых исследований 1996–2010 гг. в различных регионах средней и северной тайги Европейской России, методом доминантно-флористической классификации выделено 6 синтаксонов зеленомошных сосняков – 2 ассоциации с 5 субассоциациями и 2 вариантами. В числе ассоциаций – сосняк черничный в средней и воронично-черничный в северной тайге. В первой из ассоциаций выделены 3 субассоциации – бруснично-черничная с участием лишайников (на песках, переходная к соснякам брусничным и, возможно, пирогенная), вейниково-черничная, обогащенная травянистыми видами (преимущественно южнотаежная, развитая также на супесях) и «типичная» (среднетаежная на бедных песках). В сосняках воронично-черничных 2 субассоциации – скальная с обилием *Linnaea borealis* на обнажениях силикатных пород и «типичная» с 2 вариантами – западным (кольско-карельско-онежским) «типичным» и восточным (двино-печорским) хвощово-черничным. Для последнего, переходного к соснякам долгомошным, характерны начальные признаки заболачивания, особенно при утяжелении почвы.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, зеленомошные сосновые леса, классификация растительности, средняя тайга, северная тайга, Европейская Россия.

I. B. Kucherov. FEATHERMOSS (WHORTLEBERRY) PINE FORESTS IN NORTHERN AND MIDDLE TAIGA OF EUROPEAN RUSSIA: AN OVERVIEW OF PHYTOCOENOTIC DIVERSITY

Field survey of 1996–2010 in northern and middle taiga of European Russia and application of the dominant-floristic approach to vegetation resulted in identification of 6 syntaxa of feathermoss Scots pine forests, including two associations with five subassociations and 5 variants. The associations are **Myrtillo-Pinetum** (**P**.) in the middle-boreal and **Empetro-Myrtillo-P.** in the northern-boreal forest subzones, respectively. The first unit comprises 3 subassociations, namely **vaccinietosum** with lichens (on coarse sand, transitional to Vaccinio-P. and probably pyrogenic), **calamagrostietosum arundinaceae** with herb species (mainly south-boreal, found also on loamy sand), and **typicum** (mid-boreal, on nutrient-poor sand). The 2 subassociations of the northern-boreal unit are **linnaetosum** on silicate rock outcrops and **typicum** with 2 variants. The western one occurs throughout the Kola Peninsula, Karelia, and the Onega River region. The eastern variant with **Equisetum sylvaticum** is found in the Northern Dvina and Pechora River basins. It features the onset of paludification, especially on soils with higher content of fine earth.

Key words: *Pinus sylvestris*, feathermoss Scots pine forests, syntaxonomy, middle taiga, northern taiga, European Russia.

Введение

Сосняки зеленомошные – черничные и воронично-черничные – важнейшая группа ассоциаций сосновых (из *Pinus sylvestris*) лесов Европейской России. Они занимают большие площади и несут на себе значительную часть бремени промышленных лесозаготовок. По данным лесоустройства, в Мурманской обл. на данный тип (в широком смысле) приходится 30 % площади сосновых лесов [Мелехов, 1966], в Карелии – 32 % [Виликайнен, 1974]. А. Н. Громцев [1993, 2008] приводит для различных типов ландшафтов Карелии 10–50 % лесопокрытой площади для сосняков черничных в средней и 2–30 % для воронично-черничных в северной тайге. В Архангельской и Вологодской областях и Республике Коми сосняки черничные представлены на 6 % покрытой лесом площади и на 18–25 % площади сосновых лесов [Львов, Ипатов, 1976]. В северной и средней тайге Западной Сибири зеленомошными сосняками (всех типов) занято 50 % всей площади сосновых лесов [Крылов, 1961].

Работа нацелена на выявление разнообразия сообществ зеленомошных сосняков средней и северной тайги Европейской России, оценку распространения выявленных синтаксонов, их зонально-климатической и топоэдафической приуроченности, уточнение границ их ареалов.

Использованные данные и методика работы

В основу работы положены 252 геоботанических описания, сделанных автором в ходе полевых исследований в 1996–2010 гг. в различных районах Мурманской и Архангельской областей, Республик Карелия и Коми. Еще 33 описания (12 % общей выборки) взято из литературы [Regel, 1928; Самбук, 1932; Коровкин, 1934; Андреев, 1935; Некрасова, 1935; Аврорин и др., 1936; Никольский, Изотов, 1936; Салазкин, 1936; Соколова, 1936; Любимова, 1937; Колесников, 1985; Морозова, Коротков, 1999].

Все описания автора, отобранные для классификации, выполнены в сосняках VI и более классов возраста, преимущественно на заповедных территориях либо в труднодоступных районах, мало посещаемых людьми. Описания молодых и средневозрастных, а также явно нарушенных (со следами рубки или недавнего пожара) лесов исключены из рассмотрения; сказанное касается и описаний, опубликованных ранее.

Классификация растительности выполнена с использованием программы IBIS 6.2 [Зверев, 2007] и доминантно-флористического метода, предполагающего уточнение объема синтаксонов, выделенных по доминантам, с помощью детерминантных групп экологически близких видов [Василевич, 1995]. В силу значительного возраста популяций эдификатора (сосны) и малой степени нарушенности сообществ классификация растительности по признакам самой растительности оправданна и результативна (в случае молодых и/или вторичных сообществ, вероятно, первостепенное значение приобрели бы характеристики местообитаний [Крышень, 2010]). Фитоценотическая таблица синтаксонов, а также результаты их сопоставления с единицами флористической классификации школы И. Браун-Бланке опубликованы ранее [Кучеров, 2013], поэтому флористическая характеристика выделенных синтаксонов дается непосредственно в тексте.

Номенклатура сосудистых растений дается по сводке С. К. Черепанова [1995], листостебельных мхов – по М. С. Игнатову и О. М. Афониной [Ignatov, Afonina, 1992], лишайников – по O. Vitikainen et al. [1997]. Экологическая характеристика диагностических групп видов основана на индикационных шкалах Л. Г. Раменского и др. [1956]. Данные об ареалах сосудистых растений приводятся для внетропической области Северного полушария [Hultén, Fries, 1986]. Границы подзон таежной зоны в Европейской России приняты по В. Д. Александровой и Т. К. Юрковской [1989].

Общая характеристика сосняков зеленомошных как группы ассоциаций

Сосняки черничные и воронично-черничные занимают центральное место в схемах эдафофитоценотических рядов сосновых лесов соответствующих подзон. Они формируются при средней степени увлажнения почвы в условиях, наиболее приближенных к зональным соответственно в средней либо в северной тайге [Сукачев, 1931; Цинзерлинг, 1932; Лащенкова, 1954; Яковлев, Воронова, 1959; Виликайнен, 1974]. Этим условиям соответствуют умеренно кислые автоморфные почвы. При этом как в Карелии, так и на большей части территории Русской равнины почвы сосняков черничной группы типов отличаются от почв аналогичных ельников легким гранулометрическим составом. В средней тайге Карелии сосняки черничные формируются на умеренно кислых иллювиально-железисто-гумусовых подзолистых песчаных почвах при основании склонов в ландшафтах ледниковых холмисто-волнистых равнин, а также на грунтово-глееватых подзолистых песчаных и супесчаных почвах озерно-ледниковых равнин [Морозова, 1978, 1991;

Казимиров, 1995; Крышень, 2010]. Вейниково-черничные сосняки (см. ниже) часто приурочены к подбурам на элювии диабазов. В северотаежной Карелии сосняки воронично-черничные развиты на иллювиально-гумусовых подзолах в ландшафтах песчаных и супесчаных завалуненных морен с близким залеганием коренных пород, а в скальных ландшафтах – на примитивных грубоскелетных почвах [Морозова, 1991], к которым приурочен особый синтаксон. В бассейнах Северной Двины и Печоры сосняки черничные могут произрастать на песках и супесях, подстилаемых суглинками [Казимиров, 1995], реже – непосредственно на легкосуглинистых почвах. При утяжелении почв высота, сомкнутость и продуктивность древостоев закономерно возрастают [Чертов, 1981; Казимиров, 1995], однако флористические отличия сообществ могут быть невелики в силу общей видовой бедности ценофлоры. Лесная подстилка во всех случаях формируется по грубогумусному, реже (в северной тайге, при увеличении влажности) по влажному грубогумусному типу: 3-слойная, связная, мощностью соответственно 6–8 и 10–15 см [Чертов, 1974; Морозова, Лазарева, 1979].

Для сосняков черничных и вороничнo-черничных почти всегда характерен жизнеспособный еловый подрост, нередко также второй ярус ели различной степени густоты. Сосняки с подростом ели в средней тайге Карелии отмечены в 60 % случаев, в северной – в 38 %; сосняки-черничники без подроста ели были отмечены лишь в 13 % случаев [Зябченко, 1984]. В обеих подзонах зональной формацией являются еловые леса из *Picea abies* s. l. Исходя из этого, многие авторы считают, что сосняки-черничники представляют собой лишь временную стадию в процессе восстановления ельников аналогичного типа [Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954; Рысин, 1975; Рысин, Савельева, 2008; Василевич, Бибикова, 2010]. Именно так и обстоит дело в подзоне южной тайги, где смена сосняка ельником на почвах средней степени увлажнения протекает исключительно быстро [Соколов, 1931; Сукачев, 1931; Ткаченко, 1952 и др.]. В странах Скандинавии сосняки-черничники, исходя из их динамической тенденции, также традиционно рассматриваются вместе с ельниками в системе классификации лесов [Påhlsson, 1994]. Однако на севере Европейской России смена сосняка ельником часто затормаживается вплоть до полной остановки. Прежде всего это происходит из-за лесных пожаров, которые на дренированных экотопах повторяются каждые (50) 100–200 лет [Усков, 1930; Корчагин, 1954, 1968; Зябченко, 1984; Громцев, 1993, 2008]. Большая часть подроста ели гибнет при очередном пожаре, и в верхний полог пробиваются лишь единичные деревья. Существенным фактором является также то, что «западные» (карельские) популяции ели, в генотипе которых преобладают признаки *Picea abies* [Попов, 2005], не способны формировать устойчивую корневую систему на песчаных почвах [Крышень, 2010]. Таким образом, карельские сосняки-черничники возможно считать не сериальными сообществами, а пирогенными и даже топоэдафическими субклимаксами. Как в северной тайге, так и к востоку от Карелии в генотипе популяций ели все более и более преобладают признаки сибирской ели *P. obovata* [Попов, 2005]. Последняя способна произрастать на песчаных почвах и является конкурентом сосны в сосняках не только черничного, но даже лишайникового типа [Корчагин, 1940; Карпенко, 1980; Кучеров, Загидуллина, 2001]. В результате на песчаных почвах северной тайги Карелии возможно формирование длительно устойчивых елово-сосновых лесов («суборь как таковая» по Г. Ф. Морозову [1949]). Эти леса очень часто относятся к вороничнo-черничному типу [Яковлев, Воронова, 1959], реже флористически тяготеют к брусничному либо вороничнo-брусничному типам [Кучеров, 2013]. Ближе к Уралу позиции ели еще более усиливаются. В среднетаежном Печорском Предуралье смена сосняков черничных ельниками (в том числе на песках) может протекать не менее быстро, чем в южной тайге [Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954].

Покрытие (ПП) травяно-кустарничкового яруса 50–70 %. В нем постоянна и обильна *Vaccinium myrtillus*, а в напочвенном ярусе (ПП 85–90 %) – таежные зеленые мхи (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Dicranum polysetum, D. scoparium*).

Константными видами всех ассоциаций сосняков черничных, а также брусничных и близких к ним, помимо *Pinus sylvestris* в составе древостоя, выступают *Picea abies* и *Sorbus aucuparia* s. l. (incl. *S. gorodkovii, S. sibirica*) в подросте и подлеске, *Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus, Melampyrum pratense*, *Luzula pilosa, Solidago virgaurea* s. l. (incl. *S. lapponica* на севере и востоке региона), *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Dicranum polysetum* и *D. scoparium*. Перечисленные виды – олигомезотрофные либо мезотрофные мезофиты, характерные для темнохвойной тайги [Толмачев, 1954].

Дифференциальные виды группы ассоциаций, отличающие ее от лишайниково-зеленомошных сосняков, – также таежно-лесные мезофиты, от светолюбивых до умеренно теневы-

носливых: *Betula pubescens* s. l. (incl. *B. subarctica*), *Alnus incana, Maianthemum bifolium, Lycopodium annotinum*, *Gymnocarpium dryopteris, Ptilium crista-castrensis.* В состав группы вошла также *Pyrola chlorantha,* в южной тайге более типичная для брусничных боров [Василевич, Бибикова, 2010].

Другая группа видов сближает черничные (прежде всего воронично-черничные) сосняки с приморскими вороничными. В ее составе бореально-лесные (*Linnaea borealis, Trientalis europaea*) и гипоаркто-тундровые (*Nephroma arcticum*) мезофиты сочетаются с приуроченными к микропонижениям болотно-лесными гигромезофитами – *Carex globularis* и замещающими друг друга – *Sphagnum capillifolium* и *S. russowii*. Подобное сочетание видов особо характерно для лесов северной Карелии и Кольского п-ова. В средней тайге в группе остаются лишь *Linnaea borealis* и *Trientalis europaea*; от видов из группы Maianthemum bifolium они отличаются повышенной степенью светолюбия.

Всем ассоциациям в малом обилии свойственны также *Juniperus communis* s. l. (incl. *J. sibirica* в крайнесеверной тайге), *Betula pendula, Avenella flexuosa, Chamaenerion angustifolium, Calamagrostis epigeios.* Это светолюбивые мезофиты опушек, вырубок и гарей, общие с «восточными» (печорскими) синтаксонами сосняков брусничных и воронично-брусничных, отчасти также лишайниковых [Кучеров, Зверев, 2012]. *Calluna vulgaris* нехарактерен вне зависимости от подзоны либо сектора.

В спектрах широтных географических элементов ценофлор сосняков зеленомошной группы ассоциаций, поярусно «взвешенных» по проективному покрытию слагающих их видов [Кучеров, Зверев, в печати], в соответствии с зональным положением сообществ, абсолютно преобладает бореальный элемент. В ярусе подроста и подлеска на его долю приходится 80–90 % удельного покрытия яруса, из них 70–80 % – на евросибирские виды за счет подроста ели, сосны и других таежных лесообразователей. В травяно-кустарничковом ярусе на бореальные виды приходится 85–95 % удельного покрытия, из них 75–80 % – на евразиатские и евразиатско-западноамериканские таежно-лесные виды свиты *Picea abies* s. l. [Толмачев, 1954]. Близкая оценка доли бореальных видов (72 %) в ценофлоре сосудистых растений сосняков черничных на автоморфных почвах Карелии, рассчитанная, однако, лишь с учетом списочного состава ценофлоры, была получена Н. В. Гениковой с соавторами [2012]. В моховом ярусе на бореальные таежно-лесные виды в большинстве синтаксонов сосняков зеленомошных приходится порядка 90 % удельного покрытия. Как правило, этим видам свойствен полирегиональный ареал – голаркто-неотропический у *Pleurozium schreberi*, субкосмополитный у *Hylocomium splendens* и т. д. [Игнатов, Игнатова, 2003а, б].

Ценотическое разнообразие сосняков зеленомошных на Европейском Севере

1. Myrtillo-Pinetum (P.) – **Сосняк черничный**. Преимущественно средне- и южнотаежная ассоциация, хотя сообщества большинства субассоциаций встречаются и в южной части подзоны северной тайги. Низовые пожары бывают реже, чем в сосняках брусничных и лишайниковых, – 1 раз в 100–200 лет [Громцев, 1993, 2008]. Общее покрытие подроста и подлеска 20–25 %. В моховом ярусе постоянна примесь *Dicranum polysetum* (ПП 5–7 %), *D. scoparium* и *Ptilium crista-castrensis* (по 1–3 %). Дифференциация от сосняков воронично-черничных негативная, по отсутствию гипоарктических и гипоаркто-бореальных кустарничков и мхов (*Empetrum nigrum* s. l., *Vaccinium uliginosum, Ledum palustre, Dicranum fuscescens* s. l.). С «восточными» (печорскими) вариантами воронично-черничных и воронично-брусничных сосняков, а также с пинежско-северодвинскими толокнянковыми сосняками на гипсах черничные сближает высокое постоянство евросибирских таежных мезофитов. Повсеместно это *Rosa acicularis*; начиная с бассейна р. Онеги и далее на восток столь же регулярно встречается *Larix sibirica.*

В Европейской России выделяются 3 субассоциации.

1.1. Subass. vaccinietosum – сосняк бруснично-черничный. Синтаксон с восточноевропейско-западносибирским средне- и южнотаежным ареалом. Встречается обычно на песках водно-ледниковых равнин и боровых террас, значительно реже – на склонах озов и сельг. Сомкнутость первого яруса древостоя 0,7, второго (смешанного сосново-елового) – 0,2 при высоте соответственно 21 (26) и 10 м; бонитет II–III. Подрост в основном еловый (ПП 15 %). Подлесок редкий, из *Juniperus communis* (ПП 2 %); общее покрытие подроста и подлеска 20 % при высоте 2–2,5 м. Для кустарничкового яруса характерны обилие и высокая жизненность *Vaccinium vitis-idaea*, которая по своему покрытию несколько опережает *V. myrtillus* (>25 против 20 %). В моховом ярусе *Pleurozium schreberi* также превосходит по покрытию *Hylocomium splendens* (55 против 15 %);

наблюдается примесь кустистых кладин (ПП в сумме до 5–7 %). Синтаксон является как бы «переходным» между сосняками черничными и брусничными, по физиономическим критериям тяготея именно к последнему типу, но отличаясь от него высоким постоянством детерминантных видов ассоциации Myrtillo-Pinetum, а также преимущественным возобновлением ели, а не сосны. Дифференциальные виды субассоциации – ксеро- и психромезофиты (*Diphasiastrum complanatum, Festuca ovina, Cladonia cornuta*), а также эрозиофилы (*Peltigera aphthosa*, *P. canina* s. l. (incl. *P. rufescens*), *Pohlia nutans*), общие с сосняками лишайниковыми, брусничными и воронично-черничными, но отсутствующие в «типичных» черничниках. К этой же группе тяготеет и редкий сосновый подрост (ПП 1 %). Негативная дифференциация от сосняков вейниково-черничных и «типичных» черничных – по редкости либо отсутствию *Equisetum sylvaticum*, *Polytrichum commune* и других гигромезофитов.

Сосняки бруснично-черничные отмечены нами во всех обследованных среднетаежных местностях. Наиболее обычны они, однако, на юге Архангельской области в районе залегания московской карбонатной морены и в низовьях р. Вычегды, тогда как в других районах сравнительно редки. В подзоне северной тайги нами сделано лишь несколько описаний в бассейнах Онеги, Кулоя и Печоры. Также опубликовано несколько описаний из средней Карелии [Морозова, Коротков, 1999] и из вычегодских верховий (P. vacciniosum, P. vaccinioso-herbosum [Колесников, 1985]). По данным литературы, леса типа P. vaccinioso-myrtillosum широко распространены в Европейской России – от Кемской Карелии [Рутковский, 1933] и бассейна Свири [Ниценко, 1960] на восток до Печорского Предуралья (P. hylocomioso-vacciniosum и P. vaccinioso-myrtilloso-hylocomiosum [Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954; Мартыненко, 1999]), на юг до Верхней Волги [Курнаев, 1969] и Мещеры [Рысин, Савельева, 2008]. Возможно, они имеют пирогенную природу, формируясь на месте выгоревших ельников черничных [Рутковский, 1933] либо пройденных низовым пожаром сосняков брусничных [Лащенкова, 1954; Мартыненко, 1999], в пользу чего говорит примесь *Cladina* spp. в моховом ярусе. Однако выраженный рост встречаемости лесов данного типа в направлении с севера на юг и тяготение их к району залегания московской морены указывает на их хотя бы частичную климатическую, а также, возможно, и эдафическую обусловленность.

К данному синтаксону относится также «сосняк черничный» из средней тайги Зауралья; в нем обильны как черника, так и брусника с примесью таежного мелкотравья; в подросте доминирует сосна [Колесников и др., 1973]. Аналогичный тип встречается в средней и южной тайге равнинной Западной Сибири. Здесь в примеси к *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* отмечены *Diphasiastrum complanatum, Linnaea borealis, Maianthemum bifolium, Rubus saxatilis, Calamagrostis arundinacea, Pyrola rotundifolia, Molinia caerulea.* В подросте – как сосна, так и ель с кедром; бонитет III–IV (P. hylocomiosum [Таран, 1973], P. vaccinioso-myrtillosum [Рысин, Савельева, 2008]).

Прямых аналогов данного синтаксона в зарубежной Европе мы пока не нашли. Возможно, там его не отличают от других родственных типов.

1.2. Subass. calamagrostietosum arundinaceae – сосняк вейниково-черничный. Европейско-западносибирский средне- и южнотаежный синтаксон. В северной тайге очень редок, тяготеет к южным склонам боровых террас либо (в карстовых ландшафтах) прогреваемым привершинным участкам гипсовых останцов; встретился нам лишь дважды. В средней тайге наиболее обычен в Карелии [Кучеров и др., 2007]; несколько реже встречается на левобережье Северной Двины, становясь крайне редким в бассейне Печоры. Древостой отличается повышенной продуктивностью (высота 21–27 м; бонитет II), при этом несколько разрежен (0,6), что усиливает освещенность подпологовых ярусов. Второй ярус древостоя еловый, разреженный (0,2), но достаточно высокий (17–20 м). Выражен подлесок высотой 1–2 м из *Juniperus communis, Sorbus aucuparia* (ПП по 2–4 %), *Alnus incana, Rosa acicularis*. Подрост еловый (до 10 %) с эпизодической примесью *Betula pendula* и *B. pubescens*. По сравнению с другими типами сосняков-черничников он не столь обилен. Это обусловлено конкуренцией со стороны кустарников и ростом задернованности травяно-кустарничкового яруса (ПП 40–90 %). В последнем, благодаря улучшению светового режима, в число совместно доминирующих видов наряду с *Vaccinium myrtillus* (35–40 %) и *V. vitis-idaea* (15 %) входит и *Calamagrostis arundinacea* (5–10 %). Возрастает и покрытие таежного мелкотравья (*Linnaea borealis, Trientalis europaea, Maianthemum bifolium*; в сумме до 15 %); появляются *Rubus saxatilis, Convallaria majalis* (по 2–3 %). При выраженном росте обилия травянистых растений покрытие мохового яруса может снижаться до 50–60 %. *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* представлены в равных пропорциях (ПП по 30–40 %); лишайники нетипичны.

Детерминанты субассоциации – мезотрофные лесные мезофиты от умеренно светолюбивых (*Pyrola media, Trommsdorfia maculata*) до теневыносливых (*Goodyera repens, Oxalis acetosella*). От других синтаксонов сосняков черничных рассматриваемый тип также дифференцируют мезотрофные лесные и опушечно-лесные мезофиты. Это *Calamagrostis arundinacea, Rubus saxatilis, Convallaria majalis, Geranium sylvaticum, Melica nutans, Orthilia secunda, Rhytidiadelphus triquetrus.* Более редки *Carex digitata, Lathyrus vernus, Daphne mezereum* и мезоэвтрофный вид *Angelica sylvestris*.

От сосняков бруснично-черничных синтаксон отличают олигомезотрофные (*Polytrichum commune, Aulacomnium palustre*) и мезотрофные (*Equisetum sylvaticum*) гигромезофиты, приуроченные к микропонижениям. К этой же группе тяготеет ряд лесных мезофитов. В их числе *Melampyrum sylvaticum*, а также более редкие в рассматриваемом синтаксоне *Dryopteris carthusiana* и *Dicranum majus.*

Субассоциация обычна в средней тайге Заонежья («P. oxalidosum» в южной Карелии [Усков, 1930], Piceeto-P. myrtilloso-herbosum [Яковлев, Воронова, 1959], P. herboso-myrtillosum [Виликайнен, 1974]) и Северного Приладожья [Ниценко, 1959; Самбук, 1986а; Ипатов и др., 1998]. В Республике Коми она ранее приводилась только для бассейна Вычегды и ее притоков (P. myrtilloso-mixto-herboso-hylocomiosum на супесях и суглинках межморенных понижений), притом, как считали авторы работ [Лащенкова, 1954; Мартыненко, 1999], – лишь после пожаров в «типичных» сосняках черничных. Нам, однако, послепожарные участки сосняков данной субассоциации встретились лишь два раза. Гораздо чаще обилие травянистых видов обусловлено большим минеральным богатством почв, включая подбуры, развитые на элювии диабазов [Морозова, 1991] или доломитов, нередко также большей теплообеспеченностью экотопов в силу их положения в рельефе.

В южной тайге леса данного типа встречаются чаще и распространяются на восток намного дальше, нежели в средней. Здесь они известны от Ленинградской обл. (P. pteridioso-myrtillosum [Смирнова, 1928], «сосняк чернично-вейниковый» [Ниценко, 1960]) и юга Финляндии (Oxalis-Myrtillus-Typ [Cajander, 1921; Kujala, 1979]) до Поволжья и Заволжья [Рысин, Савельева, 2008]. Примером может служить «P. myrtillosum» с *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis* и *Molinia caerulea* из Нижегородской обл. [Коновалов, Поварницын, 1931]. Следует повторить, что в большинстве из приведенных выше источников речь идет о лесах, достигших возраста спелости, при этом не испытавших в недавнем прошлом воздействия низовых пожаров. Однако эти леса нередко формируются на тонкопесчаных и супесчаных почвах, более богатых сравнительно с грубопесчаными почвами Карелии и одновременно более теплообеспеченных в силу своего зонального положения, что позволяет считать субассоциацию климатически и (отчасти) топоэдафически обусловленной.

На придолинных склонах южной экспозиции в низкогорьях восточного макросклона Среднего Урала также отмечен сосняк травяно-черничный [Игошина, 1964], он же «ельник-сосняк ягодниковый» [Колесников и др., 1973], с древостоем III бонитета, подростом ели и пихты, травяно-кустарничковым ярусом из *Vaccinium myrtillus, Calamagrostis arundinacea* и *Lathyrus vernus* и сплошным покровом *Hylocomium splendens*. Для лесов аналогичного типа из равнинной (зауральской; P. myrtillosum) и среднегорной (300–450 м над ур. м.; P. montanum hylocomiosum, Piceeto-P. montanum hylocomiosum) частей Свердловской обл. приводятся *Melica nutans, Pyrola chlorantha, P. rotundifolia, Geranium sylvaticum* [Полуяхтов, 1958]. Аналогичные сообщества известны как «P. myrtillosum» и в южной тайге Западносибирской низменности; к числу сопутствующих видов здесь добавляется *Pteridium aquilinum*; бонитет II [Рысин, Савельева, 2008]. Однако сосняк «черничниковый» из южной тайги Приобья является уже переходным к иной ассоциации – соснякам вейниковым [Василевич, Бибикова, 2011]: здесь спутниками *Vaccinium myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea* служат *Brachypodium pinnatum* и *Molinia caerulea* [Колесников и др., 1973]. Олуговелый аналог сосняков-черничников, в которых выпадают многие таежные виды (*Oxalis acetosella, Atragene sibirica, Hylocomium splendens, Polytrichum commune* etc.), включая ель, описан из южного Приобья как P. myrtillosum czumyschense [Горчаковский, 1949].

В среднетаежных сосняках черничных зеленомошных III бонитета с возобновлением ели и пихты, развитых по склонам долины р. Большой Пит на западных покатостях Енисейского кряжа, *Vaccinium myrtillus* и таежное мелкотравье (*Maianthemum bifolium, Linnaea borealis*) сочетаются с сибирскими растениями светлохвойных травяных лесов (*Carex macroura, Cimicifuga foetida, Aquilegia sibirica, Lathyrus humilis, Viola uniflora*). Сходные сосняки «линнее-плауново-черничные», с *Daphne mezereum, Lathyrus vernus* и также с различными сибирскими травянистыми видами, отмечены и на супесях правобережья Ени-

сея южнее г. Енисейска [Игошина, 1951]. Все эти сообщества выступают флористически переходными к травяным соснякам юга Сибири. Как они соотносятся с рассматриваемым нами синтаксоном, нам судить сложно.

1.3. Subass. typicum – сосняк черничный. Европейская, в основном среднетаежная субассоциация; в пределах подзоны обычна во всех обследованных нами регионах от Карелии до Предуралья (лишь в Заонежской Карелии встречается несколько реже вейниково-черничной [Кучеров и др., 2007]). В южной полосе подзоны северной тайги встречается в карельском и северодвинском секторах, полностью замещаясь сосняками воронично-черничными в бассейне Печоры. Древостои III, реже II бонитета, с сомкнутостью 0,7 при высоте 22 (19–25) м, с единичной примесью *Betula pubescens,* реже *Picea abies* и (на востоке региона) *Larix sibirica*. Второй ярус древостоя еловый, сомкнутостью 0,2–0,3 и высотой 9–12 м. Подрост ели густой (ПП до 20 (50) %), средней высотой 2–2,5 м. В подлеске присутствуют малообильные *Sorbus aucuparia*, *Alnus incana, Juniperus communis*. В травяно-кустарничковом ярусе, помимо *Vaccinium myrtillus* (ПП 30–40 %), обильна лишь *V. vitis-idaea* (10–15 %). Покрытие видов таежного мелкотравья (*Maianthemum bifolium, Linnaea borealis, Lycopodium annotinum*) в сумме не превышает 5 %. Моховой ярус всегда сомкнутый; соотношения обилий видов – как у предыдущей субассоциации. Характерна бедность видового состава во всех ярусах, хотя и не в такой степени, как в сосняках брусничных. Собственная дифференциация от сосняков вейниково-черничных негативна, по нетипичности видов из группы Calamagrostis arundinacea–Rubus saxatilis. От сосняков бруснично-черничных синтаксон отличают гигромезофиты из группы Equisetum sylvaticum–Polytrichum commune.

«Типичные» сосняки черничные широко распространены на бедных почвах среднего увлажнения в подзоне средней тайги от Карелии до Предуралья. Чаще всего они приводятся под наименованием P. myrtillosum [Усков, 1930; Архипов, 1932; Цинзерлинг, 1932; Солоневич, Солоневич, 1936; Соколова, 1937; Яковлев, Воронова, 1959; Виликайнен, 1974; Самбук, 1986б; Ипатов и др., 1998], из Республики Коми – как P. myrtilloso-hylocomiosum [Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954; Мартыненко, 1999]. Описание сосняка-черничника из верховий р. Вычегды отнесено его автором [Колесников, 1985] к группе Pineta vacciniosa. Из средней тайги Заонежской Карелии был описан также «P. callunosum», пирогенно-производный от P. myrtillosum [Солоневич, Солоневич, 1936]. В северной тайге Карелии сосняк-черничник среднетаежного типа (P. hylocomiosum) был отмечен в районе Лоухи-Кестеньгского тракта [Соколова, 1936].

В европейской южной тайге сосняк черничный, хотя и встречается, видимо, реже вейниково-черничного, но также широко распространен, особенно на бедных песчаных почвах флювиогляциальных ландшафтов, как это имеет место, к примеру, к северу от оз. Белое в Вологодской обл. (наблюдения автора 2013 г.). Ареал синтаксона прослеживается от юга Финляндии (Oxalis-Myrtillus-Typ [Cajander, 1921; Kujala, 1979]) и Северо-Запада России (P. myrtilloso-hylocomiosum [Самбук, 1930], P. myrtillosum [Ниценко, 1960]) через Вологодскую обл. (Pineto-Piceetum myrtillosum и puro-hylocomiosum [Шиманюк, 1931]) до Верхней Волги [Курнаев, 1969] и Приветлужья [Рысин, Савельева, 2008]. На юг сообщества данного типа можно проследить до Брянской [Гроздов, 1950], Московской и Владимирской областей [Рысин, Савельева, 2008]; однако вряд ли их можно ожидать к югу от границы равнинного ареала ели.

Аналогом «типичных» черничников в средней тайге Зауралья выступает «сосняк мшисто-ягодниковый» с подростом *Pinus sibirica* и покровом из черники, брусники и таежного мелкотравья по ковру зеленых мхов, а в южной – «сосняк с темнохвойным ярусом мшисто-черничниковый» [Колесников и др., 1973; Рысин, Савельева, 2008]. Далее на восток данные типы сменяются багульниково-черничными сосняками северотаежного флористического состава [Крылов, 1961; Крылов, Крылов, 1969]. В Средней и Южной Сибири «типичные» черничники еще менее вероятны вследствие континентализации климата, что не благоприятствует доминированию *Vaccinium myrtillus*. Однако в горах Хакасии в верхней части теневых склонов на высоте 800–1000 м над ур. м. отмечен «сосняк с кедром черничный зеленомошный» с возобновлением пихты и покровом из черники, таежного мелкотравья и *Calamag-rostis langsdorffii*. В подлеске, однако, присутствует *Rhododendron dauricum* [Назимова, 1980]. «Черничные» сосняки с *Calamagrostis langsdorffii* и *Carex macroura* отмечены также в предгорьях Центральных Саян на высоте 600–700 м над ур. м. (P. calamagrostoso-myrtilloso-hylocomiosum [Красильников, 1961]), в горной тайге Восточного Саяна на высоте 600–1400 м над ур. м. и (очень редко) в ленточных борах Минусинской котловины [Назимова, 1980]. Видимо, во всех случаях речь идет о «синтаксоне-близнеце», лишь на первый взгляд аналогичном европейскому.

2. Empetro-Myrtillo-P. – Сосняк воронично-черничный. Северотаежная ассоциация, замещающая сосняк черничный в пределах своей подзоны. В бассейне р. Печоры, а также по «холодным» экотопам на северных склонах озов и сельг и вдоль берегов крупных озер проникает вглубь средней тайги. В первом ярусе древостоя обычна единичная примесь *Picea abies* s. l. и *Betula pubescens*. Второй ярус и подрост смешанного состава: сосново-еловые или сосново-березово-еловые. По сравнению со среднетаежными черничниками древостои разрежены (0,3–0,6), обилие и высота подроста ели снижены (особенно в карельских сообществах). Подлесок редкий, из *Juniperus communis* s. l., *Sorbus aucuparia* s. l. (ПП по 1 %), *Salix caprea*. В ярусе кустарничков согосподствуют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и олиготрофные гипоарктические и гипоарктобореальные виды (*Empetrum nigrum* s. l. (большей частью *E. hermaphroditum*), *Vaccinium uliginosum, Ledum palustre*). Последние формируют дифференциальную группу видов ассоциации наряду с мхами со сходным типом распространения (*Dicranum drummondii*, *D. fuscescens* s. l. (incl. *D. congestum*)). Эта группа сближает ассоциацию с другими северотаежными типами сосняков – воронично-брусничными, воронично-лишайниковыми, приморскими вороничными, – отличая от среднетаежных брусничников и черничников. От «типичных» черничников данный тип также отличают психромезофиты и эрозиофилы (*Diphasiastrum complanatum, Festuca ovina*, *Peltigera aphthosa* и др.) – виды, общие с сосняками брусничными и бруснично-черничными. Однако есть и признаки, сближающие воронично-черничные сосняки с «типичными» черничниками: это наличие таежного мелкотравья из детерминантных групп Linnaea borealis и Maianthemum bifolium. В моховом ярусе покрытие *Pleurozium schreberi* в 1,5–2 раза превышает таковое *Hylocomium splendens* (20–60 против 15–40 %). Примесь *Dicranum polysetum* и *D. scoparium* – по 1–4 % покрытия каждого вида, *Ptilium crista-castrensis* – сохраняется на уровне 2–3 %. Всегда есть примесь кустистых кладин. Периодичность пожаров в карельских лесах выше, чем в среднетаежных черничниках, и сопоставима с таковой в сосняках воронично-брусничных – 1–2 раза в 100 лет [Громцев, 2008]. Восточнее частота горимости вороничночерничных и черничных сосняков скорее одинакова. По топоэдафической приуроченности выделяются 2 субассоциации.

2.1. Subass. linnaetosum – сосняк воронично-черничный скальный. Синоним: Vaccinio-P. empetretosum var. Hylocomium splendens [Кучеров и др., 2009, 2010]. Северофенноскандский петрофитный синтаксон, ареал которого ограничен районом Балтийского кристаллического щита. Нами описан в Керетской Карелии, где сообщества приурочены к нижней половине «коротких» скальных склонов. Сосна редкостойная (0,3) и низкая (8–14 м), бонитет V. Второй ярус древостоя разрежен до 0,1, дифференцируется от подроста лишь по возрасту, но не по высоте (3 м), часто вообще не выражен. В подросте в равных пропорциях (по 1–2 %) представлены сосна, ель, осина и оба вида березы. Общее покрытие подроста и подлеска не более 10 %. В ярусе кустарничков господствует *Vaccinium vitis-idaea* (ПП 20–30 %), а *V. myrtillus, Empetrum hermaphroditum и Ledum palustre* служат ее спутниками (по 5–10 %). Примесь *Cladina arbuscula, C. rangiferina* и *C. stellaris* в напочвенном ярусе достигает в сумме 35 %. В то же время особой пышности может достигать *Hylocomium splendens*; спорадически встречается *Nephroma arcticum*. За счет обилия лишайников специфические черты принимает спектр широтных геоэлементов напочвенного яруса, в котором господствующий бореальный элемент (60 % удельного покрытия, в основном благодаря *Hylocomium splendens*) сопровождается арктобореальным и полизональным (по 15 % удельного покрытия за счет соответственно *Cladina rangiferina* s. l. и *C. arbuscula* s. l. [Кучеров, Зверев, в печати]).

Детерминанты синтаксона – облигатные (*Polypodium vulgare, Andreaea rupestris, Racomitrium microcarpon*) и факультативные (*Cladonia cenotea*) петрофиты, тяготеющие к обнажениям силикатных пород. Дифференциальными видами выступают лишайники (*Cladonia amaurocraea, Arctoparmelia centrifuga* s. l., *Parmelia saxatilis*) и печеночные мхи (*Ptilidium ciliare*) с более широкой амплитудой приемлемой кислотности скального субстрата, общие с карельскими толокнянковыми сосняками на доломитах. С сосняками лишайниково-зеленомошной группы синтаксон сближают *Polytrichum juniperinum* и *Cladonia uncialis.* Субассоциацию можно было бы отнести к брусничникам, как мы и считали ранее [Кучеров и др., 2010], если бы не постоянство видов таежного мелкотравья, в числе которых *Linnaea borealis* достигает покрытия 3–5 %.

В литературе сообщества рассматриваемого типа приводятся из различных регионов северотаежной, в основном прибеломорской Карелии

(P. hylocomio-vacciniosum [Рутковский, 1933], «сосняк бруснично-чернично-вороничный в пологих ложбинах скальных склонов» [Вехов, 1969], P. myrtillosum rupestris [Громцев, 2008; Рысин, Савельева, 2008]), а также из Хибин (P. empetrosum petraeum [Аврорин и др., 1936]).

2.2. Subass. typicum. Европейско-западносибирский синтаксон. Ход роста сосны несколько улучшается, приближаясь к таковому в лесах брусничного и воронично-брусничного типов; бонитет III. Сомкнутость второго яруса древостоя 0,2. Суммарное покрытие всех видов таежного мелкотравья не превышает 2–3 %. Дифференциация от скальных сосняков subass. linnaetosum негативная. Как и в сосняках воронично-брусничных [Кучеров, 2013], можно выделить два варианта – «западный» и «восточный».

2.2.1. Var. typicum. Синоним: Myrtillo-P. empetretosum var. typicum [Кучеров и др., 2009, 2010]. Кольско-северокарельско-онежский синтаксон, проникающий также на Беломорско-Кулойское плато вплоть до р. Кулой. Приурочен к песчаным и супесчаным почвам, намного реже встречается на песчано-щебнистых озах и в нижней части «длинных» склонов сельг, где скальная порода перекрыта слоем песка и мощной моховой дерниной. Сомкнутость первого яруса древостоя 0,5 (0,7), средняя высота 19 м. Во втором ярусе (высотой 10 м) и подросте сочетаются ель (ПП 3–5 %), сосна и *Betula pubescens* (по 1–3 %). Общее покрытие подроста и подлеска около 10 %. В ярусе кустарничков согосподствуют *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* (по 20–25 %); *Empetrum nigrum* s. l. и *Ledum palustre* выступают доминантами 2-го порядка (по 8–10 %), а *Vaccinium uliginosum* – сопутствующим видом (3 %). Примесь кустистых кладин в моховом ярусе в сумме не превышает 5 %. Дифференциация – как у ассоциации в целом.

Синтаксон не раз приводился из северной Карелии и с Кольского п-ова. Он описан как «P. myrtillosum» [Усков, 1930; Никольский, Изотов, 1936; Соколова, 1936], P. empetrosum [Regel, 1928], P. empetroso-myrtillosum [Цинзерлинг, 1932; Яковлев, Воронова, 1959; Вехов, 1969; Виликайнен, 1974; Нешатаев, Нешатаева, 2002], P. myrtillo-hylocomiosum и P. vaccinio-myrtillosum [Рутковский, 1933], P. ledosum [Коровкин, 1934], P. cladinoso-myrtillosum [Некрасова, 1935], Pineto-Piceetum cladinoso-myrtillosum [Никольский, Изотов, 1936], P. hylocomiosum [Салазкин, 1936], P. empetroso-myrtilloso-hylocomiosum [Вехов, Георгиевский, 1981]. Подобные леса известны и как Empetrum-Myrtillus- либо Vaccinium-Myrtillus-Тур соответственно в северной и южной полосах северной тайги Финляндии [Kalela, 1961]. В Хибинах и горах Лапландского заповедника сообщества обогащены *Arctostaphylos uva-ursi, Arctous alpina, Phyllodoce coerulea* («P. myrtillosum» [Коровкин, 1934; Некрасова, 1935; Аврорин и др., 1936]).

При основании склонов сельг вдоль Карельского берега Белого моря отмечены сосняки с *Equisetum sylvaticum* и *Polytrichum commune* («P. myrtillosum» [Рутковский, 1933], Myrtillo-P. empetretosum var. Polytrichum commune [Кучеров и др., 2009, 2010]), экологически и флористически переходные к «восточному» варианту, описанному ниже.

2.2.2. Var. Equisetum sylvaticum – сосняк хвощово-воронично-черничный. Синоним: «Myrtillo-P.» [Кучеров, Чуракова, 2009]. Пинежско-мезенско-печорско-западносибирский синтаксон. Сомкнутость первого яруса древостоя возрастает до 0,6 (0,8), средняя высота – до 20 м. Значительную роль в составе яруса (до 2 единиц по составу) приобретает *Larix sibirica*. Второй ярус – еловый с небольшой примесью *Betula pubescens*; высота яруса возрастает до 15 м. Подрост преимущественно еловый (ПП около 15 %, тогда как подроста сосны – лишь 3 %). Общее покрытие подроста и подлеска растет, достигая 25 %, как в среднетаежных черничниках. В ярусе кустарничков *Vaccinium myrtillus* преобладает над *V. vitis-idaea* (ПП 30–40 против 10–15 %). Все виды гипоарктических кустарничков переходят на роль сопутствующих (по 2–5 %). До 2–3 % возрастает покрытие *Avenella flexuosa*. В напочвенном ярусе суммарная доля покрытия кустистых кладин может достигать 8–10 %. Одновременно появляется *Polytrichum commune* (2–3 %) в виде отдельных парцелл, в пределах которых начинается локальное заболачивание, на что указывает появление в единичной примеси к кукушкину льну *Aulacomnium palustre* и видов *Sphagnum* spp. sect. *Acutifolia*.

Дифференциацию от «западного» варианта обеспечивают *Larix sibirica* и *Rosa acicularis*, равно характерные для «восточных» вариантов сосняков брусничных и воронично-брусничных, а также гигромезофиты из группы Equisetum sylvaticum–Polytrichum commune, общие со среднетаежными черничниками.

Помимо песков и супесей данный синтаксон встречается также на легких суглинках, что закономерно отражается улучшением таксационных показателей древостоя, однако не в такой степени, чтобы возрос его бонитет. Тенденция к росту производительности древостоя сосны при «утяжелении» гранулометрического состава почвы [Казимиров, 1995] нивелируется начинающимся

заболачиванием, а также конкуренцией со стороны ели, обильной в ярусе подроста и выходящей во второй ярус древостоя. Следствием усиления ценотических позиций ели и ее влияния на микроклимат, в том числе замедления весеннего снеготаяния [Кучко, 1968], является и появление гигромезофитов независимо от гранулометрического состава почв, хотя в сообществах на суглинках *Equisetum sylvaticum* и *Polytrichum commune* достигают большего обилия. С лесоводственной точки зрения сосняки на суглинках, видимо, должны быть выделены в отдельный тип леса. Однако с геоботанических позиций наблюдаемые отличия недостаточны для дальнейшего дробления синтаксона.

Леса «восточного» варианта распространены к востоку от р. Северной Двины. Они встречаются наряду с предыдущим вариантом в северной тайге Беломорско-Кулойского плато (P. cladino-hylocomio-uliginosum [Леонтьев, 1937] «P. myrtillosum» [Сабуров, 1972]). В бассейнах Мезени («P. myrtillosum» [Корчагин, 1954]) и Печоры («сосновый лес у д. Гажа-Яг» на р. Большая Сыня [Наумова, 1929], «P. myrtillosum» и P. myrtillosum incertum [Самбук, 1932], P. hylocomioso-myrtillosum [Андреев, 1935], P. uliginosi-vaccinioso-hylocomiosum и P. fruticuloso-hylocomiosum [Лащенкова, 1954; Мартыненко, 1999]) уже встречается только «восточный» вариант. В средней тайге сосняки данного типа известны как с Верхней Печоры (P. myrtillosum incertum, P. clado-hypno-myrtillosum [Самбук, 1932], P. hylocomioso-baccoso-ledosum [Корчагин, 1940], P. myrtilloso-ledoso-hylocomiosum [Лащенкова, 1954; Мартыненко, 1999]), так и из верховий Вычегды (P. hylocomiosum et Picea obovata [Колесников, 1985]).

Синтаксон является флористически переходным к соснякам сфагново-зеленомошным («долгомошным»), чья роль в сложении растительного покрова также возрастает в печорском секторе. Последние, однако, отличаются появлением *Salix aurita* и *Chamaedaphne calyculata*, выпадением либо редкостью большинства видов таежного мелкотравья, не говоря о возрастающем обилии *Vaccinium uliginosum, Polytrichum commune* и *Sphagnum* spp. в связи с активизацией заболачивания [Кучеров, Кутенков, 2012].

Для северной и отчасти средней тайги Западносибирской низменности леса рассматриваемого типа приводятся как «сосняк багульниково-мшистый» (IV бонитета, с *Vaccinium myrtillus, Ledum palustre* и покровом таежных зеленых мхов с примесью *Polytrichum commune* [Крылов, 1961]), P. fruticulosum var. Polytrichosum juniperini и var. pleuroziosum [Нешатаев и др., 2002]. В северном и среднем Приобье черничники северотаежного типа с *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*, с возобновлением ели, пихты и сибирского кедра также описаны как P. myrtillosum narymicum [Горчаковский, 1949] и «сосняк зеленомошно-мелкотравно-водяниковый» на пологих суглинистых склонах [Колесников и др., 1973]. Ареал синтаксона продолжается и далее на юг, вплоть до подзоны южной тайги Западной Сибири. Здесь описан «сосняк кустарничково-зеленомошный» [Крылов, Крылов, 1969], он же «чернично-мшистый» [Крылов, 1961], III–IV бонитета на супесях и суглинках, со вторым ярусом ели, кедрово-еловым подростом и ярусом кустарничков с согосподством *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea, V. uliginosum* и *Ledum palustre* при участии *Linnaea borealis* и *Carex globularis*.

В Средней Сибири чернично-зеленомошные сосняки с *Ledum palustre, Empetrum nigrum* s. l., *Polytrichum commune* и сфагновыми мхами в микропонижениях развиты на склонах световых экспозиций на высоте 350–500 м над ур. м. в подтайге Агул-Туманшетского округа Восточного Саяна [Назимова, 1980].

Заключение

На территории средней и северной тайги Европейской России нами выделено 2 ассоциации зеленомошных сосняков с 5 субассоциациями и 2 вариантами, всего 7 синтаксонов. Ареалы ассоциаций имеют зонально-климатическую обусловленность, будучи приурочены в основном к подзонам соответственно средней (Myrtillo-P.) либо северной (Empetro-Myrtillo-P.) тайги. Субассоциации могут быть обусловлены как климатически (европейская среднетаежная Myrtillo-P. typicum против европейско-западносибирской южнотаежной Myrtillo P. calamagrostietosum), так и эдафически (севернофенноскандская скальная Empetro-Myrtillo-P. linnaetosum), в случае Myrtillo P. vaccinietosum – возможно, также пирогенно. «Западный» и «восточный» региональные варианты сосняков воронично-черничных выделяются вследствие усиления позиций ели во втором из них, что приводит к возрастанию влажности почвы и появлению гигромезофитов.

Автор признателен администрации и сотрудникам заповедников «Кивач», «Лапландский», «Пинежский», «Печоро-Илычский» и национального парка «Кенозерский» за помощь при проведении полевых работ, к. ф. н. М. Д. Люблинской (ИЛИ РАН), к. б. н. С. А. Кутенкову (ИБ КарНЦ РАН), к. б. н. В. В. Чепиноге (ИГУ), к. б. н.

Д. А. Косолапову (ИБ КомиНЦ УрО РАН), к. б. н. С. И. Дровниной (ИЭПС УрО РАН) и А. В. Петрову за участие в маршрутах, д. б. н. В. А. Бакалину (БСИ ДВО РАН), к. б. н. А. И. Максимову, к. б. н. Т. А. Максимовой (ИБ КарНЦ РАН) и А. Г. Безгодову за определение сборов мохообразных, Д. Е. Гимельбранту (СПбГУ) за определение сборов лишайников, к. б. н. А. А. Звереву (ТомГУ) за предоставление программы IBIS, д. б. н. А. М. Крышеню (ИЛ КарНЦ РАН) – за ценные замечания, высказанные при рецензировании статьи, и предоставление редких литературных источников.

Литература

Аврорин Н. А., Качурин М. Х., Коровкин А. А. Материалы по растительности Хибинских гор // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольск. 1936. Вып. 11. С. 3–95.

Александрова В. Д., Юрковская Т. К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 64 с.

Андреев В. Н. Лесная растительность южного Тимана // Тр. Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7–64.

Архипов С. С. Заболачивание и типы лесов котласского леспромхоза. М.: Гослестехиздат, 1932. 77 с.

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

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Сосняки брусничные и черничные Европейской России // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 10. С. 1380–1395.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Вейниковые и орляковые сосняки Восточной Европы (Calamagrostio arundinaceae-Pinetum Sokołowski 1979) // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 4. С. 465–480.

Вехов В. Н. Растительность Кемь-Лудского архипелага // Тр. Кандалакшского запов. 1969. Вып. 7. С. 60–125.

Вехов В. Н., Георгиевский А. Б. Сосновые леса Ковдского полуострова и острова Великого // Флора и растительность заповедников РСФСР. М.: ЦНИИЛ Главохоты РСФСР, 1981. С. 63–80.

Виликайнен М. И. Типы сосновых лесов Карелии // Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1974. С. 22–31.

Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Анализ ценофлоры лесов на автоморфных песчаных почвах в Карелии // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 11. С. 1424–1435.

Горчаковский П. Л. Сосновые леса Приобья как зональное ботанико-географическое явление // Бот. журн. 1949. Т. 34, № 5. С. 524–538.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск: БЛХИ, 1950. 55 с.

Громцев А. Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных лесов Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. 160 с.

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

Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2007. 304 с.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 248 с.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1: *Sphagnaceae–Hedwigiaceae* // Arctoa. 2003а. Т. 11. Прилож. 1. С. 1–608. Т. 2: *Fontinalaceae–Amblystegiaceae* // Arctoa. 2003б. Т. 11. Прилож. 2. С. 609–944

Игошина К. Н. К изучению растительности Енисейского кряжа // Тр. БИН АН СССР. 1951. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 7. С. 331–336.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Тр. БИН АН СССР. 1964. Сер. 3: Геобот. Вып. 16. С. 83–230.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Динамическая классификация сосново-еловых лесов на скалах // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 2. С. 13–24.

Казимиров Н. И. Экологическая продуктивность сосновых лесов (математическая модель). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. 120 с.

Карпенко А. С. Сосновые леса. Североевропейские сосновые леса // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 117–133.

Колесников Б. П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука, 1985. 216 с.

Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смологонов Е. П. Лесорастительные условия и типы леса Свердловской области. Свердловск: ИЭРЖ УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.

Коновалов Н. А., Поварницын В. А. Лесные ассоциации Баковского лесничества Бакопытлесхоза Нижегородского края // Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского Лесного института. М., 1931. Вып. 2. С. 252–303.

Коровкин А. А. Геоботанический очерк Хибинского массива // Изв. ГГО. 1934. Т. 66. Вып. 6. С. 787–825.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печорско-Ылычского заповедника // Тр. Печорско-Ылычского заповедника. 1940. Вып. 2. С. 5–415.

Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геобот. 1954. Вып. 9. С. 76–149.

Корчагин А. А. Современная динамика лесной растительности на Европейском Севере СССР // Лесоведение. 1968. № 3. С. 30–35.

Красильников П. К. Растительность и полезные растения Центральных Саян // Растительное сырье. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 9. С. 49–150.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М.: Наука, 1961. 255 с.

Крылов Г. В., Крылов А. Г. Леса Западной Сибири // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 157–247.

Крышень А. М. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 281–297.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса боровых сосняков южной тайги Ярославской области // Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. М.: Наука, 1969. 297 с.

Кучеров И. Б. Лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2013. Вып. 61. С. 159–217.

Кучеров И. Б., Головина Е. О., Гимельбрант Д. Е., Чепинога В. В. Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосновые леса и редколесья Керетского Беломорья // Вестн. СПбГУ. Сер. 3: Биол. 2010. № 1. С. 44–54.

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

Кучеров И. Б., Зверев А. А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. № 3 (19). С. 46–80.

Кучеров И. Б., Зверев А. А. Широтная географическая структура ценофлор светлохвойных лесов севера Европейской России: анализ с учетом доминирования видов // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2014. [В печати.]

Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Тр. КарНЦ РАН. Сер. «Биогеография». 2012. № 1. С. 16–32.

Кучеров И. Б., Кутенков С. А., Максимов А. И., Максимова Т. А., Гимельбрант Д. Е. Незаболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» (Карелия) // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 10. С. 1515–1535.

Кучеров И. Б., Чуракова Е. Ю. Сравнительная характеристика сосновых и лиственничных лесов карстовых ландшафтов средней Пинеги (Архангельская обл.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. № 6. С. 24–36.

Кучко А. А. Снежный покров в лесах заповедника «Кивач» и его влияние на промерзание и оттаивание почвы // Тр. заповедника «Кивач». Петрозаводск: Карельск. кн. изд-во, 1968. Вып. 1. С. 159–171.

Лащенкова А. Н. Сосновые леса // Производительные силы Коми АССР. 1954. Т. 3, ч. 1. С. 126–156.

Леонтьев А. М. Растительность Беломорско-Кулойской части Северного края // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 81–222.

Любимова А. А. Растительность и почвы побережья оз. Ловозеро (Кольский полуостров) // Тр. БИН АН СССР. 1937. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 2. С. 345–489.

Львов П. Н., Ипатов П. Н. Лесная типология на географической основе. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1976. 195 с.

Мартыненко В. А. Светлохвойные леса // Леса Республики Коми. М.: ИПЦ «Дизайн. Информация. Картография», 1999. С. 105–131.

Мелехов И. С. Леса Мурманской области (Кольский полуостров) // Леса СССР. М.: Наука, 1966. Т. 1: Леса северной и средней тайги Европейской части СССР. С. 70–77.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. 7-е изд. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1949. 455 с.

Морозова О. В., Коротков В. Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 5. С. 56–78.

Морозова Р. М. Почвообразование на песчаных отложениях Карелии // Почвы сосновых лесов Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1978. С. 4–43.

Морозова Р. М. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 184 с.

Морозова Р. М., Лазарева И. П. Лесорастительные свойства почв сосновых лесов // Плодородие почв сосновых лесов Карелии. Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1979. С. 5–48.

Назимова Д. И. Алтае-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 26–149.

Некрасова Т. П. Очерк растительности Лапландского заповедника // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1935. Т. 64, вып. 2. С. 239–272.

Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю. Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Бот. журн. 2002. Т. 87, № 1. С. 99–121.

Нешатаев В. Ю., Потокин А. Ф., Томаева И. Ф. и др. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб.: Гос. природн. заповедник «Верхне-Тазовский», 2002. 154 с.

Никольский П. Н., Изотов И. И. Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 345–394.

Ниценко А. А. Сосновые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Отд. биол. 1960. № 21, вып. 4. С. 22–33.

Полуяхтов К. К. Растительность Свердловской области // Уч. зап. Смоленск. пед. ин-та. 1958. Вып. 6. С. 3–317.

Попов П. П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Рутковский В. И. Типы лесов Кемского края АКССР // Тр. Ин-та изучения леса АН СССР. 1933. Т. 1. С. 1–97.

Рысин Л. П. Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Сосновые леса России. М.: КМК, 2008. 289 с.

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

Салазкин А. С. Очерк растительности бассейна р. Умбы // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 69–139.

Самбук С. Г. Классификация сосновых лесов Северного Приладожья // Бот. журн. 1986а. Т. 71, № 4. С. 441–449.

Самбук С. Г. Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов северо-запада Европейской части СССР // Бот. журн. 1986б. Т. 71, № 11. С. 1468–1479.

Самбук Ф. В. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна р. Облы, притока р. Луги // Тр. Бот. музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 277–310.

Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 119–258.

Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза // Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленингр. лесн. ин-та. М.: Новая деревня, 1931. Вып. 2. С. 115–261.

Соколова Л. А. Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 241–306.

Соколова Л. А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 9–80.

Солоневич К. И., Солоневич Н. Г. Геоботанический очерк района между станциями Кивач и Кяппесельга Кировской железной дороги (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 395–459.

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

Таран И. В. Леса Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. 292 с.

Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. 2-е изд. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 599 с.

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

Усков С. П. Типы лесов Карелии. Петрозаводск: Кн. изд-во, 1930. 87 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 376 с.

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

Чертов О. Г. Определение типов гумуса лесных почв. Л.: ЛенНИИЛХ, 1974. 16 с.

Чертов О. Г. Экология лесных земель: Почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний. Л.: Наука, 1981. 192 с.

Шиманюк А. П. Опыт изучения северных лесов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 104 с.

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

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

Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1–85.

Kalela A. Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen // Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1961. Vol. 16 (suppl.). S. 65–83.

Kujala V. Forest site types of Finland // Com. Inst. For. Fenn. 1979. Vol. 92, N 8. P. 1–45.

Påhlsson L. (ed.) Vegetationstyper i Norden. Köpenhavn: Nordiska Ministerrådet, 1994. 627 s.

Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. T. III. Lapponia Tulomensis und Lapponia Murmanica // Mem. Fac. Sci. Univ. Lithuan. Kaunas: Valstubes Spaustuve, 1928. S. 21–210.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. N 6. P. 1–123.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

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

Kucherov, Ilya
Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences,
2, Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: atragene@mail.ru
tel.: (812) 5542552

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 27–35

УДК 581.93:581.552:582.475 (470.22)

ФОРМИРОВАНИЕ СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННО ФРАГМЕНТИРОВАННОГО ЛАНДШАФТА У ГРАНИЦЫ ЮЖНОЙ И СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

Н. В. Геникова[1], Е. П. Гнатюк[2], А. М. Крышень[1], Н. И. Рыжкова[1]

[1] *Институт леса Карельского научного центра РАН*
[2] *Петрозаводский государственный университет*

В статье обсуждаются вопросы формирования растительных сообществ в условиях антропогенно фрагментированного ландшафта. Исследования проводились в южной Карелии у границы с Финляндией. Территория относится разными исследователями к южной или средней подзонам тайги. Авторы приводят списки видов сосудистых растений четырех объединенных парциальных флор (ПФ) – лесная (6 выделов, всего 64 вида), луговая (102 вида), обочины дороги (105) и вырубки (110). Обсуждаются специфичность ПФ и их географическая структура. Исследования подтверждают переходное положение территории от южной к средней тайге. Несмотря на относительно высокое число видов с южными связями, осваивают они, как правило, не зональные ельники черничные и кисличные, а нарушенные местообитания или искусственно созданные лесные сообщества с лиственницей. В целом же антропогенная фрагментация ландшафтов, безусловно, ведет к увеличению флористического богатства территории, способствует синантропизации локальной флоры. В то же время сложившиеся лесные и луговые сообщества способны препятствовать проникновению и закреплению в них «чуждых» элементов, что подчеркивает важность фитосоциального фактора в динамике и устойчивости сообществ.

Ключевые слова: разнообразие сосудистых растений, динамика видового разнообразия, фрагментированность ландшафта, парциальная флора, фитогенное поле сообщества.

N. V. Genikova, E. P. Gnatyuk, A. M. Kryshen', N. I. Ryzhkova. FORMATION OF THE COMPOSITION OF PLANT COMMUNITIES IN AN ANTHROPOGENICALLY FRAGMENTED LANDSCAPE AT THE SOUTHERN/MIDDLE TAIGA INTERFACE

Aspects of the formation of plant communities in an anthropogenically fragmented landscape are discussed. The studies were carried out in southern Karelia near the border with Finland. Different authors place the territory into either southern or middle taiga subzone. Species checklists are provided for four habitat-scope floras – one including six forest parcels (64 species in all), meadow (102), roadside (105) and felled site (110) floras. Specialization of the floras and their geographical structure are discussed. Studies confirm they are transitional from southern to middle taiga. Although they contain quite a number of species related to southern regions, they usually colonize disturbed habitats or artificially established forest communities with larch rather than zonal bilberry spruce and wood sorrel spruce forests. Generally speaking, landscape fragmentation caused by human disturbance results in a rise in the richness of the flora and makes local flora more synanthropic. On the other hand, established

forest and meadow communities can prevent the arrival and settlement of “alien” elements, highlighting the importance of the phytosocial factor in the dynamics and stability of communities.

K e y w o r d s: diversity of vascular plants, species diversity dynamics, landscape fragmentation, habitat-scope flora, phytogenic field of a community.

Введение

Антропогенная деятельность (сельское хозяйство, вырубка лесов, населенные пункты, карьеры, дороги) приводит к сокращению площади сохранившихся в естественном состоянии экосистем, что делает невозможным устойчивое существование популяций некоторых видов растений и животных. С другой стороны, антропогенные местообитания являются путями распространения заносных видов, отдельные из которых способны внедряться в естественные сообщества, наносить вред сельскому хозяйству, а иногда и здоровью человека. Очевидно и то, что разнообразие биотопов увеличивает видовое богатство территории. Все эти аспекты делают проблему фрагментированных ландшафтов актуальной.

Решение вопроса о формировании видового разнообразия определенной территории в таежной зоне наталкивается на методические сложности. Действительно, какой бы метод исследования изменений разнообразия сообществ мы ни использовали, всегда найдутся вопросы о правомочности его применения и, соответственно, о достоверности приведенных результатов. Особенно это актуально для лесных сообществ, продолжительность существования которых не позволяет проследить изменения в реальном времени. Нами ранее проводилась оценка изменения разнообразия в связи с вырубкой лесов и осушением болот на уровне локальных флор [Кравченко и др., 2004], оценка видового [Крышень, 2003; Геникова и др., 2012] и ценотического [Крышень, 2006, 2010] разнообразия на различных стадиях сукцессии в различных типах лесорастительных условий. В большинстве случаев мы проводили повторные наблюдения на определенных территориях, используя опубликованные и гербарные материалы других авторов или результаты собственных наблюдений, выполненных ранее. В данном же исследовании применяется другой методический подход, основанный на единовременном сравнении составов сообществ в различных биотопах на небольшом участке территории, давно освоенной человеком.

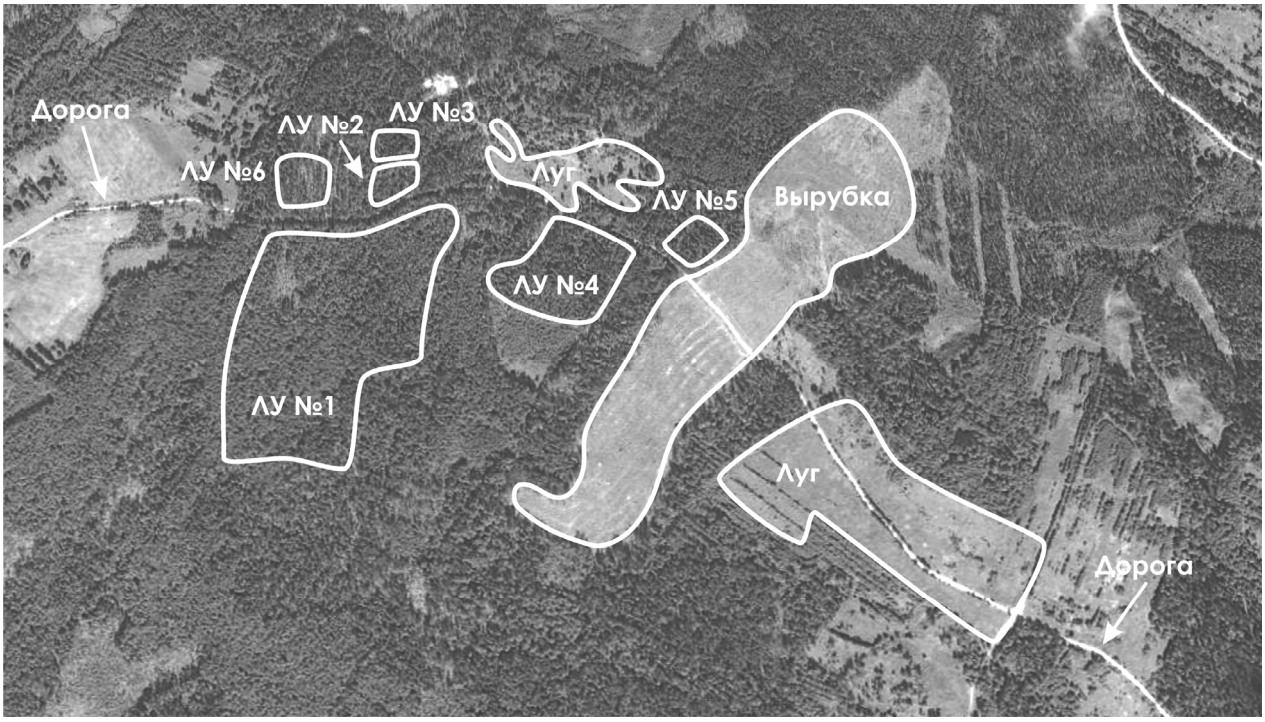
Объекты и методы

В условиях однородного по экологическим условиям ландшафта, но с фрагментированным растительным покровом мы изучили видовой состав сообществ, находящихся в непосредственной близости друг к другу (рис.). Территория расположена вблизи российско-финляндской границы (к северо-западу от поселка Элисенваара) в зоне перехода от южной к средней подзоне тайги [Гнатюк и др., 2011]. На этой территории в первой половине прошлого века существовали фермерские хозяйства (территория принадлежала Финляндии), а также были созданы культуры ели, лиственницы, сосны сибирской. Фермерские хозяйства впоследствии разрушились, луга использовались для сенокошения и выпаса скота до начала 21 века, сейчас заброшены и постепенно зарастают. В настоящее время на территории активно ведется лесозаготовительная деятельность.

Нами сравнивался видовой состав сосудистых растений лесных сообществ (табл. 1), злаково-разнотравных лугов (заросшие сельхозугодья, заброшенные несколько лет назад сенокосы), 2-летней вырубки, обочин грунтовой дороги, пересекающей весь участок (см. рис.).

Видовой состав определялся в пределах естественных границ сообществ. Далее все материалы были объединены в четыре группы – объединенные парциальные флоры[1] (ПФ): лес, вырубка, луг, дорога. Принадлежность к тому или иному конкретному типу растительного сообщества использовалась при интерпретации результатов. Сравнительный анализ составов растительности различных типов местообитаний проводился с использованием методов сравнительной флористики [Гнатюк, Крышень, 2005], в т. ч. коэффициента Жаккара, коэффициента включения [Юрцев, 1968]. При сравнительном анализе кроме числа видов нас интересовали различия в географической структуре, здесь мы основывались на методе географических координат Б. А. Юрцева [1968].

[1] Объединенная парциальная флора – объединение полных территориальных совокупностей видов растений флористически однотипных естественных внутриландшафтных контуров – биотопов, сообществ [Юрцев, Камелин, 1991].



Расположение исследованных участков. ЛУ – лесной участок, номер соответствует описанию в таблице 1

Таблица 1. Характеристика лесных сообществ

№ п/п	Состав	Тип леса	Возраст, лет	Hср, м	Dср, см	Полнота	Бонитет	Кол-во видов
1	6Л2Е1С1Б	Лиственничник кисличный	79	30	32	0,8	Ia	45
2	6Е(95)3Е(80)1Е(125)+С+Б	Ельник черничный	95	24	24	0,7	II	39
3	7Е(100)3Б(90)+С	Ельник кисличный	100	24	26	0,8	II	28
4	4Е(80)1Е(120)2С3Б+К	Ельник кисличный	80	26	28	0,8	I	23
5	I. 4Е(120)2Е(80)3С(120)1Б+Ос	Ельник кисличный	120	32	38	0,7	I	22
	II. 10Е (80)		80	12	12	0,1	V	
6	4Е(90)3Е(110)3Е(70)+Б+С	Ельник черничный	90	26	26	0,8	I	26

Примечание. Б – береза, Е – ель, К – кедр (сосна сибирская), Л – лиственница, Ос – осина, С – сосна.

Результаты

В общей сложности на всех участках был отмечен 191 вид сосудистых растений. Во всех лесных сообществах произрастало всего 64 вида, на вырубке – 110 видов, вдоль дороги – 105 и на лугах – 102 вида. Распределение видов по исследованным ПФ представлено в таблице 2. В напочвенном покрове лесных сообществ найдено 13 видов мхов (*Cirriphyllum piliferum*[1], *Dicranum polysetum, D. scoparium, Hylocomium splendens, Plagiomnium ellipticum, P. medium, Pleurozium schreberi, Polytrichum commune, Ptilium crista-castrensis, Rhodobryum roseum, Sciuro-hypnum reflexum, S. oedipodium, Sphagnum girgensohnii*).

Из 191 вида сосудистых растений только 4 встречены во всех исследованных биотопах (*Aegopodium podagraria, Angelica sylvestris, Anthriscus sylvestris, Campanula rotundifolia*). Все это лесные виды, активно распространяющиеся по нарушенным местообитаниям.

Число видов, присутствующих только в одной ПФ, отличается несильно (13–18), но здесь важнее отношение их к общему числу видов ПФ, которое определяет ее специфичность.

[1]Названия видов мхов приведены по [Ignatov et al., 2006]

Таблица 2. Характеристика объединенных парциальных флор

Вид	Лес	Вырубка	Дорога	Луг	Широтный геоэлемент
Achillea millefolium L.	–	1*	1*	1*	Б
Actaea spicata L.	–	1	–	–	Н
Aegopodium podagraria L.	1*	1*	1*	1*	Н
Agrostis capillaris L.	–	1*	1*	1*	Б
Alnus incana (L.) Moench	–	1	–	1	Б
Alopecurus pratensis L.	–	–	2	2	Б
Alsine media L.	–	–	2	–	П
Angelica sylvestris L.	1	1	1	1	Б
Anthoxanthum odoratum L.	–	1*	–	1*	Б
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	1*	1*	1*	1*	Б
Aquilegia vulgaris L.	–	2	–	–	П
Arctium tomentosum Mill.	–	–	2	–	П
Artemisia vulgaris L.	–	1*	1*	–	Б
Athyrium filix-femina (L.) Roth	1	–	1	–	Б
Avenella flexuosa (L.) Drej.	1	1	–	1	Б
Barbarea arcuata (Opiz ex J. Presl & C. Presl) Reichenb.	–	2	2	–	П
Betula pendula Roth	1	1	–	1	Б
Bromopsis inermis (Leyss.) Holub	–	–	2	2	Б
Bunias orientalis L.	–	–	2	–	П
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	1*	1*	–	–	Б
C. epigeios (L.) Roth	1*	1*	1*	1*	Б
C. phragmitoides Hartm.	–	–	1		Б
Campanula glomerata L.	–	–	1*	1*	Б
C. patula L.	–	2	2	2	Б
C. persicifolia L.	–	1	–	–	БН
C. rapunculoides L.	1	1	–	1	Н
C. rotundifolia L.	1	1	1	1	Б
Capsella bursa-pastoris (L.) Medikus	–	–	–	2	П
Carduus crispus L.	–	–	1*	–	П
Carex digitata L.	1	1	–	–	Н
C. globularis L.	1	–	–	–	Б
C. hirta L.	–	–	2	2	П
C. leporina L.	1*	–	1*	–	БН
C. pallescens L.	–	1*	1*	–	Б
Centaurea jacea L.	–	2	2	2	БН
C. phrygia L.	–	–	1*	–	Б
C. scabiosa L.	–	–	2	2	БН
Cerastium holosteoides Fr.	–	1	–	1	П
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	–	1*	1*	1*	Б
Chenopodium album L.	–	2	–	2	П
Chrysaspis aurea (Pollich) Greene	–	2	–	–	Б
Cirsium heterophyllum (L.) Hill	–	–	1	1	Б
C. palustre (L.) Scop.	–	1*	–	1*	Б
C. setosum (Willd.) Besser	–	2	2	2	БС
Coccyganthe flos-cuculi (L.) Fourr.	–	–	1*	1*	Б
Convallaria majalis L.	1	1	1	–	БН
Dactylis glomerata L.	–	2	2	2	П
Dactylorhíza maculata (L.) Soo	1	–	–	–	Б
Daphne mezereum L.	–	–	–	1	БН
Deschampsia cespitosa (L.) P. Beauv.	–	–	1*	–	Б
Dianthus deltoides L.	–	–	–	2	Б
Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P. Fuchs	1*	1*	–	–	Б
D. expansa (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy	1	–	–	–	Б
D. filix-mas (L.) Schott	1	–	1	–	Б
Elytrigia repens (L.) Nevski	–	–	1*	1*	П
Epilobium adenocaulon Hausskn.	–	2	–	–	БН
E. montanum L.	–	1	1	1	БН
Equisetum arvense L.	–	–	1*	–	П
E. hyemale L.	–	–	1	–	БН
E. pratense Ehrh.	1*	–	1*	–	Б
E. sylvaticum L.	1	–	1	–	Б
Erigeron politus Fr.	–	–	1*	–	Б
Erysimum cheiranthoides L.	–	–	–	2	П
Euphorbia virgata Waldst. & Kit.	–	–	–	2	НС

Продолжение табл. 2.

Вид	Лес	Вырубка	Дорога	Луг	Широтный геоэлемент
Fallopia convolvulus (L.) A. Love	–	2	–	2	П
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	–	–	1	–	Б
Fragaria vesca L.	1*	1*	–	1*	Б
Fumaria officinalis L.	–	2	2	2	П
Galeopsis speciosa Mill.	–	–	2	2	БН
G. tetrahit L.	–	2	2	2	Н
Galium album Mill.	–	2	2	2	БН
G. boreale L.	–	1*	1*	–	Б
G. triflorum Mill.	1	1	–	–	Б
G. uliginosum L.	–	–	–	1	Б
Geranium sylvaticum L.	1	1	1		Б
Geum rivale L.	–	–	–	1	Б
Glechoma hederacea L.	–	–	2	–	Б
Goodyera repens (L.) R. Br.	1	–	–	–	Б
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newman	1	1	–	–	Б
Hepatica nobilis Mill.	1	1	–	–	Н
Heracleum sibiricum L.	–	1*	1*	1*	Б
Hieracium pratense Zahn	–	1	–	–	БН
H. sylvaticum L.	–	1	–	–	П
H. umbellatum L.	–	1*	1*	1*	П
H. vulgatum Fr.	–	1	–	–	П
Humulus lupulus L.	–	–	к	–	П
Hylebia nemorum (L.) Fourr.	–	1	1	–	БН
Hypericum maculatum Crantz	–	2	2	2	Б
Juncus bufonius L.	–	–	1*	–	Б
Knautia arvensis (L.) J.M. Coult.	–	1*	1*	1*	Б
Larix sibirica Ledeb.	к	–	–	–	Б
Lathyrus pratensis L.	–	1*	1*	1*	Б
L. vernus (L.) Bernh.	–	1	–	1	Н
Leontodon hispidus L.	–	1*	1*	1*	П
Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt.	–	–	2	2	П
Leucanthemum ircutianum Turcz. ex DC.	–	2	2	2	Б
Linaria vulgaris Mill.	–	–	1*	–	Б
Linnaea borealis L.	1	–	–	–	Б
Luzula pallescens Sw.	–	1*	–	–	Б
L. pilosa (L.) Willd.	1	1	–	–	Б
Lycopodium annotinum L.	1	–	–	–	Б
Lysimachia vulgaris L.	–	–	1	1	Б
Maianthemum bifolium (L.) F.W. Schmidt	1	1	–	–	Б
Medicago falcata L.	–	–	–	2	П
Melampyrum nemorosum L.	–	1*	1*	1*	Н
M. pratense L.	1	–	–	–	Б
M. sylvaticum L.	1	1	1	–	Б
Melandrium album (Mill.) Garcke	–	–	–	2	Б
M. dioicum (L.) Coss. & Germ.	2	–	2	–	БН
Melica nutans L.	1	1	–	–	БН
Mentha arvensis L.	–	–	1	–	П
Milium effusum L.	1	1	–	1	БН
Moehringia trinervia (L.) Clairv.	–	1	–	–	Н
Myosotis arvensis (L.) Hill	–	2	–	2	Б
Omalotheca sylvatica (L.) Sch. Bip. & F.W. Schultz	–	1	1	1	Б
Orthilia secunda (L.) House	1	–	–	–	Б
Oxalis acetosella L.	1	1	1	–	БН
Padus avium Mill.	–	–	1	1	Б
Paris quadrifolia L.	1	1	1	–	БН
Persicaria tomentosa (Schrank) Bicknell	–	–	–	2	П
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt	1	–	–	–	БН
Phleum pratense L.	–	1*	1*	1*	Б
Picea abies (L.) H. Karst.	1	1	–	1	Б
Picris hieracioides L.	–	1*	1*	1*	Б
Pimpinella saxifraga L.	–	2	–	2	П
Pinus sibirica Du Tour	к	–	–	–	Б
P. sylvestris L.	1	1	–	1	П
Plantago major L.	–	–	2	2	П
Poa pratensis L.	–	1*	–	1*	Б
P. trivialis L.	1*	–	–	–	Б

Окончание табл. 2.

Вид	Лес	Вырубка	Дорога	Луг	Широтный геоэлемент
Polygonum aviculare L.	–	–	–	2	П
Populus tremula L.	1	1	–	1	Б
Potentilla anserina L.	–	–	2	2	П
P. argentea L.	–	1*	1*	1*	Б
P. erecta (L.) Raeusch.	–	–	–	1*	Б
P. intermedia L.	–	2	2	–	Б
P. norvegica L.	–	2	–	–	БН
Prunella vulgaris L.	–	1*	1*	1*	Б
Ptarmica vulgaris Hill	–	–	1*	1*	Б
Pteridium latiusculum (Desv.) Hieron. ex Fries	1*	1*	–	–	П
Pyrola media Sw.	1	–	–	–	Б
P. minor L.	1	–	–	–	Б
P. rotundifolia L.	1	–	–	–	Б
Ranunculus acris L.	–	–	1*	1*	Б
R. auricomus L.	–	1*	1*	1*	Б
R. polyanthemos L.	–	1*	1*	–	БН
R. repens L.	–	1*	1*	1*	Б
Ribes nigrum L.	–	1	–	–	Б
R. spicatum E. Robson	1	–	–	–	Б
Rorippa palustris (L.) Besser	–	–	1*	1*	П
Rosa acicularis Lindl.	–	–	–	1	Б
R. rugosa Thunb.	–	–	–	к	Н
Rubus arcticus L.	1	–	–	–	ГАБ
R. idaeus L.	1*	1*	1*	–	Б
R. saxatilis L.	1	1	1	–	Б
Rumex acetosa L.	–	1*	1*	–	Б
R. acetosella L.	–	1*	1*	1*	П
R. thyrsiflorus Fingerh.	–	–	1	–	Б
Salix aurita L.	–	–	–	1	Б
S. caprea L.	–	1	1	1	Б
S. phylicifolia L.	–	–	–	1	ГАБ
Schedonorus pratensis (Huds.) P.Beauv.	–	2	2	2	Б
Solidago virgaurea L.	1	1	1	–	Б
Sorbus aucuparia L.	1	1	–	–	Б
Spergula arvensis L.	–	–	–	2	Б
Stellaria graminea L.	–	1*	1*	1*	Б
S. holostea L.	1	1	–	–	Н
Tanacetum vulgare L.	–	1*	1*	1*	П
Taraxacum officinale F.H. Wigg.	–	1*	1*	1*	П
Thlaspi arvense L.	–	–	–	2	П
Trientalis europaea L.	1	1	–	–	Б
Trifolium hybridum L.	–	–	2	2	Б
T. medium L.	–	1*	1*	1*	Б
T. pratense L.	–	–	2	2	Б
T. repens L.	–	–	2	2	Б
Tripleurospermum inodorum (L.) Sch. Bip.	–	–	2	2	БС
Trollius europaeus L.	–	1*	1*	1*	Б
Tussilago farfara L.	–	–	1*	1*	Б
Urtica dioica L.	–	1*	1*	1*	П
Vaccinium myrtillus L.	1	1	–	–	Б
V. vitis-idaea L.	1	1	–	–	ГАБ
Veronica chamaedrys L.	–	1*	1*	1*	Б
V. officinalis L.	1*	1*	–	–	Б
Vicia cracca L.	–	1*	1*	1*	Б
V. sepium L.	1*	1*	1*		Б
Viola arvensis Murray	–	2	–	–	П
V. mirabilis L.	1	1	–	–	Н
V. nemoralis Kütz	1	1	–	1	Б
V. palustris L.	1*	–	–	–	Б
V. tricolor L.	–	1*	–	1*	БН
Viscaria viscosa (Scop.) Asch.	–	1	1	–	Б
Всего видов	64	110	105	102	
Из них аборигенных	61	89	75	65	

Примечание. 1 – аборигенный вид, 2 – адвентивный, к – культивируемый, * – эуапофит. Принадлежность вида к аборигенной или адвентивной фракции флоры, а также к группе эуапофитов даны по А. В. Кравченко [2007]. Широтные элементы: ГАБ – гипоарктобореальный, Б – бореальный, БН – бореально-неморальный, Н – неморальный, П – плюризональный.

В лесных сообществах таких видов 18, больше четверти (27 %) от состава ПФ (*Carex globularis, Dactylorhiza maculata, Dryopteris expansa, Goodyera repens, Larix sibirica, Linnaea borealis, Lycopodium annotinum, Melampyrum pratense, Orthilia secunda, Phegopteris connectilis, Pinus sibirica, Poa trivialis, Pyrola media, P. minor, P. rotundifolia, Ribes spicatum, Rubus arcticus, Viola palustris*). Большинство перечисленных видов редко встречаются в нарушенных местообитаниях и являются преимущественно лесными видами. Особо отметим лиственницу сибирскую и сосну сибирскую, которые произрастают в культурах; их жизнеспособного возобновления нами не установлено ни на одном лесном участке.

Только на вырубке отмечено 13 видов, специфичность – 12 %. Это *Actaea spicata, Aquilegia vulgaris, Campanula persicifolia, Chrysaspis aurea, Epilobium adenocaulon, Hieracium pratense, H. sylvaticum, H. vulgatum, Luzula pallescens, Moehringia trinervia, Potentilla norvegica, Ribes nigrum, Viola arvensis*. Часть этих видов остались на вырубке от исходного лесного сообщества, это аборигенные виды, относительно редко встречающиеся во вторичных местообитаниях (например, *Actaea spicata, Campanula persicifolia*). Другую часть видов составляют геми- и эуапофиты, а также адвентивные виды, заселившие вырубку в первый и второй годы после рубки древостоя.

Только по обочинам дороги обнаружено 17 видов – специфичность 16 % (*Alsine media, Arctium tomentosum, Bunias orientalis, Calamagrostis phragmitoides, Carduus crispus, Centaurea phrygia, Deschampsia cespitosa, Equisetum arvense, E. hyemale, Erigeron politus, Filipendula ulmaria, Juncus bufonius, Glechoma hederacea, Humulus lupulus, Linaria vulgaris, Mentha arvensis, Rumex thyrsiflorus*). Из них лишь 4 являются заносными, остальные – аборигенные виды, довольно часто произрастающие во вторичных биотопах (геми- и эуапофиты).

Только на лугу отмечено 18 видов растений – специфичность 18 % (*Capsella bursa-pastoris, Daphne mezereum, Dianthus deltoides, Erysimum cheiranthoides, Euphorbia virgata, Galium uliginosum, Geum rivale, Medicago falcata, Melandrium album, Persicaria tomentosa, Polygonum aviculare, Potentilla erecta, Rosa acicularis, R. rugosa, Salix aurita, S. phylicifolia, Spergula arvensis, Thlaspi arvense*). Большинство из перечисленных видов (11) являются адвентивными.

Сравнение списков видов исследованных биотопов с применением коэффициента Жаккара показало, что лесная ПФ сильно отличается от других биотопов, особенно от дороги и луга (0,13 и 0,09 соответственно). Остальные коэффициенты значительно выше, хотя в целом невелики и колеблются от 0,3 до 0,45.

Для выявления связей между ПФ был высчитан коэффициент включения [Юрцев, 1968] (табл. 3), показывающий их оригинальность и косвенно указывающий на процессы формирования ПФ. Здесь следует отметить, пожалуй, несколько моментов: лесная ПФ на высоком уровне включается в ПФ вырубки (из 64 видов лесных сообществ 40 встречены на 2-летней вырубке), а коэффициенты включения в парах «вырубка – луг» и «вырубка – обочина дороги» примерно равны. Информативным является и то, что самые низкие взаимные коэффициенты включения – у пары «лес – луг», т. е. у сложившихся сообществ, где отсутствует свободное для заселения пространство.

Таблица 3. Коэффициенты включения исследованных ПФ

	Лес	Вырубка	Дорога	Луг
Лес	1	0,63	0,31	0,22
Вырубка	0,36	1	0,55	0,56
Дорога	0,19	0,57	1	0,61
Луг	0,14	0,61	0,63	1

Из 191 вида 48 являются адвентивными, наибольшим количеством заносных видов отличаются луговые сообщества (36), наименьшим – лесные участки (всего 1 вид *Melandrium dioicum*). Эуапофитов 63 вида, больше всего их по обочинам дороги – 49. Меньше всего в лесу – 14, при этом для большинства из них лес является естественным местообитанием. 4 вида – культивируемые (*Humulus lupulus, Larix sibirica, Pinus sibirica, Rosa rugosa*). Коэффициент синантропности (доля адвентивных видов и эуапофитов) составляет для лесной ПФ – 0,23; вырубки – 0,59; дороги – 0,74; луговой – 0,75.

Лесная ПФ сформирована в основном зональным бореальным геоэлементом – 73 % (табл. 4). Как упоминалось выше, в данном исследовании лесная ПФ объединяет видовые составы шести лесных сообществ. Абсолютное большинство южных видов (11 из 13) встречены в лиственничнике, 6 видов – в ельнике кисличном, в других сообществах их еще меньше.

На вырубке насчитывается 56 бореальных аборигенных видов, что составляет 63 % от общего количества видов ПФ. Видов с южными связями в абсолютном количестве в два раза больше, чем на лесных участках, но их процентное соотношение практически такое же. Из 13 видов южной группы, отмеченных в лесу, 11 обитают и на вырубке. Доля плюризональных видов на вырубке гораздо выше, чем в лесу. Отмечен всего один гипоарктобореальный вид (брусника).

Таблица 4. Географическая (широтная) структура аборигенной фракции ПФ

Географические элементы	Лес		Вырубка		Дорога		Луг	
	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%
Северная группа:	**2**	**3,2**	**1**	**1,1**	**0**	**0,0**	**1**	**1,5**
гипоарктобореальные	2	3,2	1	1,1	0	0,0	1	1,5
Бореальные виды	**44**	**72,6**	**56**	**62,9**	**54**	**72,0**	**46**	**70,8**
Южная группа:	**13**	**21,0**	**21**	**23,6**	**10**	**13,3**	**8**	**12,3**
бореально-неморальные	7	11,3	11	12,4	8	10,7	4	6,2
неморальные	6	9,7	10	11,2	2	2,7	4	6,2
Плюризональные виды	**2**	**3,2**	**11**	**12,4**	**11**	**14,7**	**10**	**15,4**
Всего	61	100	89	100	75	100	65	100

Среди видов, растущих по обочинам дороги, преобладают бореальные виды (72 %), доля плюризональных видов составляет 15 %, чуть меньше южных геоэлементов (13 %).

Луговая ПФ отличается наиболее низким абсолютным и относительным количеством южных видов (8 видов и 12 %).

Заключение

Анализируя полученные результаты, мы хотим особо отметить следующее.

Фрагментированность ландшафтов способствует увеличению видового разнообразия территории. Видовое богатство антропогенных растительных сообществ (вырубка, обочина дороги, луг) в два-три раза выше, чем у зональных средневозрастных и спелых ельников. При этом наибольшее разнообразие среди лесных сообществ наблюдалось в 80-летних культурах лиственницы сибирской, в том числе и за счет поселения здесь группы неморальных и борео-неморальных видов. Лиственница, помимо улучшения почвенных условий [Редько, Мялкёнен, 2003], создает более «комфортные» по сравнению с чистыми ельниками условия освещенности, обеспечивая приемлемые условия для таких видов, как, например, *Aegopodium podagraria, Equisetum pratense*. Следует также отметить специфичность состава лесной ПФ. Несмотря на непосредственное примыкание лесных сообществ к лугам, обочине дороги, вырубке, обогащения состава их напочвенного покрова не происходит, т. е. среда, созданная древесными растениями, не допускает проникновения луговых и заносных видов под полог, подтверждая тем самым справедливость введения особого понятия ценогенного поля или фитогенного поля сообщества [Норин, 1995; Крышень, 2000].

ПФ вырубки, напротив, оказалась наиболее богатой и наименее специфичной. Результаты исследований еще раз подтвердили выдвинутый ранее тезис о формировании видового состава вырубок [Крышень, 2006], заключающийся в том, что уничтожение древесного яруса и повреждение напочвенного покрова освобождает территорию для заселения ее видами из соседних сообществ, оставляя, однако, возможность для лесных видов переживать неблагоприятные условия в убежищах из завалов сучьев, вблизи пней и т. п. Этим объясняется факт наименьшей специфичности состава сообщества именно на вырубке. Причем виды, отсутствующие в других исследованных сообществах, появились всего за два года существования самого местообитания. Вероятно, сорные виды были занесены на вырубку во время проведения там работ, а наличие ряда лесных видов, отсутствующих в лесной ПФ, указывает на некоторое отличие вырубленного участка по возрастным и экологическим характеристикам от соседних сообществ.

Географическая структура ПФ показывает переходное положение территории от южной к средней тайге. Несмотря на относительно высокое число видов с южными связями, осваивают они, как правило, не зональные ельники черничные и кисличные, а нарушенные местообитания или искусственно созданные лесные сообщества с лиственницей.

В целом антропогенная фрагментация ландшафтов, безусловно, ведет к увеличению флористического богатства территории, способствует синантропизации локальной флоры. В то же время сложившиеся лесные и луговые сообщества способны препятствовать проникновению и закреплению в них «чуждых» элементов, что подчеркивает важность фитосоциального фактора в динамике и устойчивости сообществ.

Выражаем благодарность за содействие в сборе материала Е. Э. Костиной, Ю. В. Преснухину и Ю. Н. Ткаченко, а также А. В. Кравченко за помощь в определении видов сосудистых растений, М. А. Бойчук и С. А. Кутенкову – в определении мхов.

Литература

Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Анализ ценофлоры лесов на автоморфных песчаных почвах в Карелии // Бот. журн. Т. 97, № 11. 2012. С. 1424–1435.

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

Гнатюк Е. П., Крышень А. М., Кузнецов О. Л. Биогеографическая характеристика приграничной Карелии // Труды КарНЦ РАН. № 2. 2011. С. 12–22.

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

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Антропогенная трансформация флоры в районах интенсивного лесопользования // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: материалы международной научно-практической конференции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 82–93.

Крышень А. М. Фитогенное поле: теория и проявление в природе // Известия РАН. Сер. биол. № 4. 2000. С. 437–443.

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

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

Крышень А. М. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 281–297.

Норин Б. Н. Фитоценотическая структура лесных и тундровых фитохор Полярного Урала // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 10. С. 30–54.

Редько Г. И., Мялкёнен Э. Линдуловская лиственничная роща. Хельсинки: Изд. НИИЛФ. 2003. 90 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 234 с.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Пермский университет, 1991. 80 с.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

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

Гнатюк Елена Петровна
доцент, к. б. н.
ГОУ ВПО Петрозаводский государственный университет, эколого-биологический факультет, каф. ботаники и физиологии растений
пр. Ленина, д. 33, ул. Красноармейская, 31, Петрозаводск, 1895910, Россия
эл. почта: elena@kryshen.net

Крышень Александр Михайлович
директор, 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) 768160

Рыжкова Нина Ивановна
младший научный сотрудник
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ryzhkova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

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

Gnatyuk, Elena
Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Ecology and Biology, Petrozavodsk State University
33 Lenin Av., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: elena@kryshen.net

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

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

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 36–42

УДК 575.174.015.3

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.), РАСПОЛОЖЕННЫХ НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА ВИДА

О. М. Федоренко, М. В. Зарецкая, О. Н. Лебедева, А. Ф. Титов

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Обсуждается вопрос об уровне генетического разнообразия периферических популяций. Представлены результаты изучения генетической изменчивости природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (на основе микросателлитных маркеров), находящихся на северной периферии ареала вида. Предполагается, что высокий популяционный полиморфизм *A. thaliana* в северной части его ареала скорее всего связан с жесткими экологическими условиями произрастания и представляет основу адаптационных процессов. Полученные данные дополняют существующие представления о генетическом полиморфизме краевых популяций.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* (L.), генетическое разнообразие, микросателлитные маркеры, северная периферия ареала вида, краевые популяции.

O. M. Fedorenko, M. V. Zaretskaya, O. N. Lebedeva, A. F. Titov. GENETIC DIVERSITY OF *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) NATURAL POPULATIONS IN THE NORTHERN PART OF THE SPECIES RANGE

The study is focused on the extent of the genetic diversity of marginal populations. The level of genetic variability in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. occupying the northern part of the species' range was evaluated (microsatellite markers were used). The high population polymorphism of *A. thaliana* in the northern part of its range is most likely connected with adverse environmental conditions. The findings amplify existing ideas about marginal populations' genetic polymorphism.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.), genetic diversity, microsatellite markers, northern part of the species range, marginal populations.

Введение

Генетическое разнообразие является основой адаптационных и эволюционных изменений в популяциях и вместе с тем выступает одним из важнейших факторов их устойчивости [Алтухов, 2003; Хедрик, 2003]. Поэтому вопросы о роли генетического полиморфизма и механизмах поддержания этого вида изменчивости составляют одну из центральных проблем популяционной генетики. Также к числу широко обсуждаемых относится и вопрос о величине популяционно-генетического разнообразия в центре и на периферии ареалов видов. Ранее, основываясь на результатах изучения хромосомной и морфологической изменчивости, исследователи склонялись к мнению, что степень полиморфизма почти всегда убывает по мере приближения к границе видового ареала и что периферические популяции зачастую

Таблица 1. Показатели генетического разнообразия в популяциях *A. thaliana*

Популяция	Географические координаты, с. ш.	$P_{95\%}$, %	$P_{99\%}$, %	Hexp
RAPD-анализ, карельские популяции [Федоренко и др., 2011]				
Климецкий	61°49´	44,63	47,93	0,164 ± 0,018
Царевичи	62°01´	48,76	48,76	0,170 ± 0,017
Косалма	62°01´	29,75	36,36	0,110 ± 0,016
Шуйская	62°00´	34,71	39,67	0,121 ± 0,016
Радколье	62°05´	56,20	66,12	0,205 ± 0,017
Кончезеро	62°08´	17,36	23,97	0,048 ± 0,010
Среднее		38,57	43,80	0,136 ± 0,016
Медвежьегорск	62°55´	14,88	33,06	0,063 ± 0,018
Аллозимный анализ				
Карельские популяции [Федоренко и др., 2001]	61°16´ – 62°12´	35,00	43,70	0,124 ± 0,056
Британские популяции [Abbott, Gomes, 1989]	54°00´	–	16,50	0,055
Самоопылители, среднее по 33 видам [Hamrick et al., 1979]	–	–	18,99	0,058

Примечание. $P_{95\%}$ и $P_{99\%}$ – доля полиморфных локусов при 95%-м и 99%-м критериях соответственно; Hexp – ожидаемая гетерозиготность.

мономорфны [Dobzhansky, 1951; Carson, 1958; Майр, 1968]. Появление и широкое применение метода электрофореза белков не только позволило выявить в природных популяциях существование огромной генетической изменчивости, но и по-иному рассматривать ее распределение по территории ареала. Так, Левонтин, учитывая высокую нестабильность условий существования на периферии ареала, подчеркивал: «...в разное время отбираются совершенно разные генотипы. Не удивительно, что генная гетерозиготность здесь высокая...» [Левонтин, 1978].

Территория Карелии является северной границей ареала распространения многих видов растений, включая арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) – модельный объект генетических исследований. Самые северные его популяции известны в Карелии на широте 62°55', в Норвегии – 67°20'. Условия произрастания растений на северной границе ареала вида являются экстремальными из-за резких колебаний температур, дефицита тепла летом и холодных зим, значительной изменчивости фотопериодических условий. В таких условиях среды под влиянием естественного отбора неизбежно происходят изменения в распределении аллельных частот, связанные с разной приспособленностью генотипов.

Ранее с помощью аллозимного и RAPD анализов нами была изучена генетическая вариабельность более 10 природных популяций арабидопсиса северной части ареала вида [Федоренко и др., 2001; Федоренко, Грицких, 2008; Федоренко и др., 2011], расположенных вдоль широтного градиента (61°16' – 62°55' с. ш.) на протяжении примерно 200 км. В результате было выявлено значительное генетическое разнообразие северных природных популяций, более чем в два раза превышающее уровень изменчивости популяций этого вида в центре ареала (Англия, 54°00' с. ш.) [Abbott, Gomes, 1989], а также превышение средних значений популяционных характеристик других самоопыляющихся видов растений [Hamrick et al., 1979] (табл. 1). Столь высокий популяционный полиморфизм не типичен для самоопыляющихся видов растений. Поэтому предполагается, что значительный уровень генетического разнообразия арабидопсиса в северной части его ареала связан с жесткими экологическими условиями произрастания, в которых естественный отбор может быстро менять свое направление [Левонтин, 1978; Schwartz et al., 2003; Stenøien et al., 2005]. Однако самая северная популяция арабидопсиса, находящаяся в районе Медвежьегорска, проявила значительно более низкий уровень изменчивости (RAPD-анализ) по доле полиморфных локусов ($P_{95\%}$ = 14,88 %) и ожидаемой гетерозиготности (H_{exp} = 0,063) по сравнению со средними значениями этих параметров для популяций, расположенных почти на 200 км южнее ($P_{95\%}$ = 38,58 %; H_{exp} = 0,136).

Тем не менее и в группе данных популяций наблюдаются заметные колебания значений показателей уровня изменчивости (см. табл. 1). Значительное сокращение генетического разнообразия в некоторых из исследованных популяций, в том числе в самой северной, может свидетельствовать о более сильном давлении отбора, который приводит к выживанию относительно немногих, наиболее приспособленных к неблагоприятным условиям среды генотипов.

Для более точного понимания механизмов адаптации растений и выяснения причин повышенного генетического разнообразия популяций на границе ареала необходимо провести сравнительное изучение северных и близлежащих более южных популяций *A. thaliana*. Так, популяции арабидопсиса на островах Ладожского озера расположены южнее популяций бассейна Онежского озера примерно на 300 км. В связи с этим в данной работе представлены результаты сравнительного изучения генетического разнообразия природных популяций *A. thaliana*, расположенных на северной периферии ареала вида, в бассейне Онежского озера, и несколько южнее, на островах Ладожского озера, с помощью микросателлитных локусов, которые широко применяются в последнее время в качестве генетических маркеров. Эти локусы в большом количестве рассеяны по геному (сотни тысяч локусов), локализованы в основном в некодирующих участках генома и, следовательно, должны быть селективно нейтральными; к тому же они позволяют учитывать гетерозиготы. Высокая скорость спонтанного мутирования, большое аллельное разнообразие и гетерозиготность сделали микросателлиты во многих отношениях идеальными маркерами для анализа популяционной структуры и оценки филогенетических взаимоотношений между популяциями [Никитина, Назаренко, 2004].

Материалы и методы

Растения *A. thaliana* протестированы по семи микросателлитным динуклеотидным локусам: ATHCTR1, nga59, nga111, nga162, nga168, nga172 и nga225 [Bell, Ecker, 1994] из семи карельских популяций, три из которых относятся к бассейну Онежского озера (Царевичи, Радколье, Медвежьегорск) и четыре находятся на островах Ладожского озера (Валаам, Самматсаари, Пиени-Сартосари и Маркатсимансаари). Популяция Радколье также находится на острове (Радколье), а Царевичи и Медвежьегорск – на материке, и названы в соответствии с близлежащими населенными пунктами.

Геномная ДНК была выделена СТАБ-методом [Möller et al., 1992] из листьев взрослых растений. Выборка составила 20 растений из каждой популяции. Праймеры («Синтол», Россия) для ПЦР-амплификации указанных локусов сконструированы Беллом и Эке [Bell, Ecker, 1994]. Для проведения ПЦР использовали смеси для ПЦР Master (2x) («Helicon», Россия). Реакцию проводили по следующей программе: первичная денатурация при 94 °С – 2 мин, амплификация в течение 40 циклов (94 °С – 50 сек, отжиг праймеров 50 сек при 58 °С, синтез – 50 сек при 72 °С); элонгация – 10 мин при 72 °С. Продукты амплификации использовали для фрагментного анализа на CEQ 8000 («Beckman Coulter», США). Размеры фрагментов ДНК (количество пар нуклеотидов) определяли с помощью автоматизированной системы генетического анализа «Genome LabTM GeXP», где в качестве шкалы был использован маркер размера DNA size standart kit-600 («Beckman Coulter», США). Число динуклеотидных повторов каждого аллеля определяли путем сравнения полученного размера ПЦР-продукта с величиной его у лабораторной линии Col-0, число повторов которой установлено [Bell, Ecker, 1994].

Статистическую обработку полученных результатов проводили, используя стандартные подходы, принятые в популяционно-генетических исследованиях [Животовский, 1983], и методы вариационной статистики [Зайцев, 1984]. Уровень генетического разнообразия популяций определяли с помощью следующих показателей: доли полиморфных локусов при 99%-м критерии ($P_{99\%}$) и гетерозиготности наблюдаемой (H_{ob}) и ожидаемой (H_{exp}).

Исследование выполнено с использованием приборно-аналитической базы Центра коллективного пользования научным оборудованием Института биологии КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

В целом в результате проведенного исследования было выявлено 42 аллеля по семи микросателлитным локусам в карельских популяциях *A. thaliana*. Количество аллелей на локус в популяциях варьировало от 2 (nga 168) до 10 (nga 59). Распределение аллелей по каждому локусу представлено на рисунке (размер аллеля выражен в количестве динуклеотидных повторов). Во всех популяциях наименьшее варьирование числа повторов показали локусы с небольшой величиной аллеля (10–20 повторов в среднем по популяциям) – ATHCTR1, nga162 и nga168. Значения варианcы и ожидаемой гетерозиготности этих локусов даны в таблице 2. Наибольшее разнообразие показали крупные локусы nga59, nga111, nga172 и nga225 (в среднем около 30 повторов и более) (см. табл. 2). Полученные результаты легко объяснимы, так как вероятность ошибки репликации выше для более длинной нуклеотидной последовательности, и согласуются с выводами, сделанными другими исследователями [Levinson, Gutman, 1987; Wolf et al.,1991; Innan et al., 1997].

Таблица 2. Генетическая вариабельность по 7 микросателлитным локусам в карельских популяциях *A. thaliana*

Локус	Бассейн Онежского озера			Острова Ладожского озера		
	Среднее*	Варианса*	$H_{ож}$	Среднее*	Варианса*	$H_{ож}$
ATHCTR1	7,00	4,00	0,035	10,00	2,00	0,072
nga59	33,57	190,62	0,309	39,86	127,81	0,193
nga111	37,60	590,80	0,233	24,50	60,70	0,225
nga162	7,33	6,33	0,213	6,00	2,00	0
nga168	21,50	12,50	0	21,50	12,50	0,118
nga172	19,00	103,00	0,126	30,33	140,27	0,208
nga225	15,20	20,70	0,222	28,40	155,30	0,219
Среднее	20,17	132,56	0,163	22,94	71,51	0,148

Примечание. * – среднее и варианса представлены числом единиц динуклеотидных повторов ДНК.

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия в карельских популяциях *A. thaliana*

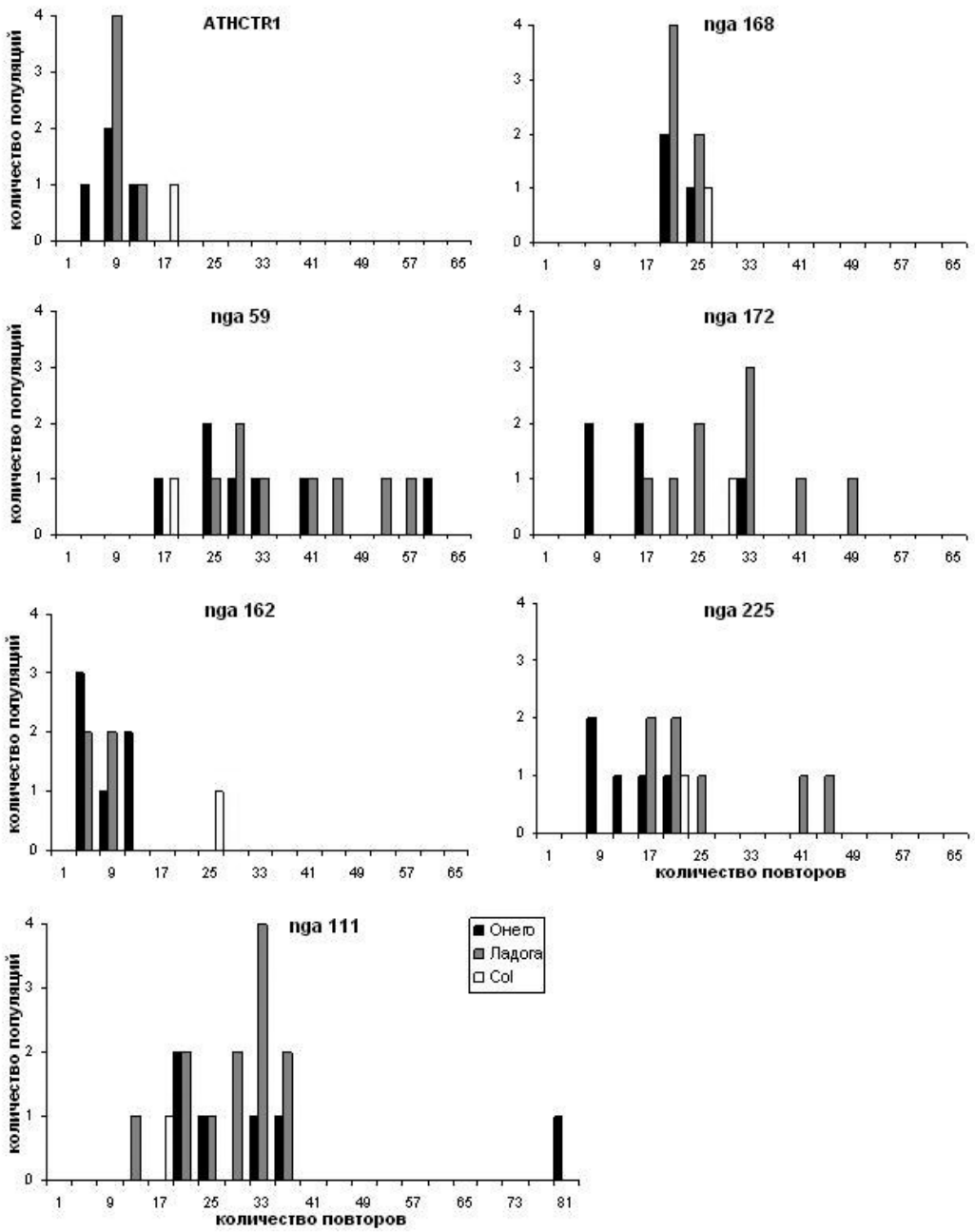
Популяция	A	$P_{99\%}$, %	H_{exp}	H_{ob}
Бассейн Онежского озера				
Медвежьегорск	1,14	14,3	0,008	0
Радколье	3,00	85,7	0,451	0,070
Царевичи	1,29	28,6	0,029	0,023
Среднее	1,81	42,9	0,163	0,031
Бассейн Ладожского озера				
Валаам	3,00	85,7	0,420	0,051
Самматсаари	1,14	14,3	0.038	0
Пиени-Сартосари	1,71	28,6	0,095	0,022
Маркатсимансаари	1,43	28,6	0,037	0,008
Среднее	1,82	39,3	0,148	0,020

Примечание. A – число аллелей на локус; $P_{99\%}$ – доля полиморфных локусов при 99%-м критерии; H_{exp} и H_{ob} – ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность.

На основании частот аллелей микросателлитных локусов рассчитаны основные показатели уровня генетического разнообразия карельских популяций *A. thaliana* (табл. 3). Были выявлены популяции с высоким уровнем разнообразия и с незначительным, как среди популяций бассейна Онежского озера, так и среди популяций Ладожских островов. В популяциях бассейна Онежского озера наиболее полиморфна островная популяция Радколье (A = 3,0; $P_{99\%}$ = 85,7 %; H_{exp} = 0,451; H_{ob} = 0,070), показавшая ранее максимальный полиморфизм и по RAPD-маркерам ($P_{99\%}$ = 56,2 %; H_{exp} = 0,205). В группе популяций островов Ладожского озера наибольшее разнообразие выявлено на Валааме (A = 3,0; $P_{99\%}$ = 85,7 %; H_{exp} = 0,420; H_{ob} = 0,051); его уровень почти совпадает с уровнем полиморфизма в популяции Радколье. Повышенное разнообразие этих двух островных популяций не соответствует традиционным представлениям о генетической структуре изолированных популяций, в которых важными факторами распределения частот аллелей являются ослабление миграционных процессов и случайный дрейф генов. Подобные микроэволюционные факторы способствуют снижению уровня генетического разнообразия и способны привести к формированию уникальных особенностей генофонда популяций [Хедрик, 2003].

Неожиданно высокое генное разнообразие популяций Радколье и Валаам можно объяснить уникальными природными особенностями островов. Наличие скальных обнажений и шунгитовых пород обусловило своеобразие микроклиматических и почвенных условий острова Радколье. Вероятно, вследствие этого растительность здесь представлена очень большим числом видов – 125, включающим целый ряд редких для территории Карелии [Кузнецов, 1993]. Остров Валаам имеет многочисленные скальные обнажения и характеризуется тектоническим сильно расчлененным типом рельефа, который напоминает вогнутую чашу с более высоким краем на севере [Свириденко, Светов, 2008]. Такая форма рельефа влияет на особенности микроклимата острова. Озеро также играет огромную роль в формировании климата. Размеры острова (28 кв. км) позволяют поддерживать значительную разницу температур: суши в центре острова, с одной стороны, и окружающей остров воды, с другой. В результате формируются уникальные природно-климатические условия. По сравнению с г. Петрозаводском на Валааме значительно теплее, т. к. меньше воздушных масс с Арктики достигают острова, но больше – с Атлантического океана. Летом на Валааме больше солнечных дней, чем на материке, а зимой – безморозных. Вероятно, по этой причине здесь произрастает более половины всех растений, которые встречаются в Карелии, – 495 видов высших растений, не считая интродуцентов. Из них 64 вида занесено в Красную книгу Карелии, а два вида – в Красную книгу России [Кравченко, Крышень, 1995].

В популяциях бассейна Онежского озера микросателлитный анализ позволил выявить более высокий уровень генетического разнообразия по сравнению с RAPD [Федоренко, Грицких, 2008] только в популяции Радколье, а Царевичи и Медвежьегорск показали меньшее разнообразие (табл. 3). Подобное сравнение в популяциях бассейна Ладожского озера сделать нельзя, поскольку генетическая структура их впервые исследуется с применением микросателлитного анализа. В среднем величина генетического разнообразия исследованных популяций оказалась несколько выше в популяциях бассейна Онеж-



Распределение числа повторов по каждому из семи микросателлитных локусов в природных популяциях *A. thaliana* бассейнов Онежского и Ладожского озер (число повторов лабораторной линии Col-0 по данным [Innan et al., 1997]).

ского озера, хотя как среди них, так и среди популяций островов Ладожского озера встречались и высокополиморфные (Радколье и Валаам), и низкополиморфные (Медвежьегорск и Самматсаари) популяции.

В целом проведенное исследование привело к интересным результатам, которые согласуются с работой норвежских ученых, изучавших популяции арабидопсиса Скандинавии по микросателлитным локусам [Stenøien et al., 2005]. Популяции расположены в тех же широтах, что и карельские, при этом среди них также были обнаружены высокополиморфные, низкополиморфные и даже мономорфные популяции. В Скандинавии доля полиморфных локусов варьировала от 4 до 60 %, а ожидаемая гетерозиготность – от 0,01 до 0,21. По мнению авторов, полученные результаты позволяют предположить постледниковую колонизацию полуострова множеством различных предков *A. thaliana*. Возможно, этот же процесс явился причиной таких боль-

ших различий в величине генетического разнообразия карельских популяций. Кроме того, микросателлиты, как некодирующие локусы, имеют свои особенности микроэволюции у инбредных видов, к которым относится арабидопсис. В популяциях инбредных видов снижение уровня изменчивости может быть связано с уменьшением их численности, вплоть до вымирания, в результате таких эффектов, как «хитч-хайкинг», фоновый отбор, дрейф генов, которые являются следствием существенной подразделенности и пониженной частоты рекомбинации этих видов [Stenøien et al., 2005]. Однако в среднем величина полиморфизма по микросателлитным маркерам достаточно высока (Онего: A = 1,81; $P_{99\%}$ = 42,9 %; H_{exp} = 0,163; H_{ob} = 0,031; Ладога: A = 1,82; $P_{99\%}$ = 39,3 %; H_{exp} = 0,148; H_{ob} = 0,020). Популяции бассейна Онежского озера показали небольшое превышение значений показателей доли полиморфных локусов и гетерозиготности наблюдаемой и ожидаемой по сравнению с популяциями островов Ладожского озера. В связи с этим мы склонны придерживаться предыдущей версии объяснения результатов исследования: высокий популяционный полиморфизм *A. thaliana* в северной части его ареала скорее всего связан с жесткими экологическими условиями произрастания и представляет основу адаптационных процессов. Значительное генетическое разнообразие является в данном случае необходимой предпосылкой для выживания популяций в экстремальных и нестабильных условиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (13-04-98838-р_север_а).

Литература

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.

Животовский Л. А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники. Общая генетика. М.: ВИНИТИ, 1983. Т. 8. С. 76–104.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

Кузнецов О. Л. Флора и растительность кижских шхер // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 107–141.

Кравченко А. В., Крышень А. М. Материалы к флоре и растительности Западного архипелага в Ладожском озере // Флористические исследования в Карелии. Вып. 2. Петрозаводск, 1995. С. 85–111.

Левонтин Р. С. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 338 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Никитина Т. В., Назаренко С. А. Микросателлитные последовательности ДНК человека: мутационный процесс и эволюция // Генетика. 2004. Т. 40, № 10. С. 1301– 1318.

Свириденко Л. П., Светов А. П. Валаамский силл габбро-долеритов и геодинамика котловины Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 123 с.

Федоренко О. М., Савушкин А. И., Олимпиенко Г. С. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Карелии // Генетика. 2001. Т. 37, № 2. С. 223–229.

Федоренко О. М., Грицких М. В. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. на северной границе его ареала: RAPD-анализ // Генетика. 2008. Т. 44, № 4. С. 496–499.

Федоренко О. М., Грицких М. В., Топчиева Л. В., Лебедева О. Н. Сравнительный анализ генетической структуры природных популяций двух видов растений *Arabidopsis* с разной степенью панмиксии // Генетика. 2011. Т. 47, № 4. С. 508–515.

Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.

Abbott R. J., Gomes M. F. Population genetic structure and outcrossing rate of Arabidopsis thaiana (L.) Heynh. // Heredity. 1989. Vol. 62. Part 3. P. 411–418.

Bell C. J., Ecker J. R. Assignment of 30 microsatellites to the linkage map of *Arabidopsis* // Genomics. 1994. Vol. 19. P. 137–144.

Levinson G., Gutman G. A. Slipped-strand mispairing: a major mechanism for DNA sequence evolution // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 203–221.

Carson H. L. The population genetics of *Drosophila robusta* // Advan. Genet. 1958. Vol. 9. P. 1–40.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species, 3d ed., rev. Columbia, New York, 1951. 353 p.

Hamrick J. L., Linhart I. B., Mitton J. B. Relationship between life history characteristic and electrophoretically detectable genetic variation in plants // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 173–200.

Innan H., Terauchi R., Miyashita T. Microsatellite polymorphism in natural populations of the wild plant *Arabidopsis thaliana* // Genetics. 1997. Vol. 146. P. 1441–1452.

Möller E. M., Bahnweg G., Sandermann H., Geiger H. H. A simple and efficient protocol for isolation of high molecular weight DNA from filamentous fungi, fruit bodies, and infected plant tissues // Nucl. Acids Res. 1992. Vol. 20, N 22. P. 6115–6116.

Schwartz M. K., Mills L. S., Ortega Y. et al. Landscape location affects genetic variation of Canada lynx (*Lynx Canadensis*) // Molecular Ecology. 2003. Vol. 12. P. 1807–1816.

Stenøien H. K., Fenster Ch. B., Tonteri A., Savolainen O. Genetic variability in natural populations of *Arabidopsis thaliana* in northern Europe // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 137–148.

Wolff R. K., Plaeke R., Jeffreys A. J., White R. Unequal crossing over between homologous chromosomes is not the major mechanism involved in the generation of new alleles at VNTR loci // Genomics. 1991. Vol. 5. P. 382–384.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Федоренко Ольга Михайловна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: fedorenko_om@mail.ru.
тел.: (8142) 573107, +79114165571

Fedorenko, Olga
Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: fedorenko_om@mail.ru
tel.: (8142) 573107, +79114165571

Зарецкая Марина Витальевна
младший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: genmg@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Zaretskaya, Marina
Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: genmg@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Лебедева Ольга Николаевна
зам. директора по научной работе, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: lebedeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 774682

Lebedeva, Olga
Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: lebedeva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 774682

Титов Александр Федорович
председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.,
руководитель лаб. экологической физиологии растений
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: krcras@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

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

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 43–50

УДК 582.272:574.586:(470.2:556.55)

ФИТОПЕРИФИТОН В ВОДОЕМАХ Г. ПЕТРОЗАВОДСКА (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

С. Ф. Комулайнен

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследования фитоперифитона в пяти водоемах, расположенных на территории г. Петрозаводска, включали анализ таксономического состава и экологии. В статье обсуждаются основные принципы формирования фитоперифитона. Анализ видового состава фитоперифитона исследованных водоемов свидетельствует о наличии антропогенного загрязнения.

Ключевые слова: урбанизированные территории, малые водоемы, фитоперифитон, видовой состав, численность, биомасса.

S. F. Komulainen. PHYTOPERIPHYTON IN SOME SMALL WATER BODIES OF THE CITY OF PETROZAVODSK (REPUBLIC OF KARELIA)

The study of phytoperiphyton in five water bodies located in the City of Petrozavodsk included the analysis of their taxonomic composition and ecology. The paper discusses the main principles of phytoperiphyton formation in the water bodies. Differences between the water bodies in the phytoperiphyton structure were revealed. The species composition of phytoperiphyton in the water bodies is indicative of human-induced pollution.

Key words: urban areas, small reservoirs, phytoperiphyton, species composition, abundance, biomass.

Введение

Республика Карелия не относится к регионам с высокой плотностью населения. На 1 января 2012 г. в республике на площади 180 тыс. км^2 проживало ~ 640 тыс. человек, т. е. 3,5 человека на км^2. В то же время доля городского населения составляла 78,4 % [Демографический ежегодник..., 2012], что характерно для регионов с высокой урбанизацией. Антропогенная трансформация экосистем в результате урбанизации стала повсеместным явлением [Пивоваров, 2001; Seto et al., 2013], а города – принципиально новым и наиболее преобразованным типом ландшафта [Клауснитцер, 1990].

Малые водоемы и водотоки – существенный компонент экосистемы города Петрозаводска. В настоящее время они не используются в хозяйственных целях, но играют важную природоохранную, эстетическую роль и сохраняют свою рекреационную привлекательность. Урбанизация приводит к изменению их гидрологического режима, разрушению и упрощению местообитаний и ухудшению качества воды. В водоемах нарушается структура аборигенной флоры, нативных сообществ и изменяется продуктивность.

Восстановление водоемов и водотоков становится одной из первоочередных задач обустройства городских территорий. Принятие научно обоснованного технического решения возможно только на основе комплексного мониторинга

гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов водных экосистем.

Водоросли – наиболее чувствительный индикатор состояния водных экосистем [Водоросли…, 1989]. Выбор фитоперифитона в качестве объекта исследования обусловлен тем, что прикрепленные сообщества свободны от кратковременного влияния случайных локальных изменений гидрологического и гидрохимического режима и отражают средний фон, преобладающий в данном водоеме [Wetzel, 1979; Komulaynen, 2002, 2004].

Альгологические исследования на водоемах и водотоках Республики Карелия проводятся с конца 19 века [Komulaynen, 2007], но первые исследования альгофлоры в водоемах города Петрозаводска, которые включали и изучение фитоперифитона, были выполнены только зимой 2010 года [Сластина и др., 2011; Komulaynen et al., 2012].

Цель данной работы – выявить основные черты структурной организации фитоперифитона и его функционирования в водоемах, расположенных на территории города Петрозаводска, и получить фоновые данные для последующего их использования при организации экологического мониторинга.

Теоретическая предпосылка нашей работы заключается в том, что структура и сукцессия фитоперифитона определяются не только морфологическими, гидрологическими особенностями водоемов, но и интенсивностью антропогенного воздействия [Wetzel, 1983].

Материалы и методы

Исследования фитоперифитона были выполнены на пяти водоемах г. Петрозаводска. Озера Четырехверстное, Ламба (Сулажгора) и Второе Денное – это водоемы естественного генезиса, связанные своим происхождением с Онежским озером. Располагаясь на озерных террасах, эти реликтовые [Лаврова, 2006] водоемы возникли в углублениях дна приледникового водоема, существовавшего около 15–13 тыс. лет назад на месте Онежского озера [Демидов, 2006]. Вторая группа – это бывшие карьеры, превратившиеся в настоящее время в искусственные водоемы. На первом (т. н. Каменный карьер) ранее добывались кварцито-песчаники [Старцев, Коваленко, 1989], озеро без названия в микрорайоне Соломенное (далее – Ламба (Соломенное)) возникло на месте песчаного карьера.

Исследованные озера имеют небольшие размеры, максимальное расстояние между ними не превышает 13 км. Однако водоемы отличаются по основным морфометрическим и гидрологическим характеристикам [Старцев, Коваленко, 1989; Крутских, Кричевцова, 2011; Потахин, 2011]. Для них отмечен широкий диапазон величины pH, цветности, минерализации и трофности (табл. 1, 2).

Таблица 1. Координаты и морфометрические показатели водоемов

Параметры		1	2	3	4	5
Координаты	СШ	61°77'	61°81'	61°75'	61°74'	61°85'
	ВД	34°42'	34°25'	34°44'	34°27'	34°31'
Высота над уровнем моря, м		55	102	110	165	35
Длина озера, км		0,58	0,24	0,6	0,26	0,20
Площадь зеркала озера, км^2		0,14	0,01	0,12	1,7	1,5
Макс. ширина, км		0,34	0,07	0,23	0,07	0,09
Макс. глубина, м		13,0	5,2	4,6	3,0	1,5

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3, 5, 6: 1 – оз. Каменный карьер, 2 – оз. Ламба (Сулажгора), 3 – оз. Четырехверстное, 4 – Ламба (Соломенное), 5 – оз. Второе Денное

Таблица 2. Гидрологические и химические характеристики водоемов (16.08.2012)

Водоемы	1	2	3	4	5
Прозрачность, м	3,5	1,5	0,5	0,5	0,2
pH	8,35	7,05	7,46	8,28	5,85
Цветность, Pt	7	82	35	1600	150
Электропроводность, мкСм см$^{-1}$	203	74	104	56	3
$P_{общ.}$, мкг л$^{-1}$	10	68	46	1890	30
$N_{общ.}$, мкг л$^{-1}$	1,08	1,08	0,6	5,27	0,94

Пробы перифитона отбирались один раз в месяц. Камеральная обработка и анализ собранного материала проводились по общепринятым в гидробиологии методам [Комулайнен, 2003; Баринова и др., 2006].

Кластерный анализ выполнен на основе данных об относительной численности видов в августе 2013 года. Группирование рек проводилось при помощи алгоритма Евклидовой дистанции с использованием метода полной связи (Complete linkage, пакет программ Statistica).

Результаты, полученные в августе 2013 г., применялись и при сравнительном анализе экологической структуры фитоперифитона водоемов.

Концентрацию тяжелых металлов в тканях водорослей определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu) [Suomen standardisoimisliitto…, 1990].

Результаты и обсуждение

Всего в фитоперифитоне пяти исследованных водоемов выявлен 81 таксон водорослей рангом ниже рода, относящихся к 53 родам, 36 семействам и 5 отделам: Euglenophyta – 1, Cyanophyta – 12, Dinophyta – 1, Bacillariophyta – 50, Chlorophyta – 17 (табл. 3).

Таблица 3. Видовой состав фитоперифитона водоемов города Петрозаводска

Таксоны	Водоемы				
	1	2	3	4	5
Cyanophyta					
Merismopedia tenuissima Lemm.	+	+			
Woronichinia naegeliana (Ung.)Elenk.				+	NB
Gloeocapsa limnetica (Lemm.) Hollerb.		+			
Stigonema mamillosum (Lyngb.) Ag.			+		
Anabaena spiroides Klebahn.			+	+	
Tolypothrix limbata Thur.		+			
T. tenuis Kütz.	+				
Calothrix parietina (Näg.) Thur.			+		
Oscillatoria aghardii Gom.	+				
O. limosa Ag.	+		+		
O. ornata (Kütz.) Gom.	+				
Phormidium ambiguum Gom.	+		+		
Dinophyta					
Ceratium hirundinella (O.F.M.) Bergh.		+			
Bacillariophyta					
Stephanodiscus astraea (Ehr.) Grun.	+				
Aulacoseira distans (Ehr.) Kütz.			+		
A. islandica (O. Müll) Simonsen..			N		
A. italica (Kütz.) Simonsen.		+	+		
Melosira. varians Ag.	+	NB	+		NB
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	+	N	N		
T. flocculosa (Roth.) Kütz.	+	NB	NB	NB	NB
Asterionella formosa Hass	+		+		
Tetracyclus lacustris Halfs.			+		
Diatoma elongatum (Lyngb.) Ag.	N		N		+
Meridion circulare Ag.		+	+	+	
Ceratoneis arcus (Ehr) Kütz.				+	
Fragilaria bicapitata A. Mayer			+		
F. capucina Desm.		+	N		
F. crotonensis Kitt.	+		N		
Synedra ulna (Nitzsch.) Ehr.	+	+	N	+	+
Eunotia lunaris (Ehr.) Grun.		+	+		
E. pectinalis Kütz.	+	NB	N	NB	
E. praerupta Ehr.			+		
E. robusta Ralfs.				N	+
Cocconeis placentula Ehr.	NB	+	NB		
Achnanthes minutissima Kütz.	N		N		
Frustulia rhomboides (Ehr.) D. T.	+	+	N	N	+
Stauroneis anceps Ehr.	+	+	+		
Navicula cryptocephala Kütz.			+	+	
Neidium binodis (Ehr.) Hust.	+				
Pinnularia interrupta W. Sm.		+	+		
P. major (Kütz.) Cl.		+	+		
P. mesolepta (Her.) W. Sm.	+	+			
P. viridis (*Nitzsch.*) Ehr.	+	+			
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabench.				+	
Amphora ovalis Kütz.	+				
Cymbella aspera (Ehr.) Cleve					+
C. hebridica (Greg.) Grun.			+		
C. helvetica Kütz.	+		+		
C. pusilla Grun.	+				
C. ventricosa Kütz.	+	+	+	+	
Didymosphenia geminata (Lyngb.) M. Sc.					+
Gomphonema acuminatum Ehr.	+	+			
G. acuminatum var. *coronatum* (Ehr.) W. Sm.			+		
G. constrictum Ehr.	+	+	N		
G. longiceps Ehr.			+		+
G. parvulum (Kütz.) Grun.	+	N	N	N	
Epithemia sorex Kütz.	N		N		
E. zebra (Ehr.) Kütz.	NB	NB	+		+
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll.	NB	+	N		
Nitzschia brevissima Grun.			+		
N. linearis W. Sm.			+		
Surirella linearis W. Sm.		+	+		
S. tenera Greg.		+	+		

Окончание табл. 3.

Таксоны	Водоемы				
	1	2	3	4	5
Chlorophyta					
Dictyosphaerium pulchellum H.C. Wood.				+	
Characium acuminatum A. Br.				+	
Oocystis lacustris Chod.			+		
Tetraedron minimum (A.Br.) Hansg.			+		
Pediastrum angulosum Menegh.	+		+		
P. boryanum Turp. (Menegh.)			+		
Microspora amoena (Kütz.) Rabenh.				+	
Ulothrix subtilissima Rabenh.		N			+
Oedogonium sp.	+	B	+		+
Cladophora glomerata (L.) Kütz.	NB		NB		
Spirogyra sp.	NB		B		
Zygnema sp.	NB				
Mougeotia sp.	NB	B	B		
Cosmarium brebissonii Menegh.		+			
C. margaritiferum Menegh.		+			
C. pachydermum Lund.		+			
Scenedesmus arcuatus Lemm.		+			
Euglenophyta					
Trachelomonas volvocina Drez.		+	+		
Всего видов	38	36	52	16	12

Примечание. N – виды, доминирующие по численности, B – по биомассе.

Видовое богатство фитоперифитона определяют пеннатные диатомеи порядков Araphales и Raphales (55,6 % определенных видов). Среди них доминировали и были наиболее постоянными евперифитонные виды родов Tabellaria, Eunotia, Fragilaria, Cocconeis, Achnanthes и Epithemia – комплекс видов, определяющий структуру водорослевых обрастаний [Комулайнен, 2004; Комулайнен и др., 2006; Komulaynen, 2008] в водоемах Восточной Фенноскандии.

Среди зеленых водорослей ведущими ценозообразователями были *Oedogonium* sp., *Zygnema* sp., *Spirogyra* sp. и *Mougeotia* sp. – виды, определяющие биомассу фитоперифитона в водотоках и водоемах Карелии [Komulaynen, 2009] и *Cladophora glomerata*, вид более типичный для «южного типа» альгофлоры [Чернов, 1949].

Из 12 определенных видов синезеленых водорослей только *Woronichinia naegeliana,* вызывающая цветение в водоемах Северо-Запада России [Белякова и др. 2006], отнесена нами к доминантам.

Отмечено характерное для северных флор преобладание числа семейств и родов с одним таксоном [Комулайнен, 2004] (табл. 4).

Таблица 4. Состав семейств (Fm) и родов (Gn) по числу содержащихся в них видов и внутривидовых таксонов (Spp)

Spp/Gn (Fm)	Gn	Fm	Gn	Fm
видов	число		%	
1	31	13	66,0	56,5
2-3	12	4	25,5	17,4
>4	4	6	8,5	26,1
Всего	47	23	100	100

Большая часть видов (48,5 %) – евперифитонные формы. Они формируют структуру группировок фитоперифитона во всех исследованных водоемах, составляя от 42 до 97 % от числа встреченных видов и от 48 до 75 % от суммарной численности (табл. 5).

Таблица 5. Экологические спектры для фитоперифитона водоемов г. Петрозаводска

Экология	Водоемы				
	1	2	3	4	5
	Количество видов, %				
евперифитонные	60,5	41,7	50,0	50,00	69,2
донные	15,8	22,2	19,2	18,80	15,4
планктонные	23,7	36,1	30,8	31,30	8,3
аркто-альпийские	3,1	7,1	8,6	37,50	40,0
бореальные	37,5	35,7	45,7	37,50	10,0
космополиты	59,4	57,1	45,7	25,00	50,0
алкалифильные	37,5	21,4	13,0	27,30	30,0
ацидофильные	9,4	21,4	17,4	36,40	30,0
индифференты	53,1	57,2	69,6	36,40	40,0
галофилы	18,8	3,6	10,9	0,00	20,0
галофобы	9,4	25,0	19,6	36,40	30,0
индифференты	71,9	71,4	69,6	63,60	50,0

Кроме евперифитонных форм в группировках постоянно присутствуют планктонные (37,9 %) и донные водоросли (19,1 %). Среди диатомовых планктонные виды составляют 32 %; в основном это представители рода *Aulacoseira* и некоторые виды семейств *Fragilariaceae* и *Tabellariaceae*. Большинство из центрических диатомей встречались в обрастаниях единично, а в доминирующий комплекс входили лишь *Aulacoseira islandica* и *Melosira varians*. Более заметна роль планктонных пеннатных диатомей: *Fragilaria capucina*, *F. crotonensis, Asterionella*

formosa и *Tabellaria fenestrata*. Все бентосные формы – диатомовые водоросли. В пробах определено 15 таксонов, относящихся главным образом к семейству *Naviculaceae* (9). Они не достигают высокого обилия, и только *Frustulia saxonica* отнесена нами к доминантам.

Положение на шкале галобности известно для 64 видов. Среди них преобладают индифференты – 71 % от общего числа определенных видов. Из 9 галофилов в альгоценозах постоянны лишь *Melosira varians, Diatoma elongatum, Fragilaria crotonensis* и *Epithemia sorex*. Массовыми галофобными видами, предпочитающими очень низкую минерализацию (до 0,02 г/л), являются *Tabellaria fenestrata* и *T. flocculosa*. Именно благодаря их доминированию относительное обилие галофобных видов в перифитоне озер Ламба (Соломенное), Ламба (Сулажгора) и Второе Денное превышает 25 %.

Среди индикаторов pH в перифитоне также преобладают индифференты — 64 % видов. Алкалифилы и ацидофилы составляют соответственно 14 и 22 %. Разнообразие и обилие алкалифилов увеличивается в озерах Каменный карьер и Четырехверстное с более низкой цветностью и с более высокой минерализацией. Из ацидофилов доминантами альгоценозов обрастаний являются *Tabellaria fenestrata, T. flocculosa, Eunotia pectinalis* и *Frustulia saxonica*.

Структура фитоперифитона в исследованных водоемах сформирована относительно небольшим количеством видов. Подавляющее большинство определенных видов – единичные формы с низкими показателями численности. 24,7 % водорослей зарегистрированы только на одной и 22,8 % – на двух станциях. Главным образом это бентосные и планктонные виды. К видам, доминирующим по численности в разные сезоны на 22 станциях в пяти водоемах, отнесено 25, а по биомассе – 12 видов (см. табл. 3).

Однако реально структуру фитоперифитона определяют 11 видов (*Woronichinia naegeliana*, *Melosira varians, Tabellaria fenestrata, T. flocculosa, Cocconeis placentula, Eunotia pectinalis, E. robusta, Epithemia zebra, Frustulia saxonica, Gomphonema parvulum, Woronichinia naegeliana*), доминирующих по численности, и 7 видов (*Melosira varians, Tabellaria flocculosa, Cocconeis placentula, Epithemia zebra, Eunotia pectinalis, Oedogonium sp., Cladophora glomerata*), формирующих биомассу фитоперифитона в отдельных водоемах (табл. 6).

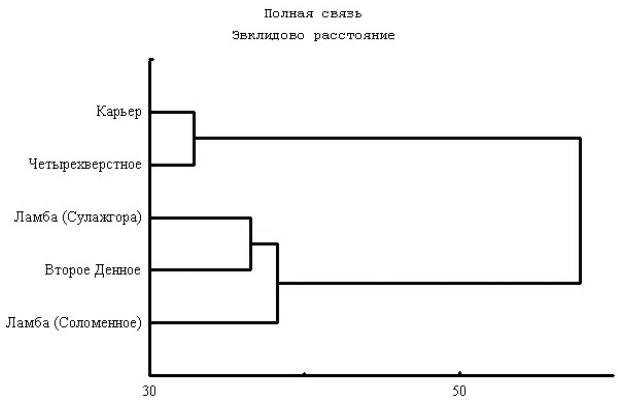
Диапазон варьирования количественных показателей фитоперифитона исследованных водоемов в конце биологического лета (август) достигал нескольких порядков (см. табл. 6). Численность изменяется от $1{,}31\times10^3$ до 1600×10^3 кл см$^{-2}$, а биомасса – от 0,01 до $11{,}3\times10$ мкг см$^{-2}$ субстрата. Такие значения характерны для фитоперифитона литеральной зоны озер Европейского Севера России [Рычкова, 1975, 1986, 1987].

Таблица 6. Структура фитоперифитона водоемов г. Петрозаводска

Водоемы	Численность		Биомасса	
	Доминирующие виды	$\times10^3$ кл. см$^{-2}$ мин.–макс. (среднее)	Доминирующие виды	$\times10$ мкг см$^{-2}$ мин.–макс. (среднее)
1	*Cocconeis placentula* *Epithemia zebra*	1,3–222,2 (70,7)	*Cladophora glomerata* *Epithemia zebra*	1,2–4,8 (2,71)
2	*Melosira varians* *Tabellaria fenestrata* *T. flocculosa* *Eunotia pectinalis* *Epithemia zebra*	2,1–55,2 (23,8)	*Tabellaria flocculosa* *Eunotia pectinalis*	0,1–1,2 (0,48)
3	*Tabellaria flocculosa* *Cocconeis placentula* *Eunotia pectinalis*	10,2–1600,1 (248,4)	*Cocconeis placentula* *Cladophora glomerata*	0,12–11,3 (2,38)
4	*Tabellaria flocculosa* *Eunotia pectinalis* *E. robusta* *Frustulia saxonica* *Gomphonema parvulum*	68,0–100,8 (82,7)	*Tabellaria flocculosa* *Eunotia pectinalis*	0,01–0,2 (0,11)
5	*Woronichinia naegeliana* *Melosira varians* *Tabellaria flocculosa*	7,0–24,0 (12,8)	*Oedogonium sp.* *Melosira varians*	0,01–0,1 (0,51)

Кластерный анализ (рис. 1) выявил две группы водоемов. В первую входят оз. Второе Денное и две Ламбы, расположенные в микрорайонах Соломенное и Сулажгора. Для этих водоемов характерна высокая цветность и низкая прозрачность (табл. 2). Это определяет низкое видовое богатство и низкую плотность фитоперифитона. В водоемах отмечено доминирование водорослей рода *Eunotia* – типичных ацидофилов, постоянных для альгофлоры болот и так называемых «черных ламб» [Чернов, 1950]. В фитоперифитоне озера Ламба (Сулажгора) на немногочисленных макрофитах встречено 29 видов синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей. Причем на долю двух ацидофильных,

галофобных диатомовых водорослей *Tabellaria flocculosa* и *Eunotia pectinalis,* типичных для альгофлоры болот и озер с низкими значениями pH, приходится 42 %. Сходная картина наблюдается в перифитоне озера, расположенного в микрорайоне Соломенное. Здесь при низких значениях численности и биомассы определено всего 15 видов и отсутствуют явные доминанты. Своеобразие фитоперифитона Второго Денного озера – доминирование планктонных видов *Melosira varians* и *Woronichinia naegeliana.*



Дендрограмма сходства структуры фитоперифитона

Второй кластер включает озера Четырехверстное и Каменный карьер. Фитоперифитон здесь более разнообразен, отмечены высокие количественные характеристики. Видовое богатство в озере Четырехверстном в августе формировали диатомовые водоросли (71,4 %). Среди них по численности доминируют типичные прикрепленные формы (*Eunotia pectinalis*, *Cocconeis placentula и Achnanthes minutissima*), а также виды, которые успешно обитают не только в обрастаниях, но и в литоральном планктоне (*Melosira varians и Fragilaria capucina*). Максимальная численность (1600 кл см$^{-2}$) отмечена при доминировании *Cocconeis placentula,* а максимальная биомасса (2,9 мкг см$^{-2}$) – при доминировании *Cladophora glomerata.* В перифитоне озера Каменный карьер при доминировании диатомей отмечено заметное снижение роли ацидофильных и галофобных видов. Зеленые и синезеленые водоросли менее разнообразны и объединяют 6 видов, или 16,2 % всей альгофлоры перифитона озера. Однако именно зеленые нитчатые водоросли, среди которых также доминирует *Cladophora glomerata,* при оптимальной освещенности формировали биомассу фитоперифитона, которая достигала максимального (5,0 мкг см$^{-2}$) значения.

Все пять исследованных водоемов расположены в черте города и, несомненно, подвергаются загрязнению промышленными и бытовыми стоками. Поэтому состав, распределение и структура фитоперифитона в водоемах города определяются не только их морфологическими, гидрологическими особенностями, но также характером и интенсивностью антропогенного воздействия. В первую очередь это относится к водоемам искусственного происхождения (см. табл. 5), а также к озеру Четырехверстному, которое долгое время использовалось для водоснабжения фабрики валяной обуви. Здесь наблюдается увеличение разнообразия галофильных и донных видов. Тенденция антропогенной трансформации альгофлоры включала также ее бореализацию и космополитизацию за счет снижения роли арктоальпийских видов [Гецен, 1985]. Аналогичные изменения мы наблюдали в других водоемах региона при увеличении антропогенной нагрузки [Комулайнен, 2005; Комулайнен и др., 2007].

Анализ сапробиологической структуры фитоперифитона показал, что наиболее разнообразно в исследованных водоемах представлены о-β-мезосапробы и -β-мезосапробы – 67,17 % от общего числа видов-индикаторов. Однако основу доминирующего комплекса на многих станциях составляют χ-, χ- олиго и олигосапробные виды, типичные для высокогумифицированных водоемов. Поэтому неудивительно, что значения индекса Сладечека изменяются от 0,29 до 1,99, а трофического диатомового индекса (TDI) – от 1,13 до 3,06. Наиболее высокие индексы отмечены в покрытой макрофитами литорали озер Четырехверстное и Каменный карьер. Это позволяет отнести воду исследованных водоемов к олигосапробной зоне (условно чистая вода). Хотя по ряду показателей (например, цветность) вода не соответствует ГОСТу для питьевой воды.

Характерным для водоемов импактных зон является также увеличение концентрации тяжелых металлов в тканях водорослей. Среди исследованных озер наиболее заметное увеличение концентрации меди отмечено в Каменном карьере и сулажгорской Ламбе, цинка – в озере Четырехверстном и Каменном карьере, кадмия – в озере Четырехверстном, а свинца – в Каменном карьере (табл. 7). Однако эти увеличения также не следует считать «экстремальными», они не достигают значений, отмеченных нами ранее для рек Мурманской области, подверженных интенсивному антропогенному воздействию [Комулайнен, Морозов, 2007, 2010; Komulaynen, Morozov, 2007, 2010].

Таблица 7. Средние значения концентрации тяжелых металлов в водорослях перифитона водоемов г. Петрозаводска, Прионежья и Мурманской области

Водоем	Cd	Pb	Cu	Zn	Ni
	мг/кг				
Четырехверстное	1,88	6,62	19,0	88,2	8,87
Каменный карьер	0,29	67,4	33,9	83,4	12,5
Ламба (Сулажгора)	0,18	6,71	25,3	63,4	8,23
Водоемы Прионежья	1,01	12,82	16,54	69,74	17,21
Водоемы Мурманской области	3,9	42,9	309,3	60,4	404,3

Литература

Антипина Г. С., Комулайнен С. Ф. Водоросли / Ред. Г. С. Антипина. Растения и лишайники города Петрозаводска (аннотированные списки видов): учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 2010. С. 13–43.

Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: Pilies Studio, 2006. 498 с.

Белякова Р. Н., Волошко Л. Н., Гаврилова О. В., Гогорев Р. М., Макарова И. В., Околодков Ю. Б., Рундина Л. А., Виноградова К. Л. (ред.) Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 367 с.

Водоросли: Справочник / Ред. С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, М. П. Масюк. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.

Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера / Ред. М. М. Голлербах. Л.: Наука, 1985. 165 с.

Демидов И. Н. О максимальной стадии развития Онежского приледникового озера, изменениях его уровня и гляциоизостатическом поднятии побережий в послеледниковье // Геология и полезные ископаемые Карелии. 2006. Вып. 9. Петрозаводск: КарНЦ РАН, С. 171–182.

Демографический ежегодник России. Статистический сборник. М., Росстат, 2012. 535 с.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 246 с.

Комулайнен С. Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 43 с.

Комулайнен С. Ф. Фитоперифитон рек Республики Карелия // Ботанический журн., 2004. Т. 89, № 3. С. 18–35.

Комулайнен С. Ф. Изменение структуры фитоперифитона рек при увеличении антропогенной нагрузки // Наук. записки Тернопіл. націон. педагогічного ун-ту. Серія: Біологія. Спеціальний випуск «Гідроекологія». 2005. Т. 26, № 3. С. 218–219.

Комулайнен С. Ф., Круглова А. Н., Барышев И. А. Формирование гидробиоценозов реки Сяпся (бассейн Онежского озера) в условиях воздействия стоков форелевой фермы // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2007. № 2. С. 21–23.

Комулайнен С. Ф., Морозов А. В. Изменение структуры фитоперифитона в малых реках урбанизированных территорий // Водные ресурсы. 2007. Т. 34, № 3. С. 346–353.

Комулайнен С. Ф., Морозов А. К. Динамика тяжелых металлов в фитоперифитоне малых рек Кольского полуострова // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 6. С. 752–756.

Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 81 с.

Крутских Н. В., Кричевцова М. В. Эколого-геохимическая оценка состояния донных отложений оз. Четырехверстного // Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана: материалы IV Школы-конференции молодых ученых с международным участием. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 59–64.

Лаврова Н. Б. Некоторые особенности состава спорово-пыльцевых спектров позднеледниковых отложений Олонецкого плато // Геология и полезные ископаемые Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. Вып. 9. С. 183–188.

Пивоваров Ю. Л. Урбанизация в России в XX веке. Представления и реальность // Общественные науки и современность. 2001. № 6. С. 101–113.

Потахин М. С. Морфологические особенности водоемов г. Петрозаводска // Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана: материалы IV Школы-конференции молодых ученых с международным участием. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 180–183.

Рычкова М. А. Перифитон литоральной зоны Онежского озера / Ред. И. М. Распопов. Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука, 1975. С. 123–137.

Рычкова М. А. Водоросли обрастания озера Ильмень // Гидробиологический журн. Т. 22, № 5. 1986. С. 24–26.

Рычкова М. А. Перифитон и его продуктивность / Ред. И. М. Распопов. Современное состояние экосистемы Ладожского озера Л.: Наука, 1987. С. 116–118.

Сластина Ю. Л., Комулайнен С. Ф., Потахин М. С., Клочкова М. А. Структура криофитона в озерах города Петрозаводска // Труды КарНЦ РАН. № 4. 2011. С. 138–141.

Старцев Н. С., Коваленко В. Н. Режим искусственного водоема в Петрозаводске / Исследование водных ресурсов Карелии. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1989. С. 37–41.

Чернов В. К. О географическом распространении водорослей в пресных водоемах Карело-Финской ССР и районирование республики по водорослевой растительности ее водоемов / Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Секции биол., хим. и физ.-мат. наук. 1949. Вып. 2. С. 77–80.

Чернов В. К. Водорослевые фитоценозы некоторых озер Карелии / Уч. зап. ЛГУ. Серия биол. наук. 1950. Вып. 29, № 142. С. 208–222.

Komulaynen S. Use of periphyton for monitoring in rivers in Northwest Russia // J. of Applied Phicology. 2002. N 14. P. 57–62.

Komulaynen S. Experience of using phytoperiphyton monitoring in urban watercourses // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2004. Vol. 33, N 1. P. 65–75.

Komulaynen S. Algological studies of fluvio-lacustrine systems in the northern European part of Russia // International J. on Algae. 2007. Vol. 9, N 2. P. 139–149.

Komulaynen S. The green algae as structural element of phytoperiphyton communities in streams of the Northwestern Russia // Biology. 2008. Vol. 63, N 6. P. 859–865.

Komulaynen S. Diatoms of Periphyton assemblages of Small Rivers in North-Western Russia // Studi Trentini di scienze naturali. 2009. N 84. P. 153–160.

Komulaynen S., Morozov A. Spatial and temporal variation of heavy metal levels in phytoperiphyton in small streams of Northwest Russia // Arch. Hydrobiol. Suppl. 2007. Vol. 161, N 3-4. P. 435–442.

Komulaynen S., Morozov A. Heavy metal dynamics in the periphyton in small rivers of Kola peninsula // Water Resources. 2010. Vol. 37, N 6. P. 874–878.

Komulaynen S., Slastina J., Klochkova M. Winter algae communities in the lakes and rivers ecosystems (Karelia, Russia) / K. Wolowski, I. Kaczmarska, J. Ehrman, A. Wojtal (eds). Current advances in algal taxonomy and its applications: phylogenetic, ecological and applied perspective. Krakow. Poland. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. 2012. P. 243–251.

Seto K. C., Parnell S., Elmqvist T. Outlook on Urbanization / T. Elmqvist (ed.). Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services. Netherlands. Challenges and Opportunities. Springer. 2013. P. 1–12.

Suomen Standardisoimisliitto Water analysis. Metal content of biological material determined by atomic absorption spectrometry. Digestion. Standard SFS 5075. Suomen Standardisoimisliitto, 1990, Helsinki.

Wetzel R. G. Periphyton measurements and applications / R. G. Wetzel (ed.). Methods and measurements of periphyton communities: A review. 1979. American Society for Testing and Materials, Philadelphia Pa. 183 p.

Wetzel R. G. Periphyton of freshwater ecosystems. Developments in Hydrobiology 17. 1983. Dr. W. Jung BV Publishers, The Hague, The Netherlands. 767 p.

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 Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: Komsf@mail.ru
tel.: (8142) 769810

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 51–65

УДК 582.26 + 581.9

НОВЫЕ ДАННЫЕ К ФЛОРЕ BACILLARIOPHYTA ОЗЕР СИСТЕМЫ РЕКИ КЕНТИ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

С. И. Генкал[1], Т. А. Чекрыжева[2]

[1]*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*
[2]*Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН*

Изучение фитопланктона озер системы р. Кенти с помощью сканирующей электронной микроскопии выявило 173 вида и разновидности Bacillariophyta из 56 родов, в том числе 46 новых для флоры Карелии, включая 16 – новых для России. Максимальное видовое разнообразие отмечено в озерах Окунево и Кенто. Наибольшее распространение в исследованных водоемах имеют *Asterionella formosa*, *Aulacoseira ambigua*, *A. islandica*, *A. subartica*, *Cyclotella schumannii*, *Discostella stelligera*, *Handmania comta*, *Tabellaria flocculosa.*

Ключевые слова: озера, Карелия, фитопланктон, Bacillariophyta, флора, электронная микроскопия.

S. I. Genkal, T. A. Chekryzheva. NEW DATA ON THE FLORA OF BACILLARIOPHYTA IN LAKES OF THE KENTI RIVER BASIN (REPUBLIC OF KARELIA)

This electron microscopy study of phytoplankton from lakes of the Kenti River system has made it possible to identify 173 species and varieties of Bacillariophyta from 56 genera, including 46 new for the flora of Karelia and 16 new for Russia. The greatest species diversity was recorded in lakes Okunevo and Kento. *Asterionella formosa*, *Aulacoseira ambigua*, *A. islandica*, *A. subartica*, *Cyclotella schumannii*, *Discostella stelligera*, *Handmania comta* and *Tabellaria flocculosa* are the most widespread species in the waterbodies under study.

Key words: lakes, Karelia, phytoplankton, Bacillariophyta, flora, electron microscopy.

На северо-западе Республики Карелия находятся озера системы р. Кенти (водосбор реки Кеми, являющейся притоком Белого моря), в течение длительного времени испытывающие антропогенное воздействие техногенных вод Костомукшского горно-обогатительного комбината (АО «Карельский окатыш»). Река Кенти протяженностью 97 км протекает через озера (Окунево, Куроярви, Поппалиярви, Койвас, Кенто, Алаярви) и впадает в оз. Среднее Куйто. Верхнее озеро системы (оз. Костомукшское) отделено от расположенных ниже озер плотиной и превращено в искусственный водоем (хвостохранилище) для захоронения отходов. Помимо техногенных вод хвостохранилища, являющихся источником минерального загрязнения, на озера системы оказывают негативное влияние рудничные (карьерные) воды, фильтрационные воды и воды отводных каналов [Лозовик и др., 2001].

В летнем фитопланктоне обследованных озер [Чекрыжева, 1995; Вислянская, 2007] вы-

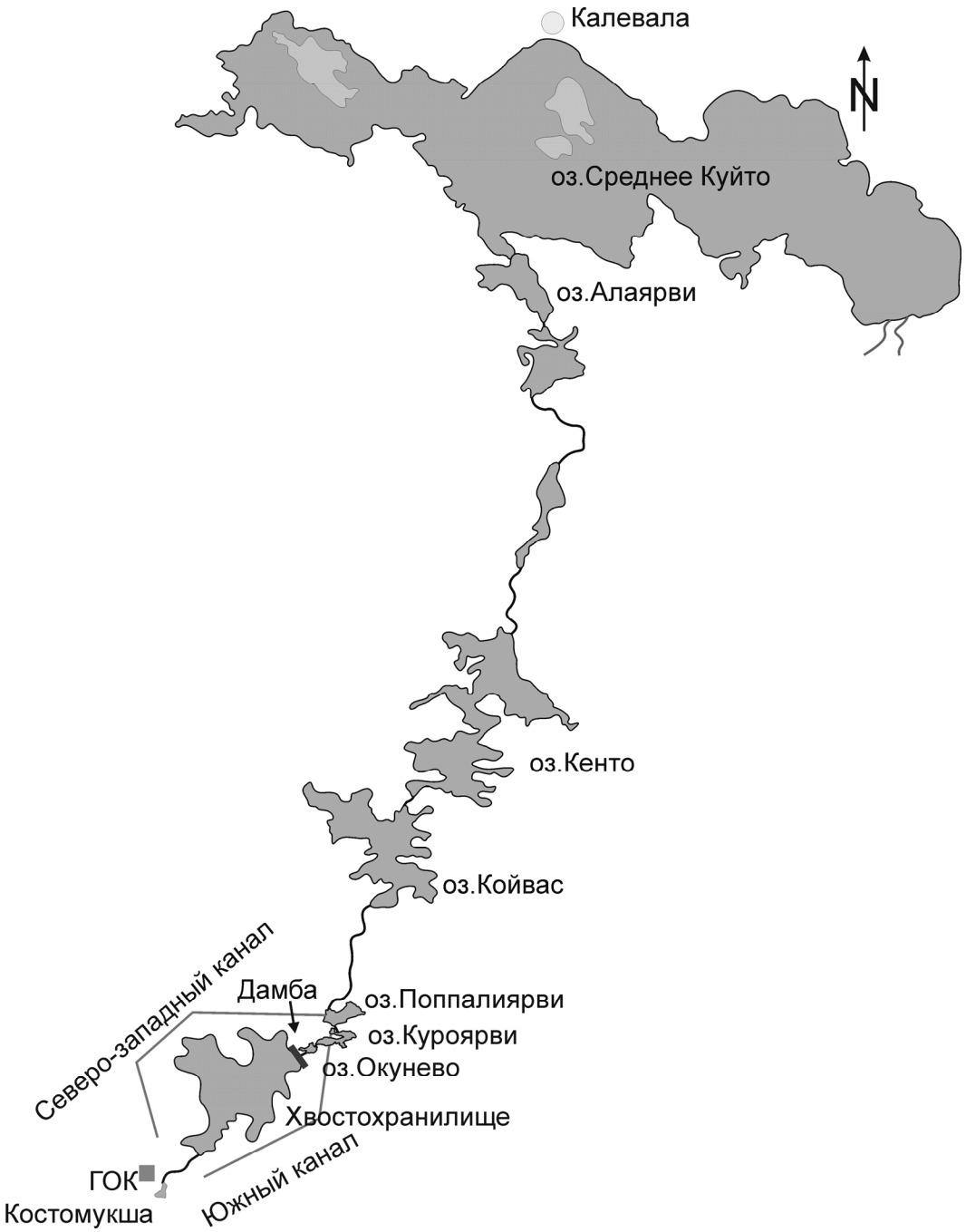


Рис. 1. Расположение обследованных озер системы р. Кенти

явлено 66 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей из 25 родов. Наиболее разнообразны видами и внутривидовыми таксонами оказались роды Aulacoseira (7), Cyclotella (5), Eunotia (8), Synedra (4).

Материалы и методы

Материалом для работы послужили пробы фитопланктона, отобранные в летние месяцы (июль–август) 1988 г. на восьми озерах системы р. Кенти (рис. 1; табл. 1). В связи с преобразованием в водоем для захоронения отходов оз. Костомукшское (площадь 5,4 км^2) утратило свои природные особенности. Верхние озера системы (Окунево, Куроярви, Поппалиярви, Койвас и Кенто) в наибольшей степени испытывают минеральную нагрузку. Первые три озера являются высокопроточными и небольшими (51 км^2; 1,0 км^2; 128 км^2), озера Койвас (356 км^2) и Кенто (677 км^2) имеют замедленный водообмен, озера Алаярви и Ср. Куйто имеют площадь соответственно 6,8 км^2 и 257 км^2 [Каталог..., 2001; Пальшин и др., 1994; Лозовик и др., 2001].

Таблица 1. Гидрологические характеристики обследованных озер и их географические координаты [Каталог озер..., 2001; Поверхностные воды..., 2001]

Озеро	Площадь зеркала, км^2	Средняя глубина, м	Координаты	
			шир.	долг.
Костомукшское	5,4	–	64°30′	30°55′
Окунево	1,6	2,6	66°03	31°37
Куроярви	1,20	2,8	64°42′	30°56′
Поппалиярви	1,67	4,3	64°43′	30°58′
Койвас	21,4	4,0	66°18′	30°47′
Кенто	30,8	3,8	63°29′	31°13′
Алаярви	7,35	3,5	65°29′	33°34′
Ср. Куйто	257,0	10,4	66°33′	32°08′

Освобождение створок диатомей от органических веществ проводили методом холодного сжигания [Балонов, 1975]. Препараты водорослей исследовали в сканирующем электронном микроскопе JSM-25S. При определении диатомей использовали определители [Определитель..., 1951; Cleve-Euler, 1951–1955; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, 1999, 2001; Lange-Bertalot et al., 2011; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Levkov, 2009; Reichardt, 1999; Van de Vijver et al., 2004], систематические сводки [Корнева, Генкал, 2000; Лосева, Стенина, 2004; Werum, Lange-Bertalot, 2004; Генкал, Вехов, 2007; Генкал, Трифонова, 2009; Харитонов, Генкал, 2012] и отдельные статьи [Kobayasi, Nagumo, 1988; Генкал и др., 1997а, б; Генкал, Иешко, 1998а, б; Lange-Bertalot, 1999; Генкал, Трифонова, 2002; Генкал, Комулайнен, 2008; Генкал, 2009, 2012; Buczkó et al., 2009; Kulikovskiy, Lange-Bertalot, 2010; Kulikovskiy et al., 2010; Генкал, Чекрыжева, 2011, 2013а, б, в; Генкал и др., 2013; Genkal, Lepskaya, 2013].

Результаты и обсуждение

Наши исследования выявили 173 таксона диатомовых водорослей из 56 родов (табл. 2). Ниже приводятся краткие диагнозы с иллюстрациями новых видов для флоры Карелии и России (*), включая 11 форм, определенных только до рода.

Amphipleura pellucida (Kützing) Kützing (рис. 2/1, 2). Створка длиной 200 мкм, шириной 10 мкм, штрихов 30 в 10 мкм.

Brachysira procera Lange-Bertalot et Moser (рис. 2/3). Створка длиной 51 мкм, шириной 7,2 мкм, штрихов 26 в 10 мкм.

Craticula ambigua (Ehrenberg) D. G. Mann (рис. 2/4). Створка длиной 91 мкм, шириной 20 мкм, штрихов 15 в 10 мкм.

**Cymbella lanceolata* var. *cornuta* (Ehrenberg) Grunow (рис. 2/5, 6). Створки длиной 132–311 мкм, шириной 27,3–44 мкм, штрихов 7–9 в 10 мкм. США, Ирландия, Канада, Новая Зеландия; предпочитает большие озера [Krammer, 2002].

Cymbella subcistula Krammer (рис. 2/7, 8). Створки длиной 57–80 мкм, шириной 20–23 мкм, штрихов 7 в 10 мкм.

Cymbopleura cf. *inaequalis* (Ehrenberg) Krammer (рис. 2/9). Створка длиной 88 мкм, шириной 35 мкм, штрихов 6 в 10 мкм.

**Cymbopleura incerta* (Grunow) Krammer (рис. 2/10). Створка длиной 60 мкм, шириной 11,4 мкм, штрихов 13 в 10 мкм. Широко распространенный в северной и альпийской областях вид [Krammer, 2003].

**Diploneis* species (рис. 2/11). Створка длиной 45,7 мкм, шириной 15,7 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Encyonema supergracile Krammer et Lange-Bertalot (рис. 2/12). Створка длиной 66,6 мкм, шириной 11 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

**Encyonopsis cesatii* var. *geitleri* Krammer (рис. 2/13). Створки длиной 50–57 мкм, шириной 7–7,8 мкм, штрихов 14–16 в 10 мкм. Швейцария [Krammer, 1997b].

**Encyonopsis kriegeri* (Krasske) Krammer (рис. 2/14). Створка длиной 73 мкм, шириной 12,2 мкм, штрихов 10 в 10 мкм. Финляндия; олиготрофные водоемы [Krammer, 1997b].

**Encyonopsis* cf. *rumrichae* Krammer (рис. 3/1, 2). Створки длиной 26,4–28,6 мкм, шириной 4,3–4,6 мкм, штрихов 19–20 в 10 мкм. Намибия, Израиль; олиготрофные водоемы [Krammer, 1997b].

**Encyonopsis spiculiformis* Krammer (рис. 3/3). Створка длиной 82 мкм, шириной 8,5 мкм, штрихов 18 в 10 мкм. Целебес [Krammer, 1997b].

*(?)*Eolimna* species (рис. 3/ 4). Створка длиной 8,6 мкм, шириной 4,5 мкм, штрихов 15 в 10 мкм.

Eucocconeis depressa (Cleve) Lange-Bertalot (рис. 3/5, 6). Створки длиной 32,2–34,4 мкм, шириной 12,2–14,4 мкм, штрихов 22–24 в 10 мкм.

**Eunotia biconstricta* (Grunow) Lange-Bertalot (рис. 3/7–9). Створки длиной 75,5–94 мкм, шириной 5,9–10 мкм, штрихов 7–10 в 10 мкм. Реки и озера Европы [Lange-Bertalot et al., 2011].

**Eunotia ruzickae* Bily et Marvan (рис. 3/10). Створка длиной 79 мкм, шириной 6,1 мкм, штрихов 11 в 10 мкм. Европа, Северная Америка; мезотрофно-эвтрофные водоемы [Lange-Bertalot et al., 2011].

**Eunotia* species (рис. 3/11). Створка длиной 71 мкм, шириной 6,6 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Таблица 2. Список видов исследованных водоемов

	Вид	Окунево	Куроярви	Поппали-ярви	Койвас	Кенто	Алаярви	Ср. Куйто	Косто-мукшское
1	*Achnanthidium daonense* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot, Mounier et Ector					+	+	+	
2	*A. helveticum* (Hustedt) Monnier, Lange-Bertalot et Ector	+	+				+		
3	*A. minutissimum* (Kützing) Czarnecki var. *minutissimum*	+	+	+			+		
4	*A. minutissimum* var. *scoticum* (Carter) Cremer						+		
5	*Achnanthidium subatomoides* (Hustedt) Lange-Bertalot	+						+	
6	*Amphipleura pellucida* (Kützing) Kützing					+			
7	*Asterionella formosa* Hassal						+		
8	*Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen	+	+	+	+	+	+	+	+
9	*A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen	+				+			
10	*A. islandica* (O. Müller) Simonsen	+		+		+	+	+	+
11	*A. lacustris* (Grunow) Krammer				+				
12	*A. perglabra* (Oestrup) Haworth					+	+		
13	*A. pfaffiana* (Reinsch) Krammer	+							
14	*A. subarctica* (O. Müller) Haworth emend. Genkal	+	+	+	+			+	+
15	*A. tenella* (Nygaard) Simonsen	+		+				+	
16	*A. valida* (Grunow) Krammer			+		+	+		
17	*Brachysira brebissonii* Ross			+		+			
18	*B. neoexilis* Lange-Bertalot	+	+	+		+	+	+	+
19	*B. procera* Lange-Bertalot et Moser					+			
20	*Caloneis amphisbaena* (Bory) Cleve	+							
21	*Cavinula cocconeisformis* (Gregory) Mann et Stickle					+			
22	*C. pseudoscutiformis* (Hustedt) Mann et Stickle						+		
23	*Cocconeis placentula* var. *euglypta* (Ehrenberg) Grunow	+			+	+			
24	*Craticula ambigua* (Ehrenberg) D.G.Mann	+							
25	*Ctenophora pulchella* (Ralfs ex Kützing) Williams et Round				+				
26	*Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round	+	+	+	+			+	
27	*Cyclotella meduanae* Germain	+							
28	*C. meneghiniana* Kützing	+						+	
29	*C. ocellata* Pantocsek emend. Genkal et Popovsksya			+					
30	*C. rossii* Håkansson	+						+	
	C. tripartita Håkansson			+	+	+		+	
31	*C. schumannii* (Grunow) Håkansson	+	+	+	+	+	+	+	
32	*Cymatopleura solea* (Brébisson) W. Smith	+							
33	*Cymbella cymbiformis* Agardh	+					+		
34	*C. lanceolata* var. *cornuta* (Ehrenberg) Grunow	+							
35	*C. subcistula* Krammer	+							

Продолжение табл. 2.

	Вид	Окунево	Куроярви	Поппали-ярви	Койвас	Кенто	Алаярви	Ср. Куйто	Косто-мукшское
36	*Cymbopleura* cf. *inaequalis* (Ehrenberg) Krammer	+							
37	*C. incerta* (Grunow) Krammer					+			
38	*C. subcuspidata* (Krammer) Krammer	+							
39	*Denticula kuetzingii* Grunow			+					
40	*D. tenuis* Kützing			+					+
41	*Diatoma tenuis* Agardh	+				+			
42	*Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt	+					+		
43	*Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve			+					
44	*D. marginestriata* Hustedt	+							
45	*D. smithii* (Brébisson) Cleve					+			
46	*D.* species						+		
47	*Discostella stelligera* (Cleve et Grunow) Houk et Klee	+	+	+	+	+	+	+	+
48	*Encyonema cespitosum* var. *maxima* Krammer	+			+				
49	*E. neogracile* Krammer					+			
50	*E. silesiacum* (Reisch) D.G. Mann	+		+					
51	*E.* cf. *simile* Krammer						+		
52	*E. supergracile* Krammer et Lange-Bertalot					+			
53	*Encyonopsis cesatii* (Rabenhorst) Krammer var. *cesatii*	+	+	+					+
54	*E. cesatii* var. *geitleri* Krammer		+	+					
55	*E. kriegeri* (Krasske) Krammer	+							
56	*E.* cf. *rumrichae Krammer*	+						+	
57	*E. spiculiformis* Krammer		+						
58	*Eolimna* species						+		
59	*Epithemia adnata* (Kützing) Brébisson	+							
60	*E. sorex* Kützing	+							
61	*Eucocconeis depressa* (Cleve) Lange-Bertalot				+		+		
62	*Eucocconeis flexella* (Kützing) Cleve					+			
63	*E. laevis* (Oestrup) Lange-Bertalot						+		
64	*Eunotia biconstricta* (Grunow) Lange-Bertalot	+		+			+		
65	*E. faba* Ehrenberg							+	
66	*E. incisa* Gregory						+		
67	*E. islandica* Oestruph			+					
68	*E. julma* Lange-Bertalot					+			
69	*E. minor* (Kützing) Grunow	+	+					+	
70	*E. pectinalis* (Kützing) Rabenhorst						+		
71	*E. ruzickae* Bily et Marvan	+							
72	*E.* species	+							
73	*E. serra* Ehrenberg					+			
74	*E. sudetica* O. Müller					+			
75	*E. tetraodon* Ehrenberg					+			
76	*Fragilaria crotonensis* Kitton			+					
77	*F. delicatissima (W.Smith) Lange-Bertalot*	+	+						
78	*F. mesolepta* Rabenhorst	+							
79	*F. vaucheriae* (Kützing) Petersen	+					+		

Продолжение табл. 2.

	Вид	Окунево	Куроярви	Поппали-ярви	Койвас	Кенто	Алаярви	Ср. Куйто	Косто-мукшское
80	*Fragilariforma quadtata* (Hustedt) Kharitonov		+						
81	*F. virescens* (Ralfs) Williams et Round				+	+	+		
82	*Frustulia quadrisinuata* Lange-Bertalot						+	+	
83	*F. saxonica* Rabenhorst	+	+			+	+		
84	*Gomphonema angustatum* (Kützing) Rabenhorst			+					
85	*G. brebissonii* Kützing	+							
86	*G. coronatum* Ehrenberg	+	+			+	+		
87	*G. minutum* f. *curtum* (Hustedt) Lange-Bertalot	+							
88	*G. olivaceum* (Hornemann) Brébisson var. olivaceum	+							
90	*G. olivaceum* var. *minutissimum* Hustedt						+		
91	*G. parvulum* (Kützing) Kützing	+				+			
90	*G.* species						+		
92	*G. trincatum* Ehrenberg	+			+	+			
93	*Gyrosigma spencerii* (Queke) Griffith et Heufrey			+	+		+		
94	*Handmania bodanica* (Eulenstein) Kociolek et Khursevich						+	+	
95	*H. comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich	+		+	+	+	+	+	+
96	*Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick					+			+
97	*Kobayasiella subtilissima* (Cleve) Lange-Bertalot					+			
98	*Melosira varians* Agardh	+	+			+			
99	*Meridion circulare* (Greville) Agardch				+				
100	*Navicula angusta* Grunow					+			
101	*N. capitatoradiata* Germain				+		+		
102	*N. cryptocephala* Kützing	+							
103	*N. gregaria* Donkin	+							
104	*N. lestikowii* Lange-Bertalot	+							
105	*N.* cf. *libonensis* Schumann	+							
106	*N.* cf. *paracari* Lange-Bertalot	+							
107	*N. platystoma* Ehrenberg	+							
108	*N. pseudolanceolata* Lange-Bertalot	+							
109	*N. radiosa* Kützing	+	+			+	+		
110	*N. recens* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot				+				
111	*N. rhynchocephala* Kützing	+							
112	*N.* species 1	+		+					
113	*N.* species 2			+					
114	*N.* species 3						+		
115	*N. viridula* (Kützing) Ehrenberg					+			
116	*N. wildii* Lange-Bertalot	+							
117	*Neidium ampliatum* (Ehrenberg) Krammer								+
118	*N. bisulcatum* (Lagerstedt) Cleve							+	

Продолжение табл. 2.

	Вид	Окунево	Куроярви	Поппали-ярви	Койвас	Кенто	Алаярви	Ср. Куйто	Косто-мукшское
119	*N. hitchcockii* (Ehrenberg) Cleve					+			
120	*N. longiceps* (Gregory) Cleve					+			
121	*N. productum* (W. Smith) Cleve					+			
122	*Nitzshia angustata* (W. Smith) Grunow	+				+			
123	*N. dissipata* (Kützing) Grunow	+							
124	*N. flexa* Schumann			+					
125	*N. hantzschiana* Rabenhorst	+							
126	*N. linearis* (Agardh) W. Smith var. *linearis*	+							
127	*N. linearis* var. *tenui* (W. Smith) Grunow			+					
128	*N. nana* Grunow	+							
129	*N. recta* Hantzsh	+							
130	*N. sinuata* var. *tabellaria* (Grunow) Grunow	+		+					
131	*N.* cf. *solita* Hustedt					+			
132	*N.* species	+							
133	*Nupela impexa* Lange-Bertalot							+	
134	*Opephora olsenii* Möller				+				
135	*Pinnularia biceps* Gregory		+						
136	*P.* cf. *castraregina* Krammer					+			
137	*P. cleveiformis* Krammer						+		
138	*P. eifelana* (Krammer) Krammer						+		
139	*P. macilenta* Ehrenberg					+			
140	*P.* cf. *notabilis* Krammer						+		
141	*P. permicrostauron* Krammer et Metzeltin					+			
142	*P. persudetica* Krammer					+	+		
143	*P. septentrionalis* Krammer	+				+			
144	*P.* species 1				+				
145	*P.* species 2					+			
146	*P. subrhombica* Krammer							+	
147	*P. vaetterana* Krammer				+	+			
148	*Psammothidium didymium* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round	+						+	
149	*P. levanderi* (Hustedt) Czarnecki						+		
150	*P. ventralis* (Krasske) Bukhtiyarova et Round			+			+		
151	*Pseudostaurosira binodis* (Ehrenberg) Edlund						+		
152	*Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bertalot	+			+				
153	*Rhopalodia gibba* (Ehrenberg) O. Müller	+							
154	*R. rupestris* (W. Smith) Krammer					+			
155	*Rossithidium* cf. *nodosum* (A.Cleve) A.Cleve						+		
156	*R. pusillum* (Grunow) Round et Bukhtiyarova						+		
157	*Sellaphora pupula* (Kützing) Mereschkowsky				+	+			
158	*S. rectangularis* (Gregory) Lange-Bertalot et Metzeltin	+							

Окончание табл. 2.

	Вид	Окунево	Куроярви	Поппали-ярви	Койвас	Кенто	Алаярви	Ср. Куйто	Косто-мукшское
159	*S. stauroneioides* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot, Kulikovskiy et Witkowski						+		
160	*Stauroneis anceps* Ehrenberg					+			
161	*S. phoenicenteron* (Nitzsch) Ehrenberg					+			
162	*Staurosirella pinnata* (Ehrenberg) Williams et Round				+				
163	*Stenopterobia curvala* (W. Smith) Krammer					+			
164	*Stephanodiscus* cf. *neoastraea* Håkansson et Hickel emend. Casper, Scheffler et Augsten	+	+		+	+			
165	*S. oregonicus* (Ehrenberg) Håkansson			+					
166	*S.* species							+	
167	*S. triporus* Genkal et Kuzmin	+							
168	*Surirella angusta* Kützing						+		
169	*S. didyma* Kützing	+							
170	*S. linearis* W. Smith							+	
171	*Tabelaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing	+	+	+	+	+	+	+	+
172	*T. flocculosa* (Roth) Kützing	+							
173	*Ulnaria acus* (Kützing) Aboal	+							

Frustulia quadrisinuata Lange-Bertalot (рис. 3/12). Створки длиной 79,4–85 мкм, шириной 16–17,6 мкм.

Gomphonema brebissonii Kützing (рис. 3/13). Створка длиной 38,6 мкм, шириной 8,6 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

**Gomphonema minutum* f. *curtum* (Hustedt) Lange-Bertalot (рис. 3/14). Створки длиной 11,8–32,2 мкм, шириной 4,5–5,5 мкм, штрихов 10–13 в 10 мкм.

Gomphonema minutum (Agardh) Agardh var. minutum (рис. 4/1). Створки длиной 22–27 мкм, шириной 4,6–5 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

**Gomphonema* species (рис. 4/2). Створка длиной 30 мкм, шириной 8,8 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Navicula cf. *libonensis* Schoemann (рис. 4/3, 4). Створки длиной 44,3–51,4 мкм, шириной 8,6–10 мкм, штрихов 9–13 в 10 мкм.

**Navicula* cf. *paracari* Lange-Bertalot (рис. 4/5). Створка длиной 17 мкм, шириной 8,6 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Navicula recens (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (рис. 4/6). Створка длиной 36,6 мкм, шириной 10 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

**Navicula* species 1 (рис. 4/7, 8). Створки длиной 38,9–44,4 мкм, шириной 8,9–11 мкм, штрихов 14–15 в 10 мкм.

**Navicula* species 2 (рис. 4/9). Створка длиной 47 мкм, шириной 5,7 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

**Navicula* species 3 (рис. 4/10). Створка длиной 14 мкм, шириной 3,4 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

Neidium longiceps (Gregory) Cleve (рис. 4/11). Створка длиной 45,7 мкм, шириной 8,6 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Nitzschia nana Grunow (рис. 4/12). Створка длиной 68,9 мкм, шириной 5,5 мкм, фибул 7 в 10 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Nitzschia sinnata var. tabellaria (Grunow) Grunow (рис. 4/13, 14). Створки длиной 27,8–30 мкм, шириной 9,3–10 мкм, фибул 5 в 10 мкм, штрихов 16–18 в 10 мкм.

Nitzschia cf. solita Hustedt (рис. 4/15). Створка длиной 35,5 мкм, шириной 4,4 мкм, фибул 10 в 10 мкм, штрихов 26 в 10 мкм.

Nitzschia species (рис. 4/16). Створка длиной 33 мкм, шириной 5,7 мкм, фибул 7 в 10 мкм, штрихов 26 в 10 мкм.

**Pinnularia* cf. *castearegina* Krammer (рис. 5/1, 2). Створки длиной 37,8–43,3 мкм, шириной 8,9–10 мкм, штрихов 10 в 10 мкм. Германия, Швеция [Krammer, 2000].

**Pinnularia cleveiformis* Krammer (рис. 5/3). Створка длиной 136 мкм, шириной 25 мкм, штрихов 8 в 10 мкм. Финляндия, Германия, Швеция; олиготрофно-мезотрофные водоемы [Krammer, 1997b].

Pinnularia eifelana (Krammer) Krammer (рис. 5/4). Створка длиной 42,8 мкм, шириной 8,6 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

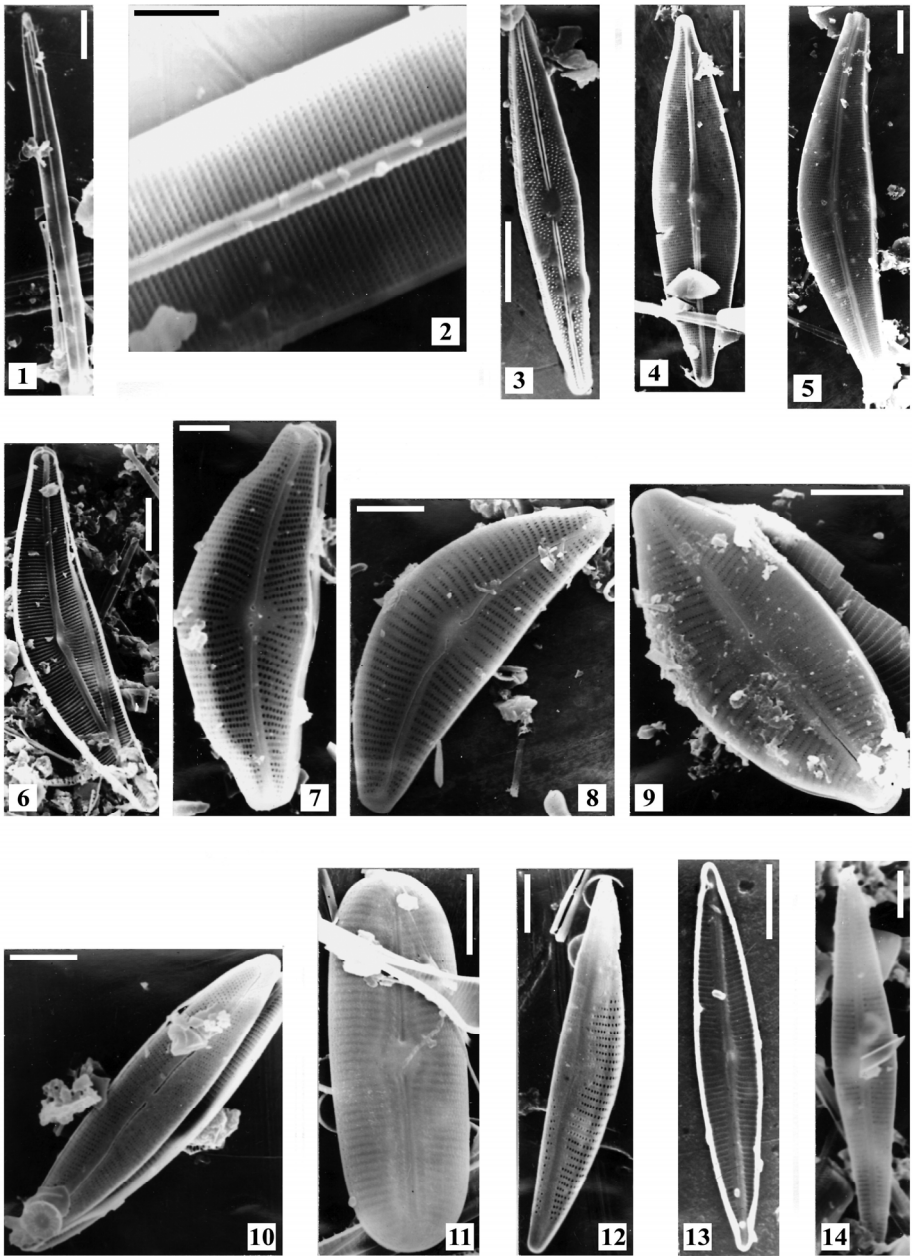


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1, 2 – *Ampipleura pellucida*; 3 – *Brachysira procera*; 4 – *Craticula ambigua*; 5, 6 – *Cymbella lanceolata* var. *cornuta*; 7, 8 – *C. subcistula*; 9 – *Cymbopleura* cf. *inaequalis*; 10 – *C. incerta*; 11 – *Diploneis* species; 12 – *Encyonema supergracile*; 13 – *Encyonopsis cesatii* var. *geitleri*; 14 – *E. Kriegeri*:

1, 2, 4, 6, 13 – внутренняя поверхность створок; 3, 5, 7–12, 14 – наружная поверхность. Масштаб: 1, 4–6, 9 – 20 мкм; 2 – 5 мкм; 3, 7, 8, 10–14 – 10 мкм

**Pinnularia* cf. *notabilis* Krammer (рис. 5/5). Створка длиной 71 мкм, шириной 17,7 мкм, штрихов 7 в 10 мкм. Финляндия [Krammer, 1997b].

Pinnularia permicrostauron Krammer et Metzeltin (рис. 5/6). Створка длиной 68,8 мкм, шириной 13,3 мкм, штрихов 9 в 10 мкм.

Pinnularia species 1 (рис. 5/7). Створка длиной 91 мкм, шириной 13,2 мкм, штрихов 10 в 10 мкм.

Pinnularia species 2 (рис. 5/8). Створка длиной 75,5 мкм, шириной 11 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.

**Pinnularia subrhombica* Krammer (рис. 5/9). Створка длиной 78 мкм, шириной 14,4 мкм, штрихов 8 в 10 мкм. Германия [Krammer, 1997b].

**Pinnularia vaetterana* Krammer (рис. 5/10). Створки длиной 54,3–60 мкм, шириной 11,4–12 мкм, штрихов 12–14 в 10 мкм. Швеция [Krammer, 1997b].

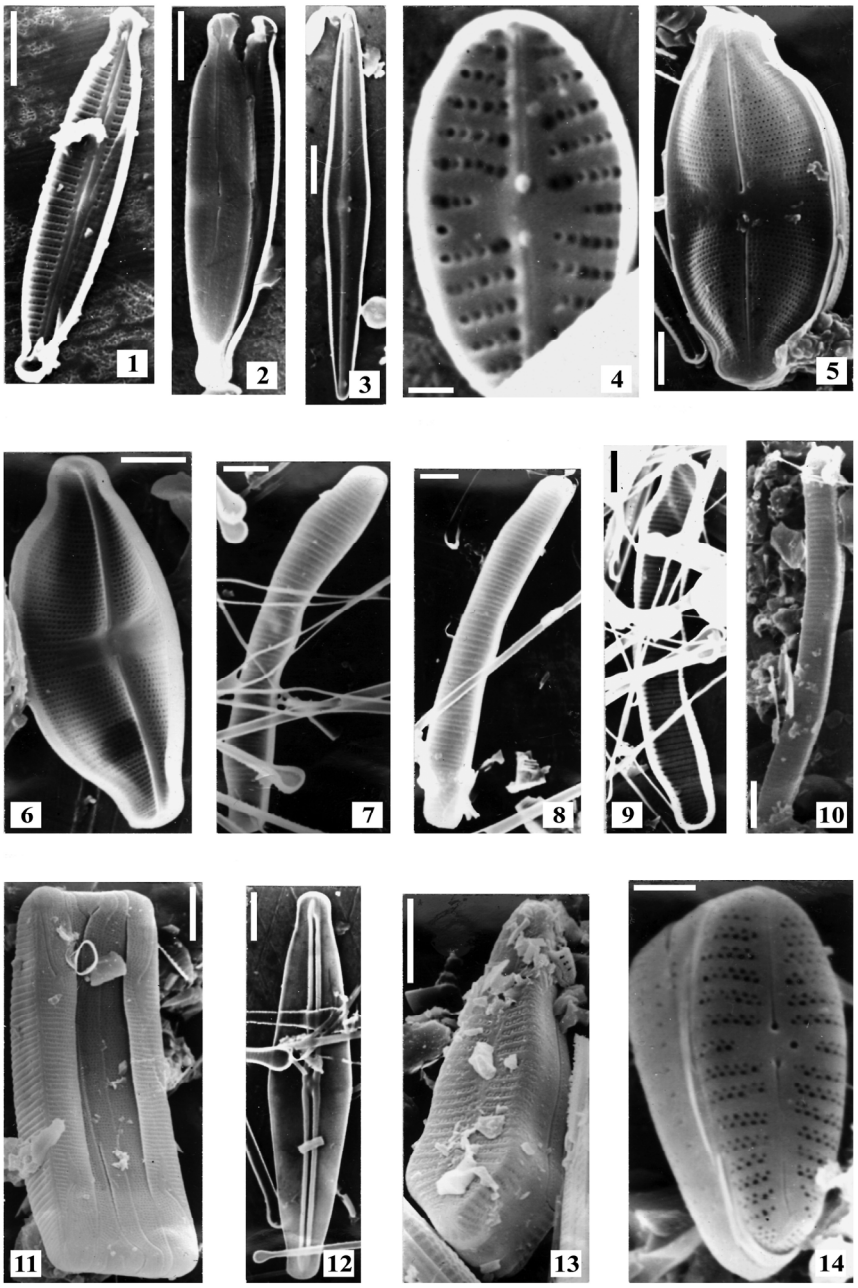


Рис. 3. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1, 2 – *Encyonopsis* cf. *ramrichae*; 3 – *E. spiculiformis*; 4 – (?) *Eolimna* species; 5, 6 – *Eucconeis depressa*; 7–9 – *Eunotia biconstricta*; 10 – *E. ruzickae*; 11 – *E.* species; 12 – *Frustulia quadrisinuata*; 13 – *Gomphonema brebissonii*; 14 – *G. minutum* f. *curtum*:

1, 3, 4, 6, 9, 12 – внутренняя поверхность створок; 2, 5, 7, 8, 10, 11, 13, 14 – наружная поверхность. Масштаб: 1, 2, 5, 6 – 5 мкм; 3, 7–13 – 10 мкм; 4 – 1 мкм; 14 – 2 мкм

**Rhopalodia rupestris* (W. Smith) Krammer (рис. 5/11). Створка длиной 45,7 мкм, шириной 8,6 мкм. Европа [Krammer, Lange-Bertalot, 1988].

Sellaphora stauroneioides (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot, Kulikowskiy et Witkowski (рис. 5/12). Створка длиной 20 мкм, шириной 5 мкм, штрихов 32 в 10 мкм.

**Stephanodiscus* species (рис. 5/13). Створка диаметром 23,3 мкм, штрихов 8 в 10 мкм.

По литературным данным, в озерах системы р. Кенти выявлено 66 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей: Окунево – 21, Куроярви – 25, Поппалиярви – 22, Койвас – 29, Кенто – 34, Алаярви – 10, Ср. Куйто – 19, Костомукшское (хвостохранилище) – 5 (см. табл. 2). Наибольшее распространение в озерах имеют *Asterionella formosa, Aulacoseira distans, Cyclotella bodanica, Nitzchia acicularis, Tabellaria*

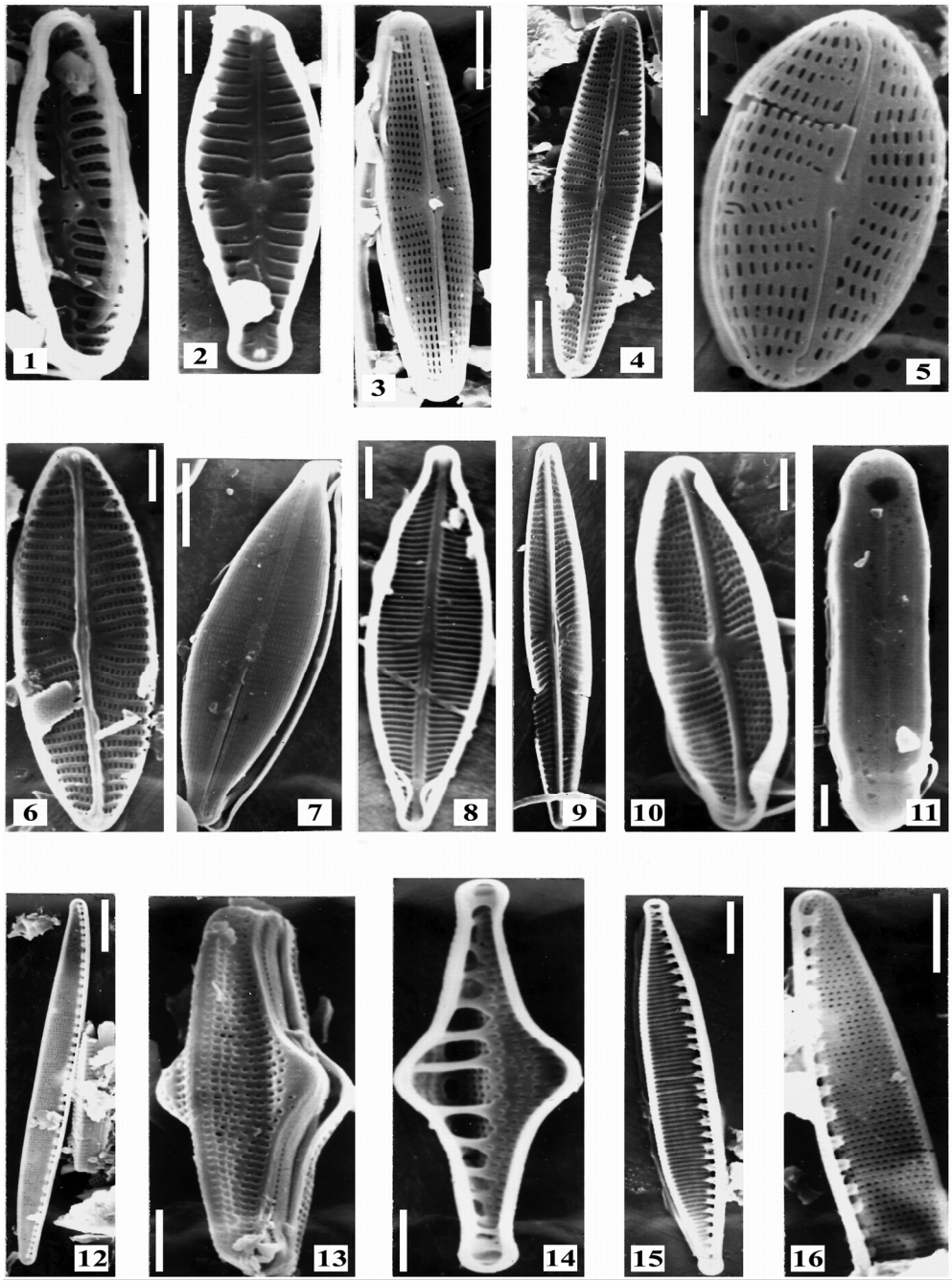


Рис. 4. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1 – *Gomphonema minutum*; 2 – *G.* species; 3, 4 – *Navicula* cf. *libonensis*; 5 – *N.* cf. *paracari*; 6 – *N. recens*; 7, 8 – (?) *N.* species 1; 9 – *N.* species 2; 10 – *N.* species 3; 11 – *Neidium longiceps*; 12 – *Nitzschia nana*; 13, 14 – *N. sinuata* var. *tabellaria*; 15 – *N.* cf. *solita*; 16 – *N.* species:

1, 2, 4, 6, 8–10, 12, 14–16 – внутренняя поверхность створок; 3, 5, 7, 11, 13 – наружная поверхность. Масштаб: 1, 2, 5, 6, 8, 9, 11, 13–16 – 5 мкм; 3, 4, 7, 12 – 10 мкм; 10 – 2 мкм

fenestrata. По данным электронно-микроскопических исследований, в исследованных водоемах обнаружено значительно большее число представителей Bacillariophyta – 173, относящихся к 56 родам (см. табл. 2). Наиболее насыщенными в таксономическом плане оказались роды *Aulacoseira* и *Gomphonema* (по 9), *Nitzschia* (11), *Eunotia* (12), *Pinnularia* (13) и *Navicula* s. str. (17). Наибольшее видовое разнообразие отмечено в озерах Кенти (57) и Окунево (81), минимальное – в Костомукшском (11) (см. табл. 2). Наибольшая частота встречаемости характерна для сходного набора видов: *Asterionella formosa*, *Aulacoseira ambigua*, *A. islandica*, *A. subartica*,

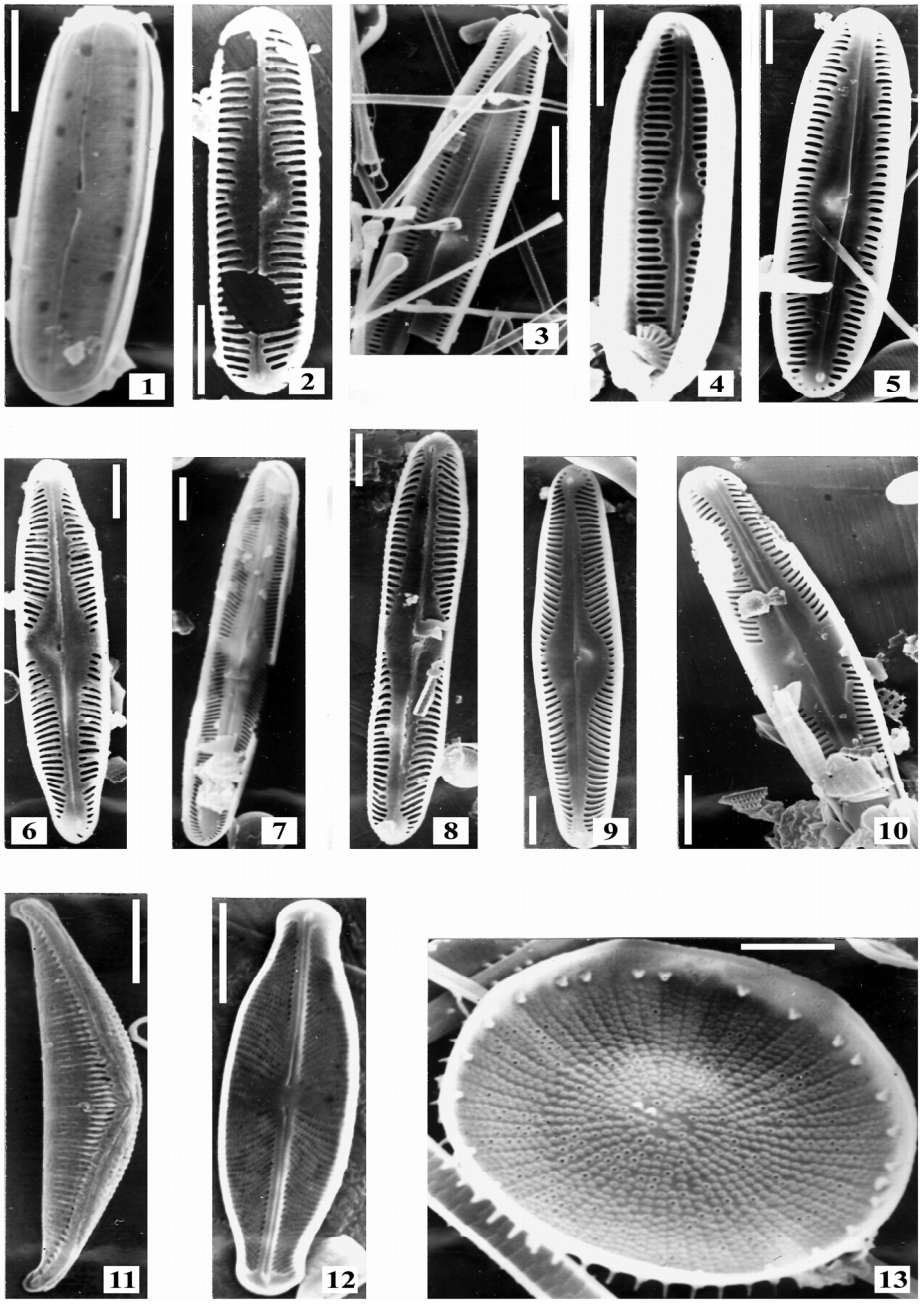


Рис. 5. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): 1, 2 – *Pinnularia* cf. *castraregina*; 3 – *P. cleveiformis*; 4 – *P. eifelana*; 5 – *P.* cf. *notabilis*; 6 – *P. permicrostauron*; 7 – *P.* species 1; 8 – *P.* species 2; 9 – *P. subrhombica*; 10 – *P. vaetterana*; 11 – *Rhopalodia rupestris*; 12 – *Sellaphora stauroneioides*; 13 – *Stephanodiscus* species:

1, 11 – наружная поверхность створок; 2–10, 12, 13 – внутренняя поверхность. Масштаб: 1, 2, 4–11 – 10 мкм; 3, 4 – 20 мкм; 12, 13 – 5 мкм

Cyclotella schumannii, *Discostella stelligera*, *Handmania comta* (= *Cyclotella comta)*, *Tabellaria flocculosa.* При этом следует отметить, что, вероятней всего, низкопанцирный вид *Aulacoseira subarctica* ошибочно отнесли к *A. distans* [Генкал, 1995]. Сходный набор общих видов встречается и в других озерах Карелии [Генкал, Чекрыжева, 2013а, б, в].

Заключение

В восьми исследованных озерах системы р. Кенти выявлено 173 вида и разновидности диатомовых водорослей, из которых 46 являются новыми для флоры Карелии, включая 16 таксонов, новых для флоры России (*Cymbella lanceolata* var. *cornuta*, *Cymbopleura incerta,*

Encyonopsis cesatii var. *geitleri, E. kriegeri, E.* cf. *rumrichae, E. spiculiformis, Eunotia biconstricta*, *E. ruzickaei*, *Gomphonema minutum* f. *curtum, Navicula* cf. *paracari*, *Pinnularia* cf. *castearegina, P. cleveiformis, P.* cf. *notabilis, P. subrhombica, P. vaetterana, Rhopalodia rupestris),* и 11 – определенных только до рода. Значительно расширен таксономический спектр для изученных водоемов – с 66 до 173. Максимальное видовое разнообразие отмечено в озере Окунево, минимальное – в озере Костомукшском. Наибольшее распространение в исследованных озерах имеют представители класса Centrophyceae из родов *Aulacoseira, Cyclotella, Discostella* и *Handmania*, а также пеннатные водоросли *Asterionella formosa* и *Tabellaria flocculosa*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 12-04-00078).

Литература

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. 1975. С. 87–90.

Басов М. И. Гидрохимическая характеристика оз. Паанаярви // Труды Карельского НЦ РАН. Серия Б. Биология. Вып. 3. Природа национального парка Паанаярви. Петрозаводск, 2003. С. 102–103.

Вислянская И. Г. Фитопланктон // Состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1998–2006 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2007. С. 112–115.

Генкал С. И. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacosira* Thw. // Тез. докл. Четвертой Всерос. конф. по водным растениям. Борок, 1995. С. 86–87.

Генкал С. И. Новые данные по морфологии, таксономии, экологии и распространению Stephanodiscus agassizensis Håkansson et Hickel (Bacillariophyta) // Биология внутренних вод. 2009. № 2. С. 10–23.

Генкал С. И. К морфологии, экологии и распространению Cyclotella vorticosa (Bacillariophyta) // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 243–251.

Генкал С. И. Морфологическая изменчивость, таксономия и экология видов комплекса *Handmannia comta, H. radiosa (Bacillariophyta) //* Альгология. 2013. Т. 23, № 4 С. 363–381.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А., Щур Л. А. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск: Рыбинский дом печати. 2011. 72 с.

Генкал С. И., Вехов Н. В. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики; архипелаг Новая Земля и остров Вайгач. М.: Наука. 2007. 64 с.

Генкал С. И., Иешко Т. А. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. Кончезеро. I. Centrophyceae // Альгология. 1998а. Т. 8, № 1. С. 11–13.

Генкал С. И., Иешко Т. А. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. Кончезеро. II. Pennatophyceae // Альгология. 1998б. Т. 8, № 4. С. 394–399.

Генкал С. И., Иешко Т. А., Чекрыжева Т. А. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии. Петрозеро. I. Centrophyceae // Альгология. 1997а. Т. 7, № 3. С. 297–300.

Генкал С. И., Иешко Т. А., Чекрыжева Т. А. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии. Петрозеро. II. Pennatophyceae // Альгология. 1997б. Т. 7. № 4. С. 396–399.

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии (Россия). Бассейн р. Лижмы // Альгология. 2000. Т. 10, № 1. С. 63–66.

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. IV. Реки Карельского побережья Белого моря // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 3. С. 393–398.

Генкал С. И., Лепская Е. В. Материалы к флоре центрических диатомовых водорослей оз. Нерпичье (эстуарий р. Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2013. Вып. 3. Петропавловск-Камчатский. С. 62–73.

Генкал С. И., Поповская Г. И., Осипов Э. Ю., Онищук Н. А., Лихошвай Е. В. Bacillariophyta высокогорных водоемов Баргузинского хребта // Биология внутренних вод. 2013. № 2. С. 4–8.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Интересные и новые для России представители рода *Aulacosira* (Bacillariophyta) // Бот. журн. 2002. Т. 86, № 6. С. 117–122.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск: Рыбинский дом печати. 2009. 72 с.

Генкал С. И., Чекрыжева Т. А. Центрические диатомовые водоросли (Bacillariophyta, Centrophyceae) водоемов Карелии // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 5–16.

Генкал С. И., Чекрыжева Т. А. Новые данные к флоре *Bacillariophyta* озер бассейна реки Кеми (Республика Карелия) // Бот. журн. 2013а. Т. 98, № 6. С. 690–698.

Генкал С. И., Чекрыжева Т. А. К флоре *Bacillariophyta* озер ландшафтных заказников «Толвоярви» и «Койтаойки» (Карелия) // Бот. журн. 2013б. Т. 98, № 7. С. 858–867.

Генкал С. И., Чекрыжева Т. А. К флоре Bacillariophyta водоемов национального парка «Паанаярви», Карелия // Бот. журн. 2013в. Т. 98, № 8. С. 974–984.

Давыдова Н. Н., Моисеева А. И. Aulacosira Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II, вып. 2. СПб.: Наука. 1992. 125 с.

Каталог озер и рек Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2001. 289 с.

Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2006. 81 с.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль. 2000. С. 5–113.

Лозовик П. А., Маркканен С.-Л., Морозов А. К. и др. Поверхностные воды Калевальского района и территории Костомукши в условиях антропогенного воздействия // Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2001. 168 с.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар. 2004. 160 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Наука. 1951. Вып. 4. 619 с.

Пальшин Н. И., Сало Ю. А., Кухарев В. И. и др. Влияние Костомукшского ГОКа на систему р. Кенти. Гидрологические и гидрохимические аспекты // Использование и охрана водных ресурсов бассейна Белого моря (в границах Карелии). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 1994. С. 140–161.

Харитонов В. Г., Генкал С. И. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын и его окрестностей (Чукотка). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2012. 402 с.

Чекрыжева Т. А. Фитопланктон озер системы р. Кенти // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы р. Кенти. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. С. 68–79.

Buczkó K., Wojtal A. Z., Jahn R. Kobayasiella species of the Carpathian region: morphology, taxonomy and description of *K. tintinnus* spec. nov. // Diatom Research. 2009. Vol. 24, N 1. P. 1–21.

Burliga A. L., *Kociolek J. P. Kobayasiella* species from Carajás national forest, Amazonia, Brazil // Diatom Research. 2010. Vol. 25(2). P. 235–250.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Sweden und Finland // Kongl. Sv. Vet. Acad. Handl. Ser. 4. 1951. Bd. 2/1. 163 s. // 1952. Bd. 3/3. 153 s. // 1953. Bd. 4/1. 158 s. // 1954. Bd. 4/5. 225 s. // 1955. Bd. 5/4. 232 s.

Genkal S. I., *Lepskaya E. V.* The new species of genus *Stephanodiscus* from volcanic lakes of Kamchatka (Russia) // Diatom Research. 2013. Vol. 28, N 4. P. 365–372.

Houk V., Klee R., Tanaka H. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions Part III. *Stephanodiscaceae* A. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella.* Fottea. 2010. Vol. 10. P. 1–498.

Kobayasi, H., Nagumo T. Examination of the type materials of *Navicula subtilissima* Cleve (Bacillariophyceae) // Botanical Magazine Tokyo, 1988. Vol. 101. P. 239–253.

Krammer K. Diatoms of Europe. Vol. 1. *Pinnularia.* 2000. 703 p.

Krammer K. Diatoms of Europe. Vol. 3. *Cymbella*, 2002. 584 p.

Krammer K. Diatoms of Europe. Vol. 4. *Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocymbella*. 2003. 530 p.

Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. *Allgeneines* und *Encyonema* part // Bibliotheca Diatomologica 36. 1997a. P. 1–382.

Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part, *Encyonopsis* und *Cymbellopsis* // Bibliotheca Diatomologica. 37. 1997b. P. 1–469.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil. 1. *Naviculaceae* // Die Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, 1986. Bd 2/1. S. 1–876; Teil. 2. *Epithemiaceae*, *Bacillariaceae*, *Surirellaceae* // 1988, Bd. 2/2. S. 1–536; Teil. 3. *Centrales*, *Fragillariaceae*, *Eunotiaceae* // 1991a. Bd 2/3. S. 1–576; Teil 4. *Achnanthaceae*, Kritische Erganzungen zu *Navicula* (*Lineolatae*) und *Gomphonema*. 1991b. Bd 2/4. S. 1–437.

Kulikovskiy M. S., Lange-Bertalot H. Morphology and distribution of *Naviculadicta witkowskii* Lange-Bertalot et Metzeltin and its transfer to the genus *Chamaepinnularia* Lange-Bertalot et Krammer // Diatom Research. 2010. Vol. 25, N 1. P. 67–76.

Kulikovskiy M. S., Lange-Bertalot H., Witkowski A. Diatom flora of Polistovo-Lowatski sphagnum tract (European Russia). *Eolimna chistakovae* sp. nov. and further transfers to the genus *Eolimna* Lange-Bertalot et Schiller // Diatom Research. 2010. Vol. 25, N 1. P. 77–85.

Kulikovskiy M. S., Lange-Bertalot H., Witkowski A., Dorofeuk N. I., Genkal S. I. Diatom assamblages from Sphagnum bogs of the world. I. Nur bog in northern Mongolia. Iconographia Diatomologica. 2012. Vol. 23. P. 7–608.

Lange-Bertalot H. Diatoms of Europe. 2001. Vol. 2, *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato *Frustulia*. 526 p.

Lange-Bertalot H. Kobayasiella nov. nom. ein neuer Gattungsname für *Kobayasia* Lange-Bertalot // Iconographia Diatomologica. 1999. P. 266–269.

Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A. Diatoms of Europe. Vol. 6. *Eunotia* and some related genera. 2011. 747 p.

Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatoms of Siberia. I. // Iconographia Diatomologia. 1999. Vol. 6. P. 7–272.

Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Indicator of Oligotrophy, 800 taxa representative of theree ecologically distinct lake types Carbon buffered – Oligodystrophic-weekly buffered soft water // Iconographia Diatomologica. 1996. P. 1–390.

Lange-Bertalot H., Moser G. Brachysira-Monographie der Gattung. Wichtige Indicator-Species für das Gewässer-Monitoring und *Naviculadicta* nov. gen. Ein Lösungsvorschlag zu dem Problem *Navicula* sensu lato onhe *Navicula* sensu stricto // Bibliotheca Diatomologica. Berlin; Stuttgart, 1994. Bd. 29. 212 s.

Levkov Z. Diatoms of Europe. Vol. 5, *Amphora* sensu lato. 2009. 916 p.

Natural complexes, flora and fauna of the proposed Kalevala National Park. (Ed. A. N. Gromtsev). Finnish Environment Institute Karelian Research Centre. Helsinki. 2002. P. 14–16.

Okuno H. The fine structure of the frustules of the *Bacillariophyta* // Advance of Phycology in Japan. Junk. The Hague. 1975. P. 97–113.

Pavlov A., *Nakov T.*, *Levkov Z.*, *Furey P.*, *Lowe R.*, *Ector L. Luticola grupcei* (Bacillariophyceae) – a new freshwater diatom from Mountain Baba (Macedonia) and Great Smoky Mountains National Park (U.S.A): comparison with the type material of *L. goeppertiana* (Bleisch) D.G. Mann // Nova Hedwigia. 2009. Vol. 89, N 1–2. P. 147–164.

Reichardt E. Zur Revision der Gattung *Gomphonema* // Iconographia Diatomologica. 1999. Vol. 8. S. 1–203.

Van de Vijver B., Beyens L., Lange-Bertalot H. The genus *Stauroneis* in Arctic and (Sub)Antarctic Regions // Bibliotheca Diatomologica. 2004. Bd. 51. 317 p.

Werum M., Lange-Bertalot H. Diatoms in springs from Central Europe and elsewhere under the influence of hydrogeology and anthropogenic impacts // Iconographia Diatomologica. 2004. Vol. 13. P. 3–417.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Генкал Сергей Иванович
главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742
эл. почта: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24110

Чекрыжева Татьяна Александровна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185003
эл. почта: tchekryzheva@mail.ru
тел.: (8142) 576520

Genkal, Sergey
Papanin Institute of Inland Waters Biology,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok Vil., Nekouzskiy District, Yaroslavl Region
e-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24110

Chekryzheva, Tatyana
Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 A. Nevsky St., 185003
Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: tchekryzheva@mail.ru
tel.: (8142) 576520

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 66–76

УДК 582.232 (481-922.1)

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ ЗОНАЛЬНЫХ И ГОРНЫХ ТУНДР МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Д. А. Давыдов

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН

На территории зональных и горных тундр Мурманской области было обнаружено 163 вида цианопрокариот, которые объединяются в 56 родов, 19 семейств, относящихся к 4 порядкам. Число видов, выявленных в тундре, составляет 51 % от общего числа видов Мурманской области. Зональная тундра насчитывает 116 видов, горные тундровые экосистемы – 74 вида. Общих для зональных и горных тундр видов насчитывается 27. Выявлены закономерности распределения цианопрокариот в биотопах тундровых экосистем.

Ключевые слова: *Cyanoprokaryota*, *Cyanophyta*, *Cyanobacteria*, флора, тундра, экология, Мурманская область.

D. A. Davydov. CYANOPROKARYOTES OF ZONAL AND ALPINE TUNDRAS OF THE MURMANSK REGION

Zonal and alpine tundras of the Murmansk Region are known to harbour 163 species of cyanoprokaryotes, belonging to 56 genera, 19 families of four orders. The number of species found in tundra is 51 % of the total number of species in the Murmansk Region. Zonal tundra holds 116 species, alpine tundra ecosystems – 74 species. Zonal and alpine tundras have 27 species in common. Patterns were identified in the distribution of cyanoprokaryotes across the habitats of tundra ecosystems.

Key words: *Cyanoprokaryota*, *Cyanophyta*, *Cyanobacteria*, flora, tundra, ecology, Murmansk Region.

Введение

Цианопрокариоты (*Cyanoprokaryota*, *Cyanophyta*) относятся к важнейшим автотрофным организмам тундровой биоты. Особое их положение связано со способностью к азотфиксации, определяющей важную роль *Cyanoprokaryota* в создании органического вещества. Целью настоящей работы было выявить видовой состав цианопрокариот зональных и горных тундр Мурманской области, проанализировать экологические и географические особенности изученной флоры, определить ее специфические черты.

Изучение цианопрокариот зональных и горных тундр Мурманской области началось в конце XIX века. F. Elfving в 1895 г. публикует работу, в которой приводит результаты своих исследований коллекций A. O. Kihlman, N. I. Fellman, V. T. Brotherus, E. Nylander [Elfving, 1895]. Их сборы относятся преимущественно к баренцевоморскому побережью, Хибинам и Ловозерским горам. Автор приводит 15 видов нитчатых цианопрокариот. K. M. Levander [1901] публикует свои находки с о. Еретик в Ура-губе. Один из основателей российской школы, изучающей синезеленые водоросли, А. А. Еленкин [1906] по

результатам полевых изысканий 1905–1906 года в районе современного г. Полярный приводит *Stigonema informe.* В Печенгском районе области ряд видов обнаружены C. Cedercreutz [1929, 1931]. Е. К. Косинской [1934] изучены районы реки Пурнач и о. Данилов в юго-восточной части полуострова, из которых приводится 5 видов. Ю. Д. Цинзерлинг и Е. К. Косинская [1935] в ходе работы Естественно-географического отряда Кольской экспедиции АН 1928 года обследовали северо-восточную часть полуострова и выявили 17 видов цианопрокариот. Большая часть из них обитала в небольших пресных озерах и реках, но указываются и амфибиальные виды (*Anabaena cylindrica*, *Trichormus catenula*, *Chroococcus turgidus*, *Cylindrospermum minutissimum*, *Merismopedia glauca*, *M. elegans*, *M. tenuissima*, *Stigonema mamillosum*), найденные в лужах и болотах. Н. Н. Воронихин [1936] публикует статью о водорослях Хибин с указанием 10 видов цианопрокариот. В 1975 г. В. Н. Никулина приводит для двух озер (Зеленецкое и Акулькино) баренцевоморского побережья сведения о 31 виде цианопрокариот – обитателей планктона и частично бентоса [Никулина, 1975]. С. Ф. Комулайнен [1996] исследовал перифитон рек Печенга, Западная Лица, Ура, Кола, Йоканьга, в которых обнаружил значительное число видов цианопрокариот. В водоемах с переменной соленостью на Мурманском побережье Баренцева моря 22 вида обнаружено А. А. Улановой [2003]. Собственные и литературные данные по цианопрокариотам Восточного Мурмана обобщены Р. Н. Беляковой [2005].

Всего для территории зональных и горных тундр Мурманской области до начала наших исследований было известно 78 видов цианопрокариот.

Материалы и методы

В работе применялся традиционный маршрутный метод сбора образцов. Пробы отбирались в 2008–2010 гг. с июня по сентябрь в наземных и водных местообитаниях. Отбор проводился стандартными способами, описанными ранее [Давыдов, 2010б]. При сборе материала мы старались охватить все возможные типы растительных сообществ и местообитаний. В зональной тундре выделяются следующие типы местообитаний: 1) водные и околоводные, 2) типично тундровые сообщества, 3) болота, 4) скалы, 5) каменистые осыпи и россыпи, 6) приморские, 7) редколесья, 8) антропогенные. В горной тундре выделены аналогичные типы местообитаний за исключением приморских. По среде обитания выделены следующие типы: 1) планктон, 2) перифитон, 3) аэрофитон. По субстратам выделены: 1) древесина, 2) камень, 3) растительные остатки, 4) кора, 5) почва, 6) мохообразные, 7) животные остатки, 8) мелкозем.

Образцы водорослевых обрастаний отбирались по возможности вместе с субстратом, помещались в бумажные пакеты из крафта и высушивались для дальнейшего хранения, если непосредственное определение было невозможно.

Обследованные районы: Айновы острова, Хибины, Сальные тундры, Монче-тундра, Нявка-тундра, Чуна-тундра. Собрано и определено около 700 образцов цианопрокариот.

Для определения использованы «Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2» [Голлербах и др., 1953], определители J. Komárek, K. Anagnostidis [1998, 2005], L. Greitler [1932]. При выделении отделов принята система J. Komárek, K. Anagnostidis [1989, 1998, 2005; Anagnostidis, Komárek, 1990].

Графы сходства построены с использованием программного модуля GRAPHS [Новаковский, 2004].

Результаты и обсуждение

На территории зональных и горных тундр Мурманской области было обнаружено 163 вида цианопрокариот, которые объединяются в 56 родов, 19 семейств, относящихся к 4 принятым порядкам (табл.). Число видов, выявленных в тундре, составляет 51 % от общего числа видов, известных для альгофлоры Мурманской области [Давыдов, 2010б]. Родовой спектр беднее на 16 родов. Число семейств лишь на 2 меньше, чем в целом во флоре области. Зональная тундра насчитывает 116 видов, горные – 74 вида. Видовое богатство флоры цианопрокариот зависит от разнообразия микроместообитаний, влажности и гористости местности.

Особенности флоры нагляднее всего проявляются при сравнении с флорой других территорий. Нами составлен список видов цианопрокариот восточноевропейских тундр [Давыдов, Патова, 2010], обобщающий данные по флоре всех крупных районов Европейской России, включая архипелаг Шпицберген, относящихся к Арктике и Гипоарктике. Наиболее богатой цианофлорой, насчитывающей 305 видов, обладает Большеземельская тундра [Гецен и др., 1994; Патова, 2004]. Все остальные районы содержат меньшее число видов: арх. Шпицберген – 204 [Перминова, 1990; Sculberg, 1996; Давыдов, 2010в, 2011; Matula et al., 2007; Королева и др., 2008], Полярный Урал – 172 [Воронихин, 1930; Шубина, 1986; Патова, Демина, 2007, 2008; Patova, Demina, 2008; Стерлягова, Патова, 2008а, б; Биоразнооб-

разие, 2010], Малоземельская тундра – 153 [Стенина, Патова, 2007; Патова, 2007], арх. Земля Франца-Иосифа – 72 [Borge, 1899; Косинская, 1933; Ширшов, 1935; Новичкова-Иванова, 1963], арх. Новая Земля – 55 [Wille, 1879; Флеров, 1925; Ширшов, 1935].

Таким образом, флору цианопрокариот тундровых экосистем Мурманской области можно охарактеризовать как недоизученную, и внимания заслуживает в первую очередь горная тундра.

Коэффициент сходства Серенсена-Чекановского показывает (рис. 1), что флора цианопрокариот Мурманской области наиболее близка к флоре Шпицбергена. Флоры Большеземельской тундры, Малоземельской тундры и Полярного Урала схожи более чем на 50 %. Слабоизученные флоры Земли Франца-Иосифа и Новой Земли выделяются в отдельный кластер.

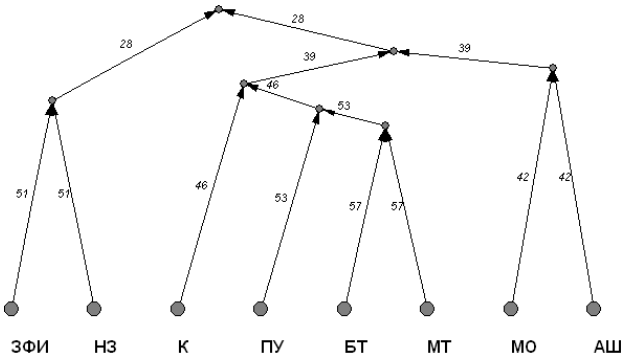


Рис. 1. Граф сходства флор на основе коэффициента Серенсена-Чекановского (среднее расстояние). Значение коэффициента отображено цифрами: АШ – арх. Шпицберген, БТ – Большеземельская тундра, К – Карелия, МО – Мурманская область, МТ – Малоземельская тундра, НЗ – Новая Земля, ПУ – Полярный Урал, ЗФИ – арх. Земля Франца-Иосифа

Флоры зональных и горных тундр имеют лишь 27 общих видов. Отличия заключаются, во-первых, в наличии в зональных ландшафтах приморских видов, таких как *Calothrix fusca*, *Cylindrospermum stagnale*, *Gloeocapsopsis crepidinum* и др., во-вторых, в лучшей представленности планктонных цианопрокариот, что связано с большим числом водоемов и лучшей их изученностью. Почти все специфические для зональных тундр виды (57) – планктонные формы, обитающие в озерах и реках (*Anabaena echinospora*, *Chroococcus limneticus*, *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Dolichospermum circinalis*, *D. lemmermanii* и др.). Горно-тундровые ландшафты редко включают в себя крупные водоемы, и обычно они характеризуются низким уровнем трофности, а следовательно, и обедненным видовым составом. Цианопрокариоты наземных местообитаний, встретившиеся в тундровой зоне, часто обнаруживаются и в горах: *Aphanocapsa incerta*, *A. muscicola*, *Calothrix parietina*, *Chroococcus minimus*, *Cyanothece major*, *Gloeocapsa atrata* и др. Специфичность флоры горных районов в первую очередь обусловливается наличием монтанных и арктомонтанных цианопрокариот, предпочитающих скальные обнажения: *Chamaesiphon minutus*, *Gloeocapsa compacta*, *G. kuetzingiana*, *G. sanguinea*, *Gloeocapsopsis pleurocapsaoides*, *Phormidium interruptum*, *Tolypothrix fasciculata* и др.

Цианопрокариоты всех горных массивов Мурманской области нуждаются в дальнейшем изучении. На сегодняшний день имеются данные по видовому составу цианопрокариот Хибин, Ловозерских гор, Монче-тундры, Чуна-тундры, Сальных тундр, Волчьих тундр, Панских тундр, Кейв и Кандалакшских гор. Наиболее изученными горными массивами являются Сальные тундры, Монче-тундра и Хибины. Горно-тундровый пояс этих территорий насчитывает 75, 54 и 40 видов соответственно. Сходство видового состава флор этих территорий не превышает 32 %. Известны единичные находки для тундровых поясов Кандалакшских тундр (17 видов цианопрокариот), Кейв (2) и Панских тундр (1). Обычными видами, обнаруженными в большинстве горных массивов, являются широко распространенные *Aphanocapsa muscicola*, *Chroococcus cohaerens*, *C. pallidus*, *Cyanothece aeruginosa*, *C. major*, *G. kuetzingiana*, *Gloeocapsopsis magma*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc commune*, *Stigonema informe*, *S. minutum*, *S. ocellatum*, *Symplocastrum muelleri*, *Synechococcus elongatus*, *Synechocystis aquatilis*.

Наиболее часто встречаются в тундровых экосистемах *Aphanocapsa incerta*, *A. muscicola*, *A. parietina*, *Calothrix parietina, Chroococcus cohaerens, Ch. turgidus, Cyanothece aeruginosa, Dichothrix gipsophila, Gloeocapsa kuetzingiana, Gloeocapsopsis magma, Nostoc commune, N. punctiforme, Stigonema informe, S. minutum, S. ocellatum, Synechocystis aquatilis*. Только три вида (*Aphanocapsa parietina, Chroococcus cohaerens, Gloeocapsa kuetzingiana*) из вышеперечисленных приурочены к горным местообитаниям, остальные встречаются и в зональных, и в горных тундрах. К эвритопным видам, обнаруженным в нескольких биотопах, относятся: *Aphanocapsa incerta*, *A. muscicola*, *Chroococcus turgidus*, *Cyanothece aeruginosa*, *Dichothrix gipsophila*, *Gloeocapsa kuetzingiana*, *Gloeocapsopsis magma*, *Hapalosiphon fontinalis*, *Nostoc commune*, *N. linckia*, *N. paludosum*, *N. punctiforme*, *Scytonema mirabile*, *Stigonema informe*, *S. ocellatum*, *Synechococcus elongatus*, *Synechocystis aquatilis*. Большинство цианопрокариот приурочены к одному типу местообитаний.

Цианопрокариоты тундр Мурманской области

Вид	Зональные тундры					Горные тундры				Пл	Пф	Аэрофитон					Географическая характеристика	
												Субстраты						
	В	Т	Б	Ск	П	В	Т	Ск	Ос			К	РО	По	Мхи	М	Г. эл.	Т. ар.
Anabaena echinospora Skuja	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	б	е
A. minima Tschern.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Aphanocapsa elachista W. West et G. S. West var. *irregularis* J. B. Pet.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	а	еа
A. fusco-lutea Hansg.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	аб	г
A. grevillei (Hass.) Rabenh.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	г
A. holsatica (Lemm.) Cronb. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	г
A. incerta (Lemm.) Cronb. et Komárek	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	к	г
A. muscicola (Menegh.) Wille	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	к	к
A. parietina Näg.	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	аб	еа
A. planctonica (G. M. Smith) Komárek et Anagn.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
A. testacea Näg.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	аб	еа
Aphanothece castagnei (Bréb.) Rabenh.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	к	к
A. nidulans P. Richt.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	аб	еа
A. saxicola Näg.	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	к	к
A. stagnina (Spreng.) A. Braun	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Aulosira implexa Born. et Flah.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	нр	нр
Calothrix braunii Born. et Flah.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	к	г
C. columbiana G. S. West	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	нр	нр
C. elenkinii Kossinsk.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	аб	бп
C. fusca (Kütz.) Born. et Flah.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	к	к
C. kossinskajae V. Poljansk.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	абм	еа
C. parietina (Näg.) Thur. ex Born. et Flah.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	к	к
C. ramenskii Elenk.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	аб	е
Capsosira brebissonii Kütz.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	нр	нр
Chamaesiphon confervicolus A.Braun	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	к	к
Ch. minutus (Rost.) Lemm.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	ам	цп
Chroococcus cohaerens (Bréb.) Näg.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	к	к
Ch. helveticus Näg.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	к	к
Ch. limneticus Lemm.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Ch. minimus (Keissl.) Lemm.	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	абм	бп
Ch. minor (Kütz.) Näg.	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	к	к
Ch. minutus (Kütz.) Näg.	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	к	к
Ch. montanus Hansg.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	к	г
Ch. pallidus (Nägeli) Nägeli	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	б	цп
Ch. spelaeus Erceg.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	нр	нр
Ch. tenax (Kirchn.) Hieron.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	м	цп
Ch. turgidus (Kütz.) Näg.	+	+	-	-	+	-	+	-	-	+	-	+	+	-	+	-	к	к
Ch. varius A. Braun	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	к	к
Coelosphaerium kuetzingianum Näg.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Cyanosarcina chroococcoides (Geitl.) Kováčik	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	нр	нр
Cyanothece aeruginosa (Näg.) Komárek	+	-	-	-	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-	ам	бп
C. major (Schröt.) Komárek	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	ам	бп
Cylindrospermum minutissimum Coll.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	б	бп
C. stagnale (Kütz.) Born. et Flah.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	к	к
Dichothrix baueriana (Grun.) Born. et Flah.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	б	е
D. gypsophila (Kütz.) Born. et Flah.	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	к	к
D. orsiniana (Kütz.) Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	нр	нр
Dolichospermum circinalis (Rabenh. ex Born. et Flah.) Wacklin et al.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
D. lemmermanii (P. Richt.) Wacklin et al.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	б	цп
Gloeocapsa alpina (Näg.) Brand	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	ам	цп
G. atrata Kütz.	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	абм	цп
G. caldariorum Rabenh.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	к	к
G. compacta Kützing	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	ам	еа
G. decorticans (A. Braun) P. Richt.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	нр	нр
G. kuetzingiana Näg.	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	ам	бп
G. punctata Näg.	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	к	к
G. rupestris Kütz.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	к	к
G. rupicola Kütz.	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	м	е
G. sanguinea (C. Ag.) Kütz.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	ам	е-г
G. violascea (Corda) Rabenh.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	нр	нр
Gloeocapsopsis crepidinum (Thur.) Geitl. ex Komárek	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	б	амф.

G. magma (Bréb.) Komárek et Anagn.	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	ам	цп
G. pleurocapsaoides (Nováč.) Komárek et Anagn.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	м	д
Gloeothece confluens Näg.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	абм	д
G. rupestris (Lyngb.) Born.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	к	к
Gloeotrichia intermedia (Lemm.) Geitl.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
G. pisum (C. Ag.) Thur. ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	б	бп
Hapalosiphon fontinalis (C. Ag.) Born.	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	к	к
H. welwitschii W. West et G. S. West	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	б	бп
Heteroleibleinia kuetzingii (Schmidl.) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	к	к
Jaaginema kuetzingianum (Näg.) Anagn. et Komárek	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	б	бп
J. pseudogeminatum (G. Schmid) Anagn. et Komárek	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	аб	бп
Komvophoron crassum (Vozž.) Anagn.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	нр	нр
Leibleinia epiphytica (Hieron. ex Kirchn.) Comp.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	к	к
Leptolyngbya angustissima (W. West et G. S. West) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	к	к
L. compacta (Kütz.) Komárek	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	нр	нр
L. foveolarum (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Komárek	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+	к	к
L. mucicola (Lemm.) Anagn. et Komárek	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	б	еа
L. nostocorum (Born. ex Gom.) Anagn. et Komárek	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	к	к
L. tenuis (Menegh. ex Gom.) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	к	г
L. valderiana (Gom.) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Limnothrix planctonica (Wołosz.) Meffert	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Merismopedia convoluta Bréb.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
M. elegans A. Braun	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
M. glauca (Ehrenb.) Kütz.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
M. punctata Meyen	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
M. tennuissima Lemm.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Microcoleus vaginatus Gom. ex Gom.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	к	к
Microcrocys geminata (Lagerh.) Geitl.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
Microcystis aeruginosa (Kütz.) Kütz.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
M. flos-aquae (Wittr.) Kirchn.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	б	бп
M. wesenbergii (Komárek) Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
Nodularia harveyana (Thw.) Thur. ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
N. spumigena Mert. ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	к	г
Nostoc coeruleum Lyngb. ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-		-	к	к
N. commune Vauch. ex Born. et Flah.	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	к	к
N. linckia Born. ex Born. et Flah.	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	+	+	-	к	к
N. microscopicum Carm. ex Born. et Flah.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	к	к
N. paludosum Kütz. ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-	к	к
N. punctiforme (Kütz.) Hariot	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	к	к
N. verrucosum Vauch. ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	к	к
Oscillatoria anguina Bory ex Gom.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
O. annae Van Goor	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	нр	нр
O. limosa C. Ag. ex Gom.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
O. nitida Škorb.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
O. sancta Kütz. ex Gom. f. *Tenuis* V. Poljansk.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Osillatoria tenuis C. Ag. ex Gom.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Petalonema crustaceum (C. Ag.) Kirchn. ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	нр	нр
Phormidiochaete nordstedtii (Born. et Flah.) Komárek	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	нр	нр
Phormidium ambiguum Gom. ex Gom.	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	к	к
Ph. autumnale [C. Ag.] Trev. ex Gom.	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	к	к
Ph. breve (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	к	к
Ph. chalybeum (Mert. ex Gom.) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Ph. corium Gom.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к

Ph. interruptum Kütz. ex Gom.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	ам	еа
Ph. irriguum (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Komárek	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	а	еа
Ph. kuetzingianum (Kirchn.) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	аб	цп
Ph. lividum Näg. ex Gom.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	к	к
Ph. papyraceum Gom. ex Gom.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Planktolyngbya bipunctata (Lemm.) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	к	к
Planktothrix isothrix (Skuja) Komárek et Komarkova	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Pleurocapsa aurantiaca Geitl.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	м	е
P. minor Hansg.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	к	к
Porphyrosiphon luteus (Gom. ex Gom.) Anagn. et Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
Pseudanabaena frigida (Fritsch) Anagn.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
P. limnetica (Lemm.) Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
P. mucicola (Naum. et H.-Pest.) Schwabe	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
Pseudophormidium cf. *indicum* (Dixit) Anagn. et Komárek	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	нр	нр
Pulvinularia suecica Borzi	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	нр	нр
Rhabdoderma lineare Schmidl. et Lauterb.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	б	цп
Rhabdogloea smithii (R. Chod. et F. Chod.) Komárek	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	б	бп
Rivularia beccariana (De Not.) Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
R. biasolettiana Menegh. ex Born. et Flah.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Schizothrix cuspidata (W. West et G.S. West) W. West et G. S. West	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	к	к
R. borealis P. Richt.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
R. dura Roth.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
R. planctonica Elenk.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	к	к
Scytonema mirabile (Dillw.) Born.	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	абм	бп
S. myochrous (Dillw.) C. Ag. ex Born. et Flah.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	к	к
S. ocellatum Lyngb. ex Born. et Flah.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	к	к
Spirulina subtilissima Kütz. ex Gom.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	к	к
Stigonema hormoides Kütz. ex Born. et Flah.	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	к	к
S. informe Kütz. ex Born. et Flah.	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-	к	к
S. mamillosum (Lyngb.) C. Ag. ex Born. et Flah.	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	б	бп
S. minutum (C. Ag.) Hass.	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	к	к
S. ocellatum (Dillw.) Thur.	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	к	к
Symplocastrum muelleri (Näg. ex Gom.) Anagn.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-	к	к
Synechococcus elongatus (Näg.) Näg.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	+	-	б	цп
Synechocystis aquatilis Sauv.	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+	+	-	к	к
S. parvula Perf.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
S. pevalekii Erceg.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр
S. sallensis Skuja	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	абм	бп
Tolypothrix distorta Kütz.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	к	г
T. elenkinii Hollerb.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	б	е
T. fasciculata Gom.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	м	е
T. limbata Thur.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	ам	цп
T. penicillata Thur. ex Born. et Flah.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	а	бп
T. rivularis Hansg.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	б	е
T. saviczii Kossinsk.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	аб	е
T. tenuis Kütz.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	аб	бп
Trichormus catenula (Kütz. ex Born. et Flah.) Komárek et Anagn.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	к	г
Xenotholos kerneri (Hansg.) Gold-Morgan	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	нр	нр

Примечание. В – водоемы, Т – тундровые сообщества, Б – болота, Ск – скалы, П – приморские местообитания, Ос – осыпи, Пл – планктон, Пф – перифитон, К – камень, РО – растительные остатки, По – почва, М – мелкозем, Г. эл. – географический элемент: а – арктический, аб – арктобореальнй, ам – арктомонтанный, абм – арктобореальномонтанный, б – бореальный, к – космополитный, м – монтанный, нр – вид с неясным распространением; Т. ар. – тип ареала: амф. – амфиокеанический, е – европейский, еа – евразиатский, е-г – европейско-гренландский, бп – биполярный, г – голарктический, д – дизъюнктивный, цп – циркумполярный.

Для флоры тундровых сообществ характерно достаточно большое число видов (19 в зональной и 36 в горной, 11 общих: *Aphanocapsa muscicola, Chroococcus minimus, C. turgidus, Cyanothece major, Gloeocapsa punctata, Nostoc commune, N. punctiforme, Stigonema informe, S. minutum, S. ocellatum, Synechocystis aquatilis*). Цианопрокариоты в этих местообитаниях встречаются, как правило, среди мхов и реже – на голых грунтах.

Для расселения цианопрокариот более характерны голые скальные выходы, где их колонии могут занимать значительные площади. Данные местообитания предпочтительны из-за слабой насыщенности видами других групп и, следовательно, не столь высокой конкуренции. В зональной тундре цианопрокариоты практически не изучались, а в горной демонстрируют высокое разнообразие (40 видов). К типичным для скал относятся виды, не встречавшиеся в других биотопах (17): *Aphanocapsa testacea, Chroococcus helveticus, C. montanus, C. spelaeus, C. tenax, C. varius, Dichothrix baueriana, Gloeocapsa caldariorum, G. compacta, G. decorticans, G. sanguinea, Gloeocapsopsis pleurocapsaoides, Hapalosiphon welwitschii, Jaaginema pseudogeminatum, Leptolyngbya compacta, Scytonema ocellatum, Tolypothrix fasciculata*. Некоторые типичные для скальных биотопов виды могут встречаться на морском побережье (*Calothrix parietina*, *Hapalosiphon fontinalis*).

Экологический анализ

Наибольшее число видов цианопрокариот обнаружено в водных и околоводных местообитаниях зональной тундры (98 видов). Много цианопрокариот найдено на скалах (40) и в тундровых сообществах (36) в горно-тундровом поясе гор. Менее изученными и, как следствие, менее богатыми оказались водные и околоводные местообитания в горных экосистемах (24), типичные зональные тундровые сообщества (19) и приморские местообитания (18). Единичные виды обнаружены в болотах (2) и на скалах (1) в равнинной части тундровой зоны, а также на осыпях и россыпях в горах (3). Нет находок цианопрокариот в антропогенных местообитаниях в зональных и горных тундровых экосистемах, на осыпях и россыпях в зональных тундрах и болотах в горных тундрах.

Высокий коэффициент сходства видового состава Серенсена-Чекановского, выявленный для сообществ горных осыпей и скал, расположенных в зональной тундре, обусловлен низким числом видов. Довольно схожи по видовому составу флоры типичных тундровых сообществ зональных и горных экосистем. Также близки друг другу флоры водных и околоводных экотопов горно-тундровых поясов и флора скал горно-тундровых поясов (рис. 2). Последнее свидетельствует о наличии ряда видов, предпочитающих и затопляемые скальные участки водоемов и водотоков, и типичные скальные обнажения. К таким видам относятся: *Aphanocapsa muscicola, A. parietina, Aphanothece saxicola, Cyanothece aeruginosa, Dichothrix gipsophila, Gloeocapsa kuetzingiana, Gloeocapsopsis magma, Nostoc linckia, Scytonema mirabile, Stigonema hormoides, S. ocellatum*.

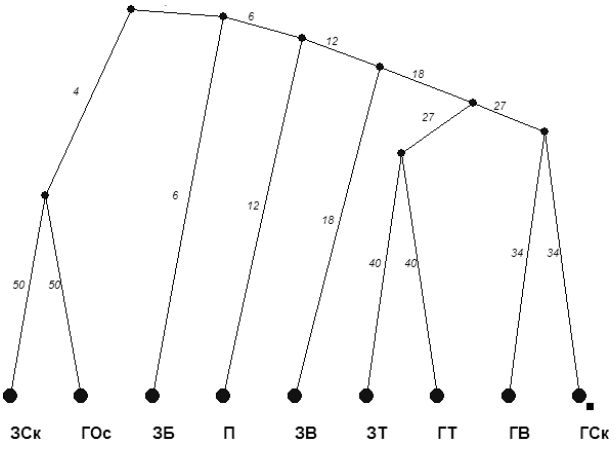


Рис. 2. Сравнение видового состава цианопрокариот различных биотопов на основе коэффициента сходства Серенсена-Чекановского (среднее расстояние). Значение коэффициента отображено цифрами: ЗСк – скалы в зональной тундре, ЗБ – болота в зональной тундре, П – приморские местообитания в зональной тундре, ЗВ – водоемы в зональной тундре, ЗТ – тундровые сообщества в зональной тундре, ГТ – тундровые сообщества в горно-тундровом поясе, ГВ – водоемы в горно-тундровом поясе, ГСк – скалы в горно-тундровом поясе, ГОс – осыпи в горно-тундровом поясе

Разнообразна флора Cyanoprokaryota в планктоне (72) и перифитоне (52). Изученные аэрофитные виды цианопрокариот обнаружены в большинстве случаев на каменистом субстрате (76 видов) и на мхах (46). Значительно меньше видов произрастает на растительных остатках (16), мелкоземе (10) и почве (6). Такие субстраты, как древесина, кора и животные остатки, цианопрокариотами не заселяются.

Кластерный анализ (рис. 3) демонстрирует предсказуемую картину: в один кластер попадают виды, найденные на камнях и мохообразных, в другой – произрастающие на почве и на мелкоземе.

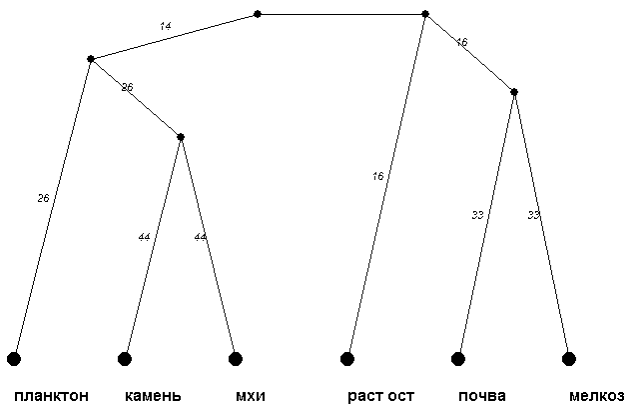


Рис. 3. Сравнение видового состава цианопрокариот различных субстратов на основе коэффициента сходства Серенсена-Чекановского (среднее расстояние). Значение коэффициента отображено цифрами: раст ост – растительные остатки; мелкоз – мелкозем

Большинство видов имеют узкие экологические ниши и предпочитают один субстрат. Так, почти все планктонные формы не встречаются в наземных условиях. Исключение составляют *Aphanocapsa incerta, Chroococcus minor, C. minutus, C. turgidus, Stigonema informe* и др. Типичными представителями планктона являются: *Anabaena echinospora, Aphanocapsa planctonica, Chroococcus limneticus, Dolichospermum lemmermanii, Limnothrix planctonica, Merismopedia* spp., *Oscillatoria* spp.

В наземных местообитаниях типичными субстратами являются камни и мохообразные. 32 вида цианопрокариот встречаются только на камнях, 20 – только среди *Bryophyta*.

Для некоторых видов цианопрокариот известны их экологические характеристики [Баринова и др., 2006]. Так, четыре вида (*Aphanocapsa fusco-lutea, Calothrix braunii, Phormidium ambiguum, Synechocystis aquatilis*) относятся к теплолюбивым, а *Aphanocapsa grevillei* – к индифферентным. По отношению к текучести воды: выделены виды стоячих водоемов (5) – *Hapalosiphon fontinalis, Nostoc paludosum, Oscillatoria sancta, Rhabdogloea smithii, Tolypothrix tenuis* и стояче-текучих (10) – *Calothrix braunii, C. fusca, C. parietina, Dichothrix gipsophila, Phormidium ambiguum, P. autumnale, P. breve, P. papyraceum, Pleurocapsa minor, Spirulina subtilissima*. По сапробности преобладают олигосапробионты (10 видов – *Aphanocapsa holsatica, Calothrix braunii, C. fusca, C. parietina, Chroococcus minutus, C. turgidus, Leibleinia epiphytica* и др.). По галобности преобладают олигогалобы. Среди них: галофобы (4 вида – *Aphanocapsa grevillei, Chroococcus cohaerens, Rhabdoderma lineare, Rhabdogloea smithii*), галофилы (9 видов – *Aphanothece stagnina, Chroococcus minimus, C. montanus, C. turgidus, Gloeocapsa punctata, Merismopedia tennuissima, Osillatoria tenuis, Porphyrosiphon luteus, Synechocystis aquatilis*) и индифференты (21 вид – *Aphanocapsa holsatica, A. incerta, Aphanothece saxicola, Chroococcus minutus, Coelosphaerium kuetzingianum, Cylindrospermum stagnale, Dolichospermum circinalis* и др.) По отношению к pH выделены ацидофилы (*Aphanocapsa grevillei*), алкалифилы (*Chroococcus turgidus*) и индифференты (7 видов – *Aphanothece stagnina, Chroococcus minutus, Gloeocapsopsis magma, Merismopedia elegans, M. glauca, M. punctata, Phormidium ambiguum*).

Географический анализ

Большинство цианопрокариот, обнаруженных во флоре тундр Мурманской области, характеризуются космополитным распространением (70 видов).

К группе арктических относятся виды, распространенные главным образом в пределах арктической флористической области, в понимании Б. А. Юрцева и др. [1978]. Типичных представителей, не встречающихся в других зонах, нет, все виды проникают в соседние районы Субарктики. Выявлено 3 арктических вида (*Aphanocapsa elachista* var. *irregularis*, *Phormidium irriguum, Tolypothrix penicillata*). Незначительное число арктических цианопрокариот является характерной чертой флоры данной территории [Давыдов, 2010а]. Факт слабой приуроченности цианопрокариот к высокоширотным регионам объясняется широкой экологической амплитудой большинства видов, их пластичностью, что позволяет занимать различные, несхожие экотопы.

Значительно число видов (9), относящихся к арктомонтанному элементу: *Chamaesiphon minutus, Cyanothece aeruginosa, Cyanothece major, Gloeocapsa alpina, G. compacta, G. kuetzingiana, G. sanguinea, Gloeocapsopsis magma, Phormidium interruptum*. Это виды, встречающиеся в Арктике, а также в горах, преимущественно в верхних поясах. Экологические условия в обоих случаях сходны – каменистые осыпи, скальные выходы, реже пятна голого грунта и т. п. Арктомонтанными являются в основном субаэрофитные и амфибионтные виды. Из арктомонтанных видов только *Gloeocapsa alpina* встречается исключительно в зональной тундре. *Cyanothece aeruginosa*, *Cyanothece major*, *Gloeocapsopsis magma* обнаружены и в зональной, и в горной тундре, остальные виды – в горно-тундровом поясе.

Монтанные виды, в отличие от арктомонтанных, не встречаются в Арктике. Эти виды не приурочены к какому-либо поясу, а разбросаны по всему профилю гор. Сюда включены виды, редко обнаруживаемые в водоемах и водотоках, – в основном это аэрофитные цианопрокариоты, предпочитающие свободные от другой растительности субстраты (скалы, каменистые выходы, голый грунт). К монтанным отнесены 5 цианопрокариот: *Chroococcus tenax, Gloeocapsa rupicola, Gloeocapsopsis pleurocapsaoides, Pleurocapsa aurantiaca, Tolypothrix fasciculata*.

Число арктобореальных цианопрокариот относительно велико – это 9 видов: *Aphanocapsa fusco-lutea, A. parietina, A. testacea, Aphanothece nidulans, Calothrix elenkinii, Jaaginema pseudogeminatum, Phormidium kuetzingianum, Tolypothrix saviczii, T. tenuis*. Виды одинаково широко распространены в пределах арктической и бореальной зон, при этом не проявляют определенной приуроченности к какой-либо из них. Экологическая ниша таких видов позволяет им находить подходящие местообитания как в тундровой зоне, так и в тайге.

Арктобореальномонтанные виды (их 5 – *Chroococcus minimus, Gloeocapsa atrata, Gloeothece confluens, Scytonema mirabile, Synechocystis sallensis*) встречаются как в тундровой, так и в лесной зоне; в горных областях обитают обычно по всему профилю.

К бореальным отнесены виды, распространение которых приурочено в основном к бореальной зоне. Некоторые из них заходят и в арктическую флористическую область, и в зону широколиственных лесов, однако чаще всего встречаются именно в таежной зоне. Как и во флоре цианопрокариот Мурманской области в целом, бореальные виды занимают второе место (14 видов – *Anabaena echinospora, Chroococcus pallidus, Cylindrospermum minutissimum, Dichothrix baueriana, Dolichospermum lemmermanii, Gloeocapsopsis crepidinum, Hapalosiphon welwitschii, Jaaginema kuetzingianum, Leptolyngbya mucicola, Microcystis flos-aquae, Rhabdoderma lineare, Rhabdogloea smithii, Stigonema mamillosum, Synechococcus elongatus*) после космополитных.

Из 14 бореальных видов 7 являются гидрофитами, обитание в водной среде «увеличивает интразональность» цианопрокариот. В наземных биотопах бореальные виды встречены на приморских скалах (*Leptolyngbya mucicola*), на горных осыпях (*Synechococcus elongatus*) и скалах (*Dichothrix baueriana, Hapalosiphon welwitschii*), а также в типичных тундровых сообществах (*Chroococcus pallidus*).

Имеющийся объем доступных данных не позволил отнести 16 видов (*Aulosira implexa, Calothrix columbiana, Chroococcus spelaeus, Gloeocapsa decorticans, G. violascea, Gloeotrichia intermedia, Komvophoron crassum, Leptolyngbya compacta, Oscillatoria annae, Petalonema crustaceum, Phormidiochaete nordstedtii, Porphyrosiphon luteus, Pseudanabaena mucicola, Pseudophormidium cf. indicum, Synechocystis parvula, S. pevalekii*) к какому-либо географическому элементу. Большинство из них имеют в своем ареале значительные дизъюнкции.

Заключение

На территории зональных и горных тундр Мурманской области было обнаружено 163 вида цианопрокариот, что составляет 51 % от общего числа видов, известных в настоящее время для альгофлоры Мурманской области. Флора цианопрокариот тундровых экосистем Мурманской области требует дальнейшего изучения с уделением внимания горным тундрам. По видовому составу флора цианопрокариот Мурманской области наиболее близка к флоре Шпицбергена.

Зональная тундра насчитывает 116 видов, горные тундровые экосистемы – 74 вида. Специфичность флоры горных районов в первую очередь обусловлена наличием монтанных и арктомонтанных цианопрокариот, предпочитающих скальные обнажения. Наибольшее число видов цианопрокариот обнаружено в водных и околоводных типах местообитаний зональной тундры (98 видов). Велико число видов, обитающих на скалах (40) и в тундровых сообществах (36) в горно-тундровом поясе гор.

Большинство видов имеют узкие экологические ниши и предпочитают один субстрат. Для наземных экотопов типичными субстратами являются камни и мхи. Большинство найденных цианопрокариот характеризуются космополитным распространением (70 видов).

Литература

Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. 498 с.

Белякова Р. Н. Cyanoprokaryota Восточного Мурмана (Баренцево море) // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 38. С. 8–21.

Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожым (северная часть национального парка «Югыд ва»). Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2010. 192 с.

Воронихин Н. Н. Водоросли Полярного и Северного Урала // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Л., 1930. Т. 60, вып. 3. С. 3–80.

Воронихин Н. Н. Водоросли, собранные в окрестностях Горной станции Академии наук СССР в Хибинах // Тр. Бот. инст. Акад. наук СССР. Споровые растения. Сер. II, вып. 3. М.; Л., 1936. С. 395–399.

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: Наука, 1994. 147 с.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. М.: Советская наука, 1953. 653 с.

Давыдов Д. А. Особенности географического распределения и анализа цианопрокариот (Cyanoprokaryota/Cyanobacteria) на примере биоты Мурманской области // Бюл. МОИП. Отдел биологический. 2010а. Т. 115, вып. 4. С. 43–54.

Давыдов Д. А. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М.: ГЕОС, 2010б. 184 с.

Давыдов Д. А. Cyanoprokaryota Шпицбергена, состояние изученности флоры // Ботанический журнал, 2010в. Т. 95, № 2. С. 169–176.

Давыдов Д. А. Видовой состав Cyanoprokaryota западного берега залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген) // Ботан. журн., 2011. Т. 96, № 11. С. 1409–1420.

Давыдов Д. А., Патова Е. Н. База данных Cyanoprokaryota/Cyanophyta Европейской Арктики // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: материалы всероссийской конференции, посвященной памяти Л. В. Бардунова (1932–2008). Иркутск, 2010. С. 665–666.

Еленкин А. А. Предварительный отчет о командировке на Мурманскую биологическую станцию летом 1906 г. // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп., 1906. Т. 37, вып. 1. С. 1–11.

Комулайнен С. Ф. Перифитон рек Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск, 1996. 39 с.

Королева Н. Е., Константинова Н. А., Белкина О. А., Давыдов Д. А., Лихачев А. Ю., Савченко А. Н., Урбанавичене И. Н. Флора и растительность побережья залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты: K&M, 2008. 132 с.

Косинская Е. К. Критический список пресноводных водорослей, собранных В. П. Савичем в Арктической правительственной экспедиции 1930 г. // Тр. Бот. ин-та. Акад. наук СССР. Сер. II, вып. 1. Л., 1933. С. 35–51.

Косинская Е. К. Материалы к флоре водорослей Кольского полуострова // Тр. Бот. инст. Акад. наук СССР. Споровые растения. Сер. II, вып. 2. М.; Л., 1934. С. 57–99.

Никулина В. Н. Фитопланктон // Биологическая продуктивность северных озер. Тр. Зоол. ин-та. Л., 1975. Т. LVII. С. 37–52.

Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAFS». Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2004. 28 с.

Новичкова-Иванова Л. Н. Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 1. С. 42–53.

Патова Е. Н., Демина И. В. Водоросли водоемов Полярного Урала, не подверженных антропогенному воздействию // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 58–67.

Патова Е. Н. Cyanophyta в водоемах и почвах восточноевропейских тундр // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 9. С. 1403–1419.

Патова Е. Н. Цианопрокариотическое «цветение» водоемов восточноевропейских тундр (флористические и функциональные аспекты) // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 3. С. 4–10.

Патова Е. Н., Демина И. В. Водоросли // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2007. С. 69–89.

Перминова Г. Н. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. 41 с. Деп. в ВИНИТИ, № 4471-В-90.

Стенина А. С., Патова Е. Н. Водоросли // Систематические списки видов флоры и фауны государственного природного заповедника «Ненецкий» 2001–2006 гг. (Тр. ГПЗ «Ненецкий»). 2007. Вып. 1. С. 5–21.

Стерлягова И. Н., Патова Е. Н. Водоросли водоемов в бассейнах рек Кожым и Щугор (Приполярный Урал) // Науч. докл. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2008а. Вып. 499. 37 с.

Стерлягова И. Н., Патова Е. Н. Водоросли водоемов бассейна реки Печора (Приполярный Урал) // Ботан. журн., 2008б. Т. 93, № 7. С. 1011–1029.

Уланова А. А. Водоросли водоемов с нестабильной соленостью побережий Белого и Баренцева морей: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 250 с.

Флеров Б. К. Пресноводные водоросли Белушьего полуострова на Новой Земле // Тр. Плов. морск. ин-та. 1925. Т. 1, вып. 12. С. 13–48.

Цинзерлинг Ю. Д., Косинская Е. К. Материалы к характеристике пресноводной растительности северо-востока Кольского полуострова // Ю. Д. Цинзерлинг. Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. М.; Л., 1935. С. 151–162.

Ширшов П. П. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Тр. Аркт. ин-та. Л., 1935. Т. 14. С. 73–162.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л.: Наука, 1986. С. 25–38.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористические ограничения и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–164.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 5 – Stigonematales // Arch. Hydrobiol. 1990. Suppl. 86 (Algological Studies 59). P. 1–73.

Borge O. Süsswasseralgen von Franz Josefs Land, gesammelt von der Jackson-Harmsworth'schen Expedition // Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-akademiens förhandlingar, 1899. N. 7. P. 751–766.

Cedercreutz C. Susswasseralgen aus Petsamo I // Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. 1929. 13. 5. P. 140–158.

Cedercreutz C. Susswasseralgen aus Petsamo II // Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. 1931. 7. 3. P. 236–248.

Elfving F. Anteckningar om Finlands Nostochaceae heterocysteae // Meddel. Soc. Pro. Fauna et Flora Fennica. 1895. H. 21. P. 25–50.

Geitler L. Cyanophyceae // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Akad. Verlagsges., Leipzig, 1932. Vol. 14. P. 1–1196.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. I. *Chroococcales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. / H. Ettl, G. Gartner, H. Heynig, D. Mollenhauer (eds.). Bd. 19 (1). Jena etc., 1998. 548 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. II. *Oscillatoriales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19 (2). München, 2005. 759 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4 – Nostocales // Arch. Hydrobiol. 1989. Suppl. 82, H. 3 (Algological Studies 56). P. 247–345.

Levander K. M. Fauna und algenflora der süssen gewässer an der Murmanküste // Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 1901. Vol. 20, N. 8. P. 1–35.

Matula J., Pietryka M., Richter D., Wojtun B. Cyanoprokaryota and algae of Arctic terrestrial ecosystems in the Hornsund area, Spitsbergen // Pol. Polar Res. 2007. Vol. 28, N. 4. P. 283–315.

Patova E. N., Demina I. V. Algae in Anthropogenically Unaffected Water Bodies of the Polar Urals // Inland Water Biology, 2008. Vol. 1, N. 1. P. 54–63.

Sculberg O. M. Terrestrial and limnic algal and cyanobacteria // A catalog of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria / A. Elvebakk, P. Prestrud (eds.). Nork Polarinstitutt Scifter, 1996. P. 383–395.

Wille N. Ferskvandsalger fra Novaja Semlja samlede af Dr. F. Kjellman paa Nordenskiölds Expedition 1875 // Öfversigt af kongl. Vet.-Akam. Forhandl. 1879. N. 5. S. 13–74.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Давыдов Денис Александрович
старший научный сотрудник, к. б. н.
Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН
ул. Ферсмана, 18а, г. Апатиты, Мурманская область,
Россия, 184209
эл. почта: d_disa@mail.ru
тел.: 89210470067

Davydov, Denis
Polar-Alpine Botanical Garden-Institute,
Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences,
18a Fersman St., 184209 Apatity,
Murmansk Region, Russia
e-mail: d_disa@mail.ru
tel.: 89210470067

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 77–85

УДК 582.284.99 (471.11)

КОМПЛЕКСЫ АФИЛЛОФОРОИДНЫХ ГРИБОВ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С ЕЛЬЮ ЕВРОПЕЙСКОЙ НА СЕВЕРЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ И СОПРЕДЕЛЬНЫЕ ТЕРРИТОРИИ)

О. Н. Ежов

Институт экологических проблем Севера Уральского отделения РАН

В статье впервые проведен анализ встречаемости афиллофороидных грибов, ассоциированных с еловой древесиной, на территории севера Русской равнины (Архангельская и Мурманская области, Республики Карелия и Коми). Проведен анализ распространения видов в регионах, анализ по эколого-морфологическим характеристикам и географическим элементам. Сделан вывод о схожести биот рассматриваемых территорий, возможности выявления достаточно большого количества видов на еловом субстрате и необходимости продолжения исследований на севере Русской равнины.

Ключевые слова: тайга, афиллофороидные грибы, еловый субстрат, видовое разнообразие.

O. N. Ezhov. COMPLEXES OF SPRUCE-ASSOCIATED APHYLLOPHOROID FUNGI IN THE NORTH OF THE RUSSIAN PLAIN (ARKHANGELSK REGION AND ADJACENT AREAS)

The paper deals with qualitative analysis of the frequency of occurrence of spruce-associated aphyllophoroid fungi in the North of the Russian Plain (Arkhangelsk and Murmansk Regions, Karelia and Komi Republics). The distribution of the fungi across the regions, their eco-morphological adaptations and geographical patterns are shown and analysed. It was concluded that the regional aphyllophoroid mycotas are closely related, and that a spruce substrate can be a fairly rich source for further findings of the biodiversity in the Russian North.

Key words: taiga, aphyllophoroid fungi, spruce substrate, species diversity.

Введение

Архангельская и Мурманская области, Республики Карелия и Коми лежат на территории крупного ландшафтного выдела, именуемого севером Русской равнины. Здесь сосредоточены основные массивы биологически ценных восточноевропейских таежных лесов, где в последние годы активно проводятся исследования биоразнообразия, в частности микологические исследования.

Одной из основных лесообразующих пород на территории севера Русской равнины является ель обыкновенная или европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.), она широко распространена на северо-востоке Европы, где образует сплошные лесные массивы. Особенностью ели является отсутствие четко выраженного ядра.

Еловая древесина очень мягкая и имеет среднюю плотность 470 кг/м^3 при 12–15 % влажности. Это в среднем на 15 % ниже плотности сосны, поэтому ель уступает ей в прочности и стойкости против гниения. В необработанном виде ель недолговечна при воздействии погодных факторов, а в контакте с землей быстро сгнивает.

Целью данной работы является выявление видового разнообразия афиллофороидных базидиомицетов, отмеченных на древесине ели, и выявление некоторых закономерностей распространения этого комплекса в условиях севера Русской равнины и на территории Архангельской области.

При анализе ситуации на сопредельных территориях были использованы работы и сводки: по Республике Карелия [Коткова и др., 2006; Крутов и др., 2006; Руоколайнен, 2006; Коткова, 2007; Крутов, Руоколайнен, 2008], по Республике Коми [Косолапов, 2008], по Мурманской области [Исаева, Химич, 2011], по Архангельской области – работы автора [Ежов, Огибин, 2008; Ершов, Ежов, 2009; Ежов и др., 2010, 2011, Ежов, Руоколайнен, 2011 и др.], работы по Онежскому (Кожозерский природный парк) [Руоколайнен, 2006, 2008] и Пинежскому [Коткова, 2009] районам, а также сводки У. Кыльялга [Kõljalg, 1996] и Т. Ниемеле с соавт. [Niemelä et al., 2001].

Результаты и обсуждение

В целом для данных территорий идентифицировано 306 видов афиллофороидных грибов, ассоциированных с еловым субстратом, при этом на отдельных территориях количество их колеблется в диапазоне 97–221 вид (табл. 1). Таким образом, возможно выявление еще примерно 80–160 видов в каждом районе.

Очевидно, разница в количестве видов, найденных в том или ином регионе, зависит от площадей старовозрастных малонарушенных еловых лесов (Республика Карелия – 24,0 % [Государственный доклад..., 2007], Архангельская область – 50,4 % [Лесной план..., 2008а], Мурманская область – 29,0 % [Лесной план..., 2008б], Республика Коми – 55,0 % [Лесной план..., 2008в]) и их микологической изученности.

На живых и отмирающих деревьях встречается ограниченное количество видов (*Climacocystis borealis*, *Fomitopsis pinicola*, *Heterobasidion parviporum*, *Phaeolus schweinitzii*, *Phellinus chrysoloma*, *Onnia tomentosa* и др.).

61 вид был отмечен только на территории Республики Карелия, 31 вид – в Архангельской области, 24 вида – в Республике Коми и 8 видов – в Мурманской области (см. табл. 1). Видов, отмеченных только в двух регионах, – 66, а отмеченных на всех рассматриваемых территориях – 49.

52 вида на территории Республики Карелия являются эндемичными для елового субстрата. 49 таких видов отмечены в Республике Коми и Мурманской области и 27 видов – в Архангельской области (см. табл. 1).

В Республике Карелия 73 вида, отмеченных на ели, встречаются и на других хвойных породах, в Архангельской области таких видов 68, в Республике Коми – 55 и в Мурманской области – 31 вид.

Эти данные свидетельствуют, что видовое разнообразие изучено не в полной мере на всей территории севера Русской равнины и возможно выявление на указанных территориях достаточно большого числа видов дополнительно к тем, которые имеются в настоящее время.

Если сравнивать параметры биоты афиллофороидных грибов Архангельской области и сопредельных регионов, следует отметить достаточно высокие значения показателя средневидовой насыщенности семейств: для Мурманской области он составляет 3,8, для Республики Коми – 4,6, для Архангельской области – 5,3 и для Республики Карелия – 6,5. Средневидовая насыщенность рода колеблется от 2,0 (Мурманская область) до 2,6 (Республика Карелия) (см. табл. 1). Близкие значения показателей видовой насыщенности и высокие значения коэффициента Серенсена-Чекановского подтверждают вывод о сходстве биот данных территорий.

На территории указанных регионов среди афиллофороидных макромицетов, развивающихся на древесине ели, преобладают мезофилы (48,8–56,3 %) и гигрофилы (22,9–35,4 %), менее представлены ксерофилы (12,8–20,8 %) (табл. 2). При рассмотрении соотношения географических элементов в еловых сообществах заметно, что большинство афиллофороидных грибов относятся к бореальным видам (55,2–62,2 %). Это свидетельствует о том, что на ели встречаются виды, широко распространенные в бореальной зоне; мультизональные виды встречаются реже (37,2–44,2 %). Количество неморальных – не превышает 2,2 %, что характерно и для других групп растительных организмов, которые оказываются здесь в экстразональных условиях.

Таблица 1. Список видов афиллофороидных макромицетов, идентифицированных на еловом субстрате по регионам исследований

№	Название вида	Область		Республика	
		Архангельская	Мурманская	Коми	Карелия
1	***Aleurodiscus cerussatus***	-	-	1	-
2	*A. lividocaeruleus*	1	1	1	1
3	*Amphinema byssoides*	1	1	1	1
4	***Amylocorticium cebennense***	-	-	-	1
5	*A. subincarnatum*	1	-	1	1
6	*A. subsulphureum*	1	-	-	1
7	*Amylocystis lapponica*	1	1	1	1
8	*Amylostereum chailletii*	1	1	1	1
9	***Anomoporia kamtschatica***	1	-	-	-
10	***A. albolutescens***	-	-	1	-
11	***A. bombycina***	-	-	1	-
12	*Antrodia albobrunnea*	1	-	1	1
13	*A. crassa*	1	-	1	1
14	*A. gossypium*	1	1	1	1
15	*A. heteromorpha*	1	-	1	1
16	*A. serialis*	1	1	1	1
17	*A. sinuosa*	1	1	1	1
18	*A. sitchensis*	1	-	-	1
19	*A. sordida*	1	-	-	1
20	***A. vaillantii***	-		-	1
21	*A. xantha*	1	1	1	1
22	*Antrodiella citrinella*	1	1	-	1
23	*A. pallasii*	1	1	-	-
24	***A. parasitica***	-	-	-	1
25	***Aporpium caryae***	-	-	1	-
26	*Asterodon ferruginosus*	1	1	1	1
27	***Asterostroma laxum***	-	-	-	1
28	*Athelia acrospora*	1	-	-	1
29	*A. bombacina*	-	-	1	1
30	*A. decipiens*	1	-	1	1
31	*A. epiphylla*	1	1	-	1
32	***A. neuhoffii***	-	-	-	1
33	*A. subovata*	1	-	1	-
34	*Basidioradulum radula*	1	-	1	-
35	***Bjerkandera adusta***	1	-	-	-
36	***Boreostereum radiatum***	1	-	-	-
37	*Botryobasidium botryosum*	1	-	1	1
38	*B. candicans*	-	-	1	1
39	*B. intertextum*	-	-	-	1
40	*B. laeve*	1	-	-	1
41	*B. medium*	-	-	1	1
42	***B. obtusisporum***	-	-	-	1
43	*B. subcoronatum*	1	1	1	1
44	*Botryohypochnus isabellinus*	1	-	1	1
45	*Ceraceomyces borealis*	1	1	1	-
46	*C. eludens*	-	-	1	1
47	*C. microsporus*	1	-	-	1
48	*C. serpens*	1	-	-	1
49	*C. violascens*	-	-	1	1
50	***Ceriporia excelsa***	1	-	-	-
51	***C. purpurea***	-	-	1	-
52	***C. viridans***	-	-	1	-
53	*Ceriporiopsis mucida*	-	-	1	1
54	***C. subvermispora***	-	-	-	1
55	*Chaetodermella luna*	1	-	1	1
56	*Clavicorona pyxidata*	1	1	-	-
57	*Climacocystis borealis*	1	1	1	1
58	*Conferticium ochraceum*	1	-	1	1
59	*Coniophora arida*	1	1	1	1
60	***C. fusispora***	-	-	-	1
61	*C. olivacea*	1	1	1	1
62	*C. puteana*	1	1	1	-
63	***Corticium boreoroseum***	1	-	-	-

Продолжение табл. 1.

№	Название вида	Область		Республика	
		Архангельская	Мурманская	Коми	Карелия
64	***C. roseum***	-	-	-	1
65	*Crustoderma dryinum*	1	1	1	1
66	***Crustomyces subabruptus***	1	-	-	-
67	*Cystostereum murraii*	1	-	1	1
68	*Dacryobolus karstenii*	-	-	1	1
69	***D. sudans***	-	-	-	1
70	***Dichomitus albidofuscus***	1	-	-	-
71	*D. squalens*	1	1	1	1
72	*Dichostereum boreale*	1	1	1	1
73	*Diplomitoporus crustulinus*	1	1	1	1
74	*D. lindbladii*	1	1	1	1
75	*Fibricium rude*	-	1	1	-
76	***Fibroporia norrlandica***	-	1	-	-
77	*Fomitopsis cajanderi*	1	-	1	-
78	*F. pinicola*	1	1	1	1
79	*F. rosea*	1	1	1	1
80	*Ganoderma lipsiense*	1	-	-	1
81	***G. lucidum***	-	-	1	-
82	*Gloeocystidiellum convolvens*	1	-	1	-
83	***G. porosum***	1	-	-	-
84	*Gloeophyllum abietinum*	1	1	1	1
85	*G. odoratum*	1	1	1	1
86	*G. protractum*	-	1	-	1
87	*G. sepiarium*	1	1	1	1
88	***G. trabeum***	-	-	-	1
89	*Gloeoporus taxicola*	1	1	1	1
90	***Hapalopilus salmonicolor***	-	-	-	1
91	***Heterobasidion annosum***	-	1	1	-
92	*H. parviporum*	1	1	1	1
93	***Hymenochaete cinnamomea***	1	-	-	-
94	***H. fuliginosa***	-	-	-	1
95	*H. tabacina*	1	-	-	1
96	*Hyphoderma argillaceum*	1	1	1	1
97	***H. cremeoalbum***	-	-	-	1
98	***Hyphoderma definitum***	-	-	-	1
99	***H. pallidum***	1	-	-	-
100	*H. praetermissum*	1	1	-	1
101	*H. setigerum*	1	-	-	1
102	*H. sibiricum*	1	-	1	1
103	***Hyphodontia abieticola***	-	-	-	1
104	*H. alienata*	1	-	-	1
105	*H. alutacea*	1	1	1	1
106	*H. alutaria*	1	1	-	-
107	***H. arguta***	1	-	-	-
108	*H. aspera*	1	1	1	1
109	***H. barba-jovis***	-	1	-	-
110	***H. borealis***	-	-	-	1
111	*H. breviseta*	1	1	1	1
112	***H. cineracea***	-	-	-	1
113	***H. efibulata***	1	-	-	-
114	***H. floccosa***	-	-	-	1
115	*H. hastata*	-	1	-	1
116	***H. latitans***	-	-	1	-
117	*H. pallidula*	1	1	1	1
118	*H. subalutacea*	1	1	1	1
119	***Hypochnella violacea***	1	-	-	-
120	***Hypochniciellum cremeoisabellinum***	1	-	-	-
121	***H. molle***	1	-	-	-
122	***Hypochnicium bombycinum***	-	-	1	-
123	***H. cymosum***	-	-	-	1
124	*H. eichleri*	1	-	-	1
125	***H. erikssonii***	-	-	1	-
126	***H. geogenium***	-	-	-	1
127	*H. punctulatum*	-	-	1	1

Продолжение табл. 1.

№	Название вида	Область		Республика	
		Архангельская	Мурманская	Коми	Карелия
128	***H. vellereum***	-	-	-	1
129	***Inonotopsis subiculosa***	1	-	-	-
130	*Ischnoderma benzoinum*	1	1	1	1
131	***I. resinosum***	-	1	-	-
132	***Kavinia alboviridis***	-	-	-	1
133	*Laurilia sulcata*	1	1	1	1
134	***Lentaria byssiseda***	-	-	1	-
135	***L. mucida***	-	-	1	-
136	***L. subcaulescens***	-	-	1	-
137	*Leptoporus mollis*	1	1	1	1
138	*Leptosporomyces fuscostratus*	1	-	-	1
139	*L.s galzinii*	1	-	-	-
140	***L. septentrionalis***	-	-	-	-
141	***Leucogyrophana pulverulena***	-	-	-	1
142	***L. mollusca***	-	-	1	-
143	***L. montana***	1	-	-	-
144	*L. romellii*	1	-	1	-
145	***Meruliopsis albostramineus***	-	-	-	1
146	*Metulodontia nivea*	1	-	-	1
147	***Mucronella bresadolae***	-	1	-	-
148	*M. calva*	1	1	-	1
149	***M. flava***	-	-	-	1
150	***Odonticium romellii***	-	-	-	1
151	*Onnia leporina*	1	1	1	1
152	*O. tomentosa*	1	-	1	1
153	*O. triqueter*	1	1	1	-
154	***Oxyporus populinus***	-	1	-	-
155	*Parmastomyces mollissimus*	1	-	1	1
156	***Peniophora cinerea***	-	-	1	-
157	*P. pithya*	1	1	1	1
158	*P. septentrionalis*	1	1	1	1
159	*Perenniporia subacida*	1	1	1	1
160	*Phaeolus schweinitzii*	-	1	1	1
161	***Phanerochaete calotricha***	1	-	-	-
162	***Ph. filamentosa***	-	-	-	1
163	*Ph. laevis*	1	-	-	1
164	*Ph. sanguinea*	1	1	1	1
165	*Ph. sordida*	1	1	1	1
166	*Ph. velutina*	1	1	1	1
167	***Ph. viticola***	1	-	-	-
168	*Phellinus chrysoloma*	1	1	1	1
169	*Ph. ferrugineofuscus*	1	1	1	1
170	*Ph. hartigii*	-	-	1	1
171	***Ph. microporus***	-	-	-	1
172	*Ph. nigrolimitatus*	1	1	1	1
173	*Ph. sulphurascens*	1	-	1	-
174	*Ph. viticola*	1	1	1	1
175	***Ph. weirii***	-	1	-	-
176	*Phlebia centrifuga*	1	1	1	1
177	*Ph. cornea*	1	-	1	-
178	***Ph. cretacea***	-	-	-	1
179	***Ph. lilascens***	-	-	-	1
180	*Ph. livida*	1	-	1	1
181	***Ph. longicystidia***	-	-	1	-
182	*Ph. radiata*	-	-	1	1
183	*Ph. segregata*	1	-	-	1
184	***Ph. serialis***	-	-	-	1
185	***Ph. subochracea***	1	-	-	-
186	*Ph. subulata*	1	-	-	1
187	*Ph. tremellosa*	1	1	-	-
188	***Phlebiella christiansenii***	1	-	-	-
189	*Ph. pseudotsugae*	1	-	-	1
190	*Ph. vaga*	1	-	1	1

Продолжение табл. 1.

№	Название вида	Область		Республика	
		Архангельская	Мурманская	Коми	Карелия
191	*Phlebiopsis gigantea*	1	1	1	1
192	***Physisporinus sanguinolentus***	-	-	-	1
193	***Ph. vitreuus***	-	-	-	1
194	*Piloderma bicolor*	1	-	1	1
195	*P. byssinum*	1	-	1	1
196	*Piloporia sajanensis*	-	-	1	1
197	***Polyporus brumalis***	-	1	-	-
198	***P. ciliatus***	1	-	-	-
199	***P. tubaeformis***	-	-	-	1
200	***Postia balsamea***	1	-	-	-
201	*P. caesia*	1	-	1	1
202	***P. ceriflua***	-	-	1	-
203	*P. floriformis*	-	1	1	1
204	*P. fragilis*	1	1	1	1
205	*P. guttulata*	1	-	1	1
206	*P. hibernica*	-	1	-	1
207	*P. lateritius*	1	-	1	1
208	*P. leucomallella*	1	1	1	1
209	***P. lowei***	-	-	-	1
210	***P. mappa***	-	-	1	-
211	***P. perdelicata***	-	-	-	1
212	*P. persicina*	1	1	-	1
213	*P. placenta*	1	1	1	1
214	***P. rennyi***	-	-	-	1
215	*P. sericeomollis*	1	1	1	1
216	***P. serptentionalis***	-	-	-	1
217	*P. stiptica*	1	1	1	1
218	*P. tephroleuca*	1	1	1	1
219	*P. undosa*	1	-	1	1
220	*Pseudomerulius aureus*	1	-	-	1
221	***Pseudotomentella mucidula***	-	-	-	1
222	*Pycnoporellus alboluteus*	1	-	1	-
223	*P. fulgens*	1	1	1	1
224	***Radulomyces confluens***	-	-	-	1
225	***R. hiemalis***	-	-	1	-
226	***Ramaria abietina***	1	-	-	-
227	***R. stricta***	-	-	1	-
228	***R. suecica***	-	1	-	-
229	*Resinicium bicolor*	1	-	1	1
230	*R. furfuraceum*	1	-	-	1
231	*Rigidoporus crocatus*	-	-	1	1
232	***Scytinostroma galactinum***	1	-	-	-
233	*S. odoratum*	1	-	-	1
234	***S. portentosum***	1	-	-	-
235	*Serpula himantioides*	1	1	1	1
236	*S. lacrimans*	-	1	1	1
237	***Sistotrema brinkmannii***	-	-	-	1
238	***S. muscucola***	1	-	-	-
239	*S. raduloides*	1	-	1	1
240	***S. resinicystidium***	1	-	-	-
241	*S. sernanderi*	1	-	-	1
242	*Sistotremastrum niveocremeum*	1	-	1	1
243	*S. suecicum*	1	-	-	1
244	*Sistotremella perpusilla*	1	-	1	-
245	*Skeletocutis amorpha*	1	-	1	1
246	*S. biguttulata*	1	-	1	1
247	*S. brevispora*	1	-	1	1
248	*S. carneogrisea*	1	-	1	1
249	*S. chrysella*	1	1	-	1
250	***S. jelicii***	-	-	-	1
251	*S. kuehneri*	1	-	1	1
252	*S. lenis*	1	1	1	-

Окончание табл. 1.

№	Название вида	Область		Республика	
		Архангельская	Мурманская	Коми	Карелия
253	*S. lilacina*	-	1	1	-
254	*S. odora*	1	1	1	1
255	*S. papyracea*	1	-	1	-
256	*S. stellae*	1	1	1	1
257	*S. subincarnata*	1	-	1	1
258	***Steccherinum lacerum***	-	-	-	1
259	*S. collabens*	1	1	1	1
260	*S. fimbriatum*	1	-	-	1
261	*S. luteoalbum*	1	-	1	1
262	***S. nitidum***	-	-	-	1
263	***S. ochraceum***	-	-	1	-
264	***Stereum hirsutum***	-	-	1	-
265	*S. sanguinolentum*	1	1	1	1
266	*Thelephora terrestris*	1	-	1	1
267	*Tomentella bryophila*	1	-	-	1
268	*T. cinerascens*	1	-	-	1
269	***T. coerulea***	-	-	-	1
270	*T. lapida*	-	-	1	1
271	***T. lilacinogrisea***	-	-	-	1
272	*T. radiosa*	1	1	1	1
273	*T. stuposa*	1	-	1	1
274	*T. subclavigera*	-	-	1	1
275	*T. sublilacina*	1	-	1	1
276	***T. terrestris***	-	-	-	1
277	***Tomentellopsis echinospora***	-	-	-	1
278	***Trametes ochraceae***	-	-	-	1
279	***Trechispora alnicola***	-	-	-	1
280	*T. cohaerens*	-	-	1	1
281	*T. farinacea*	1	1	-	1
282	***T. lunata***	1	-	-	-
283	*T. microspora*	-	-	1	1
284	*T. mollusca*	1	1	1	1
285	***T. stellulata***	-	-	-	1
286	*Trichaptum abietinum*	1	1	1	1
287	*T. fusco-violaceum*	1	1	1	1
288	*T. laricinum*	1	1	1	1
289	***Tubulicrinis accedens***	-	-	-	1
290	***T. angustus***	-	-	1	-
291	***T. borealis***	-	-	-	1
292	*T. calothrix*	1	-	-	1
293	***T. effugiens***	-	-	-	1
294	*T. gracillimus*	-	1	-	1
295	***T. medius***	-	-	1	-
296	*T. strangulatus*	1	-	-	1
297	*T. subulatus*	1	-	-	1
298	***Tylospora asterophora***	-	-	-	1
299	***T. fibrillosa***	-	-	-	1
300	***Typhula ishikariensis***	-	-	-	1
301	***Tyromyces chioneus***	-	-	-	1
302	***T. fumidiceps***	1	-	-	-
303	*Vararia investiens*	1	1	1	1
304	***V. racemosa***	-	-	-	1
305	*Veluticeps abietina*	1	1	1	1
306	*Vesiculomyces citrinus*	1	1	1	1
Итого (родов/видов)		**82/186**	**53/97**	**75/161**	**86/221**
Количество видов, отмеченных только на данной территории		**31**	**8**	**24**	**61**
Средневидовая насыщенность семейства		**5,3**	**3,8**	**4,6**	**6,5**
Средневидовая насыщенность рода		**2,2**	**2,0**	**2,1**	**2,6**
Коэффициент Серенсена-Чекановского		**-**	**0,57**	**0,66**	**0,67**

Примечание. Жирным шрифтом выделены виды, отмеченные только на одной из территорий. Серая ячейка указывает на эндемичный для данного региона вид.

Таблица 2. Распределение видов афиллофороидных макромицетов, ассоциированных с еловой древесиной, по эколого-морфологическим характеристикам и географическим элементам в зависимости от района исследований

Характеристика видов	Район исследований			
	Архангельская область	Республика Коми	Республика Карелия	Мурманская область
Гидроморфы, %				
гигрофилы	31,3	35,4	34,0	22,9
мезофилы	55,9	48,8	52,3	56,3
ксерофилы	12,8	15,8	13,7	20,8
Широтная фракция микобиоты, %				
бореальные	55,2	62,2	56,1	55,7
неморальные	0,6	0,6	1,0	2,2
мультизональные	44,2	37,2	42,9	42,1
Долготная фракция микобиоты, %				
амфиатлантические	0,6	0,6	2,5	-
европейские	7,4	6,1	4,7	5,2
голарктические	54,0	51,6	55,1	53,7
мультирегиональные	38,0	34,7	33,7	37,9
палеарктические	-	5,1	6,5	3,2
Тип гнили, %				
белая гниль	67,9	64,2	65,2	68,1
бурая гниль	32,1	35,8	34,8	31,9

По типам ареалов преобладают виды, имеющие широкие ареалы, – в первую очередь голарктический (51,6–55,1 %) и мультирегиональные (33,7–38,0 %). Они составляют ядро биоты (86,3–92,0 %), доля остальных видов (палеарктический, европейский, амфиатлантический) незначительна (8,0–13,7 %).

Распределение по типам гнили указывает на доминирование грибов, вызывающих белую гниль (64,2–68,1 %), однако и бурая гниль представлена значительно (31,9–35,8 %), что связано с изучением грибов, ассоциированных с древесиной хвойных пород.

В целом биота афиллофороидных грибов Архангельской области схожа с таковой в Республиках Карелия и Коми по распространению видов, эколого-морфологическим характеристикам и географическим элементам, и они представляют, по сути, территориальный континуум. Этот вывод подтверждают и значительные коэффициенты сходства (0,67 и 0,66). Менее высокий коэффициент сходства с Мурманской областью (0,57) можно в первую очередь объяснить существенно меньшим количеством найденных на ее территории видов и северной границей распространения лесов.

При распределении афиллофороидных грибов, ассоциированных с еловым субстратом, в Архангельской области наблюдается зависимость увеличения числа видов от площадей, которые занимают еловые древостои. Наибольшее число видов отмечено в заповеднике «Пинежский» – 96, в Пинежском районе – 82, в природном парке «Кожозерский» – 64, в Приморском районе (Соловецкий архипелаг) – 64 и в п. Караси (Емцовский учебно-опытный лесхоз) – 62 вида.

В коренных лесах, где деревья ели достигают высоких классов возрастов, консорция ели обогащается целой группой видов грибов, специфически связанных со средой, формирующейся в старых лесах [Kotiranta, Niemelä, 1996; Конечная и др., 2007]. Эти виды рассматриваются в качестве индикаторов биологически ценных лесов. Часть из них вошли в региональные Красные книги [2007, 2008, 2009], другие рекомендуются для включения в дальнейшие переиздания для более эффективной охраны старых лесов: *Anomoporia albolutescens, Antrodia heteromorpha*, *Asterodon ferruginosus, Diplomitoporus crustulinus, Inonotopsis subiculosa, Perenniporia tenuis, P. subacida, Postia hibernica, Pycnoporellus fulgens, Skeletocutis odora, Sk. subincarnata*, *Tomentella crinalis* и др.

Выводы

На рассматриваемых территориях (Архангельская и Мурманская области, Республики Карелия и Коми) возможно выявление достаточно большого числа видов афиллофороидных грибов дополнительно к тем, которые известны в настоящее время. Видовое разнообразие изучено не в полной мере на всей территории севера Русской равнины.

Близкие значения показателей видовой насыщенности, высокие значения коэффициента Серенсена-Чекановского и сходство по эколого-морфологическим характеристикам и географическим элементам подтверждают схожесть рассматриваемых биот и площадей, которые представляют собой территориальный континуум.

Сравнительный анализ видового разнообразия афиллофороидных грибов – консортов ели на севере Русской равнины показал важность этой породы для сохранения биоразнообразия афиллофороидных грибов и необходимость продолжения исследования конкретных территорий для нахождения новых видов.

Часть работы выполнялась при поддержке гранта РФФИ № 14-04-98818 р_север_а («Особенности и характер распределения микобиоты на прибрежных и островных приарктических территориях Севера России (на примере Архангельской области)», рук. О. Н. Ежов), инициативного проекта Президиума УрО РАН № 12-У-5-1005

«Структура популяций хвойных и сообществ дереворазрушающих грибов Онежско-Двинско-Мезенской равнины» (рук. С. Н. Тарханов).

Литература

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2006 году / Минво сел., рыб. хоз-ва и экологии Респ. Карелия; сост. А. Н. Громцев, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: ИД «Карелия», 2007. С. 97–102.

Ежов О. Н., Ершов Р. В., Змитрович И. В. Афиллофоровые грибы в условиях карстовых ландшафтов Плесецкого района Архангельской области // Вестник ПГУ. Серия «Естественные науки». 2010. № 4. С. 48–54.

Ежов О. Н., Ершов Р. В., Руоколайнен А. В., Змитрович И. В. Афиллофоровые грибы заповедника «Пинежский». Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2011. 148 с.

Ежов О. Н., Огибин Б. Н. Видовое разнообразие дереворазрушающих грибов и насекомых в перестойных и климаксовых еловых древостоях Архангельской области // Лесохозяйственная информация. 2008. № 12. С. 15–17.

Ежов О. Н., Руоколайнен А. В. Афиллофоровые грибы Соловецкого архипелага // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. Вып. 5. С. 376–386.

Ершов Р. В., Ежов О. Н. Афиллофороидные грибы осины на северо-западе Русской равнины. Архангельск: ИЭПС УрО РАН, 2009. 124 с.

Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Каталог афиллофоровых грибов Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2011. 68 с.

Конечная Г. Ю., Курбатова Л. Е., Потемкин А. Д. и др. Виды, рекомендованные для использования при оценке биологической ценности леса на уровне выделов. Учебное пособие для определения видов в полевых условиях / Под ред. Л. Андерссона и Н. М. Алексеевой. Первое издание, предназначенное для обучения и дальнейшей оценки. СПб., 2007. 242 с.

Косолапов Д. А. Афиллофороидные грибы среднетаежных лесов Европейского Северо-Востока России. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 232 с.

Коткова В. М. Афиллофоровые грибы планируемого национального парка «Тулос» и его окрестностей (Республика Карелия) // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 115–127.

Коткова В. М. Афиллофороидные грибы в лесных экосистемах бассейна реки Юрас (Архангельская область) // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. Вып. 2. С. 114–124.

Коткова В. М., Бондарцева М. А. К микобиоте Муезерского района Республики Карелия // Новости систематики низших растений. СПб., 2006. Т. 40. С. 135–143.

Коткова В. М., Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Афиллофоровые грибы заповедника «Кивач» // Природа государственного заповедника «Кивач». Тр. КарНЦ РАН. Вып. 10. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 40–51.

Красная книга Архангельской области. Архангельск, 2008. С. 33–40.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. С. 128–153.

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Карелия, 2009. 792 с.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Видовое разнообразие микобиоты древесных и кустарниковых пород Карелии // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: матер. всерос. конф. (22–27 сентября 2008 г.). Ч. 2: Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Петрозаводск, 2008. С. 128–131.

Крутов В. И., Коткова В. М., Руоколайнен А. В., Заводовский П. Г. Предварительные результаты изучения биоты афиллофороидных грибов национального парка «Водлозерский» // Водлозерские чтения: естественно-научные и гуманитарные основы природной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях Русского Севера: матер. науч.-практ. конф., посвящ. 15-летию Национального парка «Водлозерский». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 118–124.

Лесной план Архангельской области: в 3 т. 2008а. 850 с.

Лесной план Мурманской области. М., 2008б. 202 с.

Лесной план Республики Коми. Книга 1. Сыктывкар, 2008в. 209 с.

Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы // Природа и историко-культурное наследие Кожозерья / Под. ред. В. А. Ефимова, А. Н. Давыдова. Архангельск: УрО РАН, 2006. С. 57–75.

Руоколайнен А. В. К изучению биоты афиллофороидных грибов Кожозерского природного парка (Архангельская обл.) // Современная микология в России: матер. 2-го съезда микологии России. Т. 2. М.: Национальная академия микологии, 2008. С. 85.

Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы г. Петрозаводска и его окрестностей: дис. … канд. биол. наук. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 230 с.

Kõljalg U. Tomentella (Basidiomycota) and related genera in Temperate Eurasia. Oslo: Fungiflora, 1996. 213 p.

Kotiranta H., Niemelä T. Uhanalaiset käävät Suomessa. Tonien, uudistettu painos. Helsinki: S. Y. E., 1996. 184 p.

Niemelä T., Kinnunen J., Lindgren M., Manninen O., Meittinen O., Penttilä R., Turunen O. Novelties and records of poroid Basidiomycetes in Finland and adjacent Russia // Karstenia, 2001. Vol. 41. P. 1–21.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Ежов Олег Николаевич
ведущий научный сотрудник, к. б. н., доцент
Институт экологических проблем Севера
Уральского отделения РАН
Набережная Северной Двины, 23, Архангельск,
Россия, 163001
эл. почта: olegezhik@gmail.com
тел.: (8182) 200616

Ezhov, Oleg
Institute of Ecological Problems in the North, Ural Division,
Russian Academy of Sciences
23 Nab. Severnoy Dviny, 163061 Arkhangelsk, Russia
e-mail: olegezhik@gmail.com
tel.: (8182) 200616

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 86–100

УДК 591.9:598.261.6 (470.22)

ЛЕТНЕЕ РАЗМЕЩЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ В КАРЕЛИИ
1. ОБЩЕЕ ЗОНАЛЬНО-ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

С. В. Сазонов

Институт леса Карельского научного центра РАН

Впервые для условий тайги европейской России подведены итоги летних маршрутных учетов тетеревиных птиц (ЛМУ), проведенных в Карелии и сопредельных районах Архангельской и Вологодской областей (4120 км трансект). Материалы о летнем размещении и плотности населения тетеревиных проанализированы в зонально-ландшафтном аспекте. Произведено сопоставление материалов ЛМУ (1983–2009) с данными зимнего маршрутного учета (ЗМУ 1995–2008). Средняя плотность населения тетеревиных в Карелии по результатам ЛМУ и ЗМУ составляет: глухарь 6,8 и 2,9 особи, рябчик 13,5 и 12,6 ос., тетерев 10,3 и 12,3 ос., белая куропатка 5,4 и 10,6 ос. на 1000 га.

Ключевые слова: тетеревиные птицы, летнее размещение, плотность населения.

S. V. Sazonov. SUMMER DISTRIBUTION AND ABUNDANCES OF GROUSE IN KARELIA. 1. GENERAL DISTRIBUTION BY ZONES AND LANDSCAPES

The results of summer transect surveys (STS) of tetraonids in Karelia and adjacent parts of the Arkhangelsk and Vologda Regions (4120 km of transect lines) are summarized for the first time in the boreal zone of European Russia. Materials on the summer distribution and population densities of tetraonids were analysed by zones and landscapes. Data from STS (1983–2009) were compared with data from winter track counts (WTC, 1995–2008). Average densities of tetraonid populations in Karelia according to STS and WTC were: 6.8 and 2.9 Capercaillie, 13.5 and 12.6 Hazel Grouse, 10.3 and 12.3 Black Grouse, 5.4 and 10.6 Willow Grouse in 1000 ha.

Key words: Tetraonidae, summer distribution, population density.

Введение

Тетеревиные птицы занимают важное место в биоценозах тайги. Имея весомые показатели плотности населения, они выполняют особую роль в трофических цепях, потребляя в виде кормов значительный объем ресурсов древесного полога и травяно-кустарничкового яруса. В биоценотическом плане существенно значение тетеревиных – глухаря, тетерева, рябчика и белой куропатки – как потенциальных жертв для широкого круга наземных и пернатых хищников – куницы, лисицы, рыси, дневных хищных птиц и сов. В свою очередь, давление пресса разнообразных хищников – один из ведущих факторов динамики численности тетеревиных, наряду с влиянием климата, воздействием хозяйственной деятельности человека, внутренними цикличе-

скими изменениями в популяциях. Будучи объектами давнего дичного промысла и современной любительской охоты, тетеревиные птицы – одна из наиболее изученных групп таежных позвоночных; мониторингу их численности уделяется большое внимание в мероприятиях по налаживанию рационального природопользования.

Для выявления численности тетеревиных птиц и анализа хода ее многолетней динамики в условиях лесной зоны России наиболее часто применяется зимний маршрутный учет (ЗМУ), проводимый одновременно с учетом следов охотничьих млекопитающих. Преимущественно в заповедниках и национальных парках используется также осенний маршрутный учет (ОМУ) на ленточных пробах, при котором птицы регистрируются тремя учетчиками одновременно, внутри полосы 25+25 метров. На ряде особо охраняемых природных территорий (ООПТ) и в хорошо организованных охотничьих хозяйствах ежегодно ведется весенний учет на токах глухаря и тетерева. В силу специфики деятельности приписных охотничьих хозяйств и охотничьих (зоологических) заказников гораздо реже применяются летние маршрутные учеты тетеревиных (ЛМУ), основанные на использовании дифференцированных полос обнаружения птиц.

В Карелии начиная с 1961 года проводятся широкомасштабные зимние количественные учеты охотничьих животных; значительная часть данных по зимним учетам тетеревиных птиц обобщена и опубликована [Данилов и др., 1978; Анненков, 1986, 1988, 1995, 1996; Госдоклад..., 1996–2010]. Между тем до последнего времени оставались не обработанными обширные материалы летних маршрутных учетов тетеревиных, полученные по результатам ландшафтно-орнитологических исследований, которыми в 1980–2009 гг. была охвачена вся территория Карелии и сопредельные районы Архангельской и Вологодской областей [Волков и др., 1990, 1995; Сазонов, 2004].

Материалы и методы

Полевые орнитофаунистические исследования проведены в составе комплексных ландшафтно-экологических экспедиций Карельского НЦ РАН 1983–2009 гг. в большинстве районов Карелии и на части сопредельных территорий Архангельской и Вологодской областей (рис. 1). Наряду с ключевыми участками, сильно трансформированными под воздействием сплошных рубок, лесоосушительной мелиорации и аграрного освоения, обследованы практически все более или менее крупные ООПТ республики, на которых чаще всего представлены малонарушенные лесные ландшафты. Привлечены данные многолетних количественных учетов орнитофауны на среднетаежных стационарах – Пригородном лесничестве в окрестностях г. Петрозаводска (1973–2010 гг.) и заповеднике «Кивач» (1977–1982 гг.).

Летние маршрутные учеты выполнялись на протяжении третьей декады мая – третьей декады августа. Для среднетаежных стационаров в виде исключения используются также данные учетов за первую-вторую декады мая. Методика маршрутного учета общепринятая, с применением дифференцированных полос обнаружения птиц – 25+25 м, 30+30 м, 35+35 м, 50+50 м, 75+75 м и более [Сазонов, 2004]. Частота использования различных полос учета при расчетах плотности тетеревиных птиц охарактеризована в табл. 1. К материалам таблицы следует добавить, что в ряде случаев, например при малом количестве учетных трансект на участке (16–20 км), приходилось искусственно завышать расчетную полосу с 20+20 и 25+25 метров, зарегистрированных в поле, до 35+35 и 50+50 м, чтобы не получить заведомо завышенные показатели плотности населения того или иного вида.

Таблица 1. Применение полос учета тетеревиных птиц при расчетах летней плотности их населения в карельской тайге

Название вида	Ширина полос обнаружения птиц (м) и количество случаев их использования									
	15+15	20+20	25+25	30+30	35+35	40+40	50+50	60+60	75+75	Всего
Глухарь – *Tetrao urogallus*	–	–	11	2	19	8	42	–	–	82
Рябчик – *Tetrastes bonasia*	–	1	38	5	17	3	14	–	–	78
Тетерев – *Lyrurus tetrix*	3	1	19	6	12	2	13	1	1	58
Белая куропатка – *Lagopus lagopus*	–	–	12	1	8	–	10	–	–	31

Летняя плотность населения тетеревиных (особей на 1000 га) рассчитывается по взрослым особям без включения в расчеты птенцов в выводках и молодых птиц. Исходя из соотношения полов в природе 1 : 1 у всех четырех видов тетеревиных [Семенов-Тян-Шанский, 1983], можно с рядом допущений принять, что показатель летней плотности населения (особей на 1000 га) может быть напрямую переведен в показатель гнездовой плотности – число пар на 1000 га [Сазонов, 2004]. Глухарь и тетерев – полигамные птицы, поэтому у них следует гово-

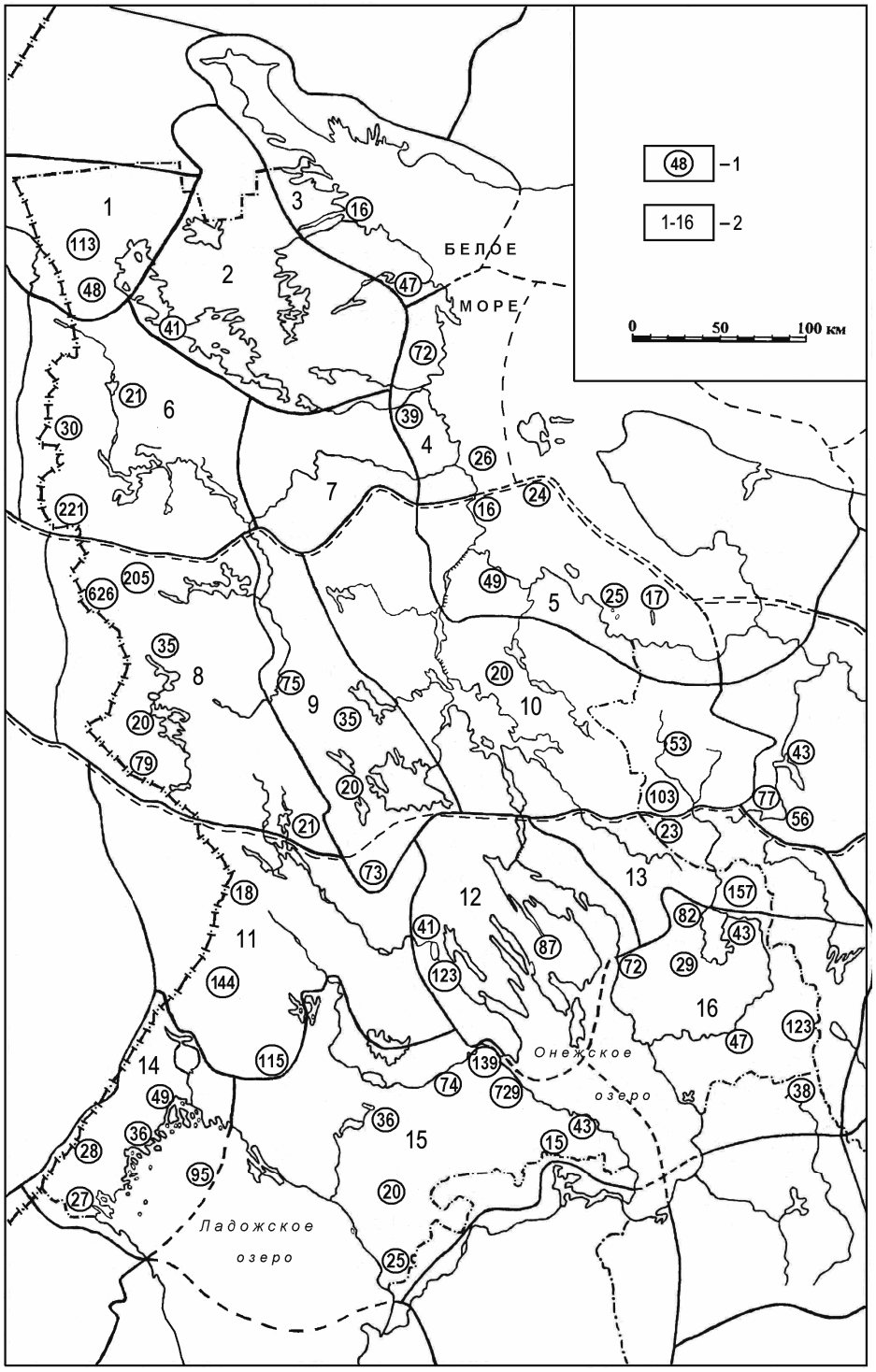


Рис. 1. Размещение ключевых участков исследований и объем летних учетов тетеревиных *Tetraonidae* в Карелии и сопредельных районах:

1 – ключевые участки и объем маршрутных учетов тетеревиных в летний период (количество км трансект); 2 – номера ландшафтно-орнитологических районов: 1 – Южнолапландский, 2 – Приполярный озерный, 3 – Приполярный беломорский, 4 – Северный беломорский, 5 – Южный беломорский, 6 – Куйтозерский, 7 – Северный аапа, 8 – Ребольский, 9 – Сегозерский сельговый, 10 – Выгозерский, 11 – Внутренняя Карелия, 12 – Заонежский, 13 – Северное Водлозерье, 14 – Северо-западное Приладожье, 15 – Ладожско-Онежский перешеек, 16 – Водлинский

рить о переводе показателя летней плотности в «условные пары» на 1000 га. Рябчик и белая куропатка – моногамные виды, у них показатель летней плотности реально соответствует числу гнездовых пар на 1000 га. Во время проведения учетов в третьей декаде мая и до середины ию-

ня (северотаежная подзона) рябчик и белая куропатка изредка регистрируются не поодиночке, а парами. Отсюда рассчитываемый показатель общей летней плотности (особи на 1000 га) будет заведомо выше показателя гнездовой плотности (пары на 1000 га). В этих случаях мы применяли только показатель гнездовой плотности; примеры подобных расчетов представлены ниже в материалах о летнем размещении рябчика и белой куропатки.

Как свидетельствует опыт проведения количественных учетов тетеревиных птиц в Водлозерском национальном парке на протяжении 1995–2005 гг., показатели летнего учета глухаря и тетерева показывают удовлетворительное совпадение с материалами весенних учетов на глухариных и тетеревиных токах: и по данным расчета плотности в особях на 1000 га, и по результатам подсчета абсолютного поголовья в условных парах на всю площадь карельской части парка [Холодов, 2001; Сазонов, 2007, 2011]. Движение летней численности рябчика в еловых лесах Пригородного лесничества возле Петрозаводска, по данным маршрутного учета за 1973–2002 гг. (гнездовых пар на 1000 га), практически полностью совпадает с изменениями абсолютной плотности населения вида (пар/км^2), выявляемыми по данным картирования гнездовых территорий рябчика на площади 200 га (см. ниже).

Суммарный объем летних маршрутных учетов тетеревиных птиц в Карелии составляет 4120 км (см. рис. 1). Из них в среднетаежной подзоне (южная Карелия) пройдено 2120 км трансект, в северотаежной подзоне – 2000 км трансект, в том числе переходная зоогеографическая полоса тайги 1335 км (средняя Карелия) и северная полоса тайги 665 км (северная Карелия).

Материалы зимних маршрутных учетов тетеревиных птиц в Карелии начиная с 1961 года ежегодно обрабатываются сотрудниками лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН [Данилов и др., 1978; Анненков, 1986, 1988, 1995; Госдоклад..., 1996–2010; Численность..., 1998–2003]. Средняя ширина полосы учета и вычисленные по ней коэффициенты пересчета линейных показателей (птиц на 10 км) в параметры плотности населения (особей на 1000 га) определяются согласно стандартной методике [Карпович, 1963; Зыкова, 1965]. Ширина учетной ленты и коэффициенты пересчета составляют соответственно для глухаря – 154 метра и 6,5; тетерева – 285 м и 3,5; рябчика – 75 м и 14,2; белой куропатки – 90 м и 11,0 [Данилов и др., 1978; Анненков, 1986; Госдоклад..., 1996–2002].

Стандартный расчет абсолютного поголовья тетеревиных в Карелии производится на лесопокрытую площадь, аналогично расчетам зимней численности охотничьих млекопитающих, то есть на 9702 тыс. га [Госдоклад..., 1999]. Из них по административному делению в северную Карелию приблизительно укладываются Лоухский, Кемский и Калевальский районы (2536 тыс. га), в среднюю Карелию – Муезерский, Сегежский и Беломорский районы (2417 тыс. га), в южную Карелию – Суоярвский, Кондопожский, Медвежьегорский, Пудожский, Прионежский, Пряжинский, Олонецкий, Питкярантский, территория г. Сортавала, Лахденпохский район (4748 тыс. га). Согласно более точному зоогеографическому районированию [Сазонов, 2004], в состав основных зоогеографических полос тайги Карелии входят следующие ландшафтно-орнитологические районы (табл. 2). Указанные параметры лесопокрытой площади, суммарно 9,7 млн га, определенные в стандартной методике авторов [Госдоклад..., 1996–1999], взяты нами за основу расчета зимнего абсолютного поголовья тетеревиных за все последующие годы, вплоть до 2009 г.

Таблица 2. Основные зоогеографические полосы тайги Карелии и перечень входящих в них ландшафтно-орнитологических и административных районов

Зоогеографические полосы тайги	Ландшафтно-орнитологические районы	Административные районы
Северная Карелия	Южнолапландский Приполярный озерный Приполярный беломорский Северный беломорский Куйтозерский Северный аапа	Лоухский Кемский Калевальский с территорией г. Костомукши
Средняя Карелия	Ребольский Сегозерский сельговый Выгозерский Южный Беломорский	Муезерский Сегежский Беломорский
Южная Карелия	Внутренняя Карелия	Суоярвский
	Заонежский	Кондопожский Медвежьегорский
	Водлинский Северное Водлозерье	Пудожский
	Ладожско-Онежский перешеек	Прионежский Пряжинский Олонецкий Питкярантский
	Северо-западное Приладожье	Территория г. Сортавала Лахденпохский

При проведении летних маршрутных учетов орнитофауны в качестве базового берется показатель учета птиц на одну объединенную единицу площади лесного ландшафта, включая болота и малые водоемы: пар/км^2 для воробьиных

птиц, особей на 1000 га для тетеревиных и т. д. Учет ведется на полную дальность обнаружения птиц, и в учетную полосу наряду с лесными массивами всегда входят болота и свежие вырубки, малые водоемы и мелкие сельхозугодья размером менее 100 га. Площадь указанных местообитаний в Карелии составляет около 14,1 млн га [Сазонов, 2004]. В расчетах зимнего и летнего абсолютного поголовья тетеревиных птиц мы применяем главным образом стандартный параметр лесопокрытой площади в 9,7 млн га; подобное представляется вполне справедливым в отношении таких лесных видов, как рябчик и глухарь, отчасти также в отношении тетерева. В качестве вспомогательного и только при расчетах летнего поголовья тетеревиных используется пересчетный параметр общей площади в 14,1 млн га. Последнее представляется особенно корректным в отношении белой куропатки, для которой болотные массивы служат основным и зачастую единственным местообитанием в карельской тайге.

Общее зонально-ландшафтное распределение тетеревиных

Общие тенденции зонально-ландшафтного распределения тетеревиных птиц в карельской тайге, в целях удобства изложения, анализируются ниже в повидовых очерках применительно к каждому из четырех видов тетеревиных.

Глухарь – *Tetrao urogallus*. Представитель северо-среднетаежной фаунистической группы, изначальный выходец из светлохвойной равнинной тайги Европы. Предпочитает редкостойные и осветленные формации тайги, в особенности заболоченные ландшафты с преобладанием сосновых местообитаний. Плотность населения глухаря, по данным ЛМУ, выше в переходной и северной зоогеографической полосе Карелии по сравнению с высокополнотными насаждениями южной Карелии (рис. 2). По материалам ЗМУ, за последние 15 лет показатели учета глухаря в южной Карелии оказываются даже несколько более высокими, чем в северотаежной подзоне (табл. 3).

Глухарь относится к ценотической группе птиц – индикаторов коренных хвойных древостоев [Сазонов, 2004]. Плотность его населения на ООПТ и ключевых участках с малонарушенными лесами в 1,5–2 раза выше, чем на трансформированных территориях (см. рис. 2). Будучи стенотопным видом, глухарь тесно зависит от размещения коренных сосновых лесов (в том числе болотных) не только как кормовой зимней стации, но и как места токовищ и стации гнездования. Поэтому сплошные концентрированные рубки и лесоосушительная мелиорация болотных массивов оказывают резко негативное воздействие на состояние его популяций.

Таблица 3. Показатели плотности и численности глухаря *Tetrao urogallus* в Карелии по данным летнего (ЛМУ) и материалам зимнего (ЗМУ) маршрутного учета

Показатели учета	Зоогеографические полосы тайги			Вся Карелия
	северная Карелия	средняя Карелия	южная Карелия	
ЛМУ-плотность, особей на 1000 га	8,1	7,8	6,0	6,8
ЗМУ-плотность, особей на 1000 га	2,8	2,7	3,2	2,9
ЛМУ-численность, птиц на 10 км	0,71	0,64	0,52	0,58
ЗМУ-численность, птиц на 10 км	0,43	0,41	0,50	0,44

Примечание. Данные ЛМУ приведены за 1983–2009 гг. (72 участка), материалы ЗМУ – за 1995–2008 гг. по 16 районам республики [Госдоклад..., 1996–2009].

Для глухаря менее губительны последствия сплошных концентрированных рубок в ландшафтах сильнозаболоченных, малопродуктивных и с минимальной сменой сосны лиственными породами (типы ландшафта 13 и 14 с преобладанием сосновых местообитаний) [Волков и др., 1990, 1995]. Так, на юге Суоярвского района (ландшафтно-орнитологический район Внутренняя Карелия) на участке Пийтсийоки численность глухаря восстановилась и характеризуется средними показателями (5,2 особи на 1000 га) уже к 1985 г., когда средний возраст лесонасаждений составил 30–45 лет, то есть спустя 35–50 лет после проведения интенсивных рубок. Рубки здесь носили условно-сплошной характер, и доля уцелевших недорубов с коренными хвойными древостоями, благодаря высокой степени заболоченности ландшафта, достигает 15–20 % общей лесной площади.

Гораздо более выражены и устойчивы негативные последствия для глухаря в ландшафтах слабозаболоченных, высокопродуктивных и с господством еловых местообитаний, в которых отмечается максимальная смена хвойных пород лиственными – Ладожско-Онежский перешеек (тип ландшафта 12), частично Заонежье (тип ландшафта 2), южная часть Пудожского района (типы ландшафта 6, 10 и 12) [Волков и др., 1990, 1995]. В сильно трансформированных лесных ландшафтах на юге Пудожского района численность глухаря на обследованных ключевых участках – Тубозеро, Кривцы и Колодозеро – была в 1984–2003 гг. чаще всего низкой (1–3 особи на 1000 га и менее). Последнее обусловлено в целом менее благоприятными

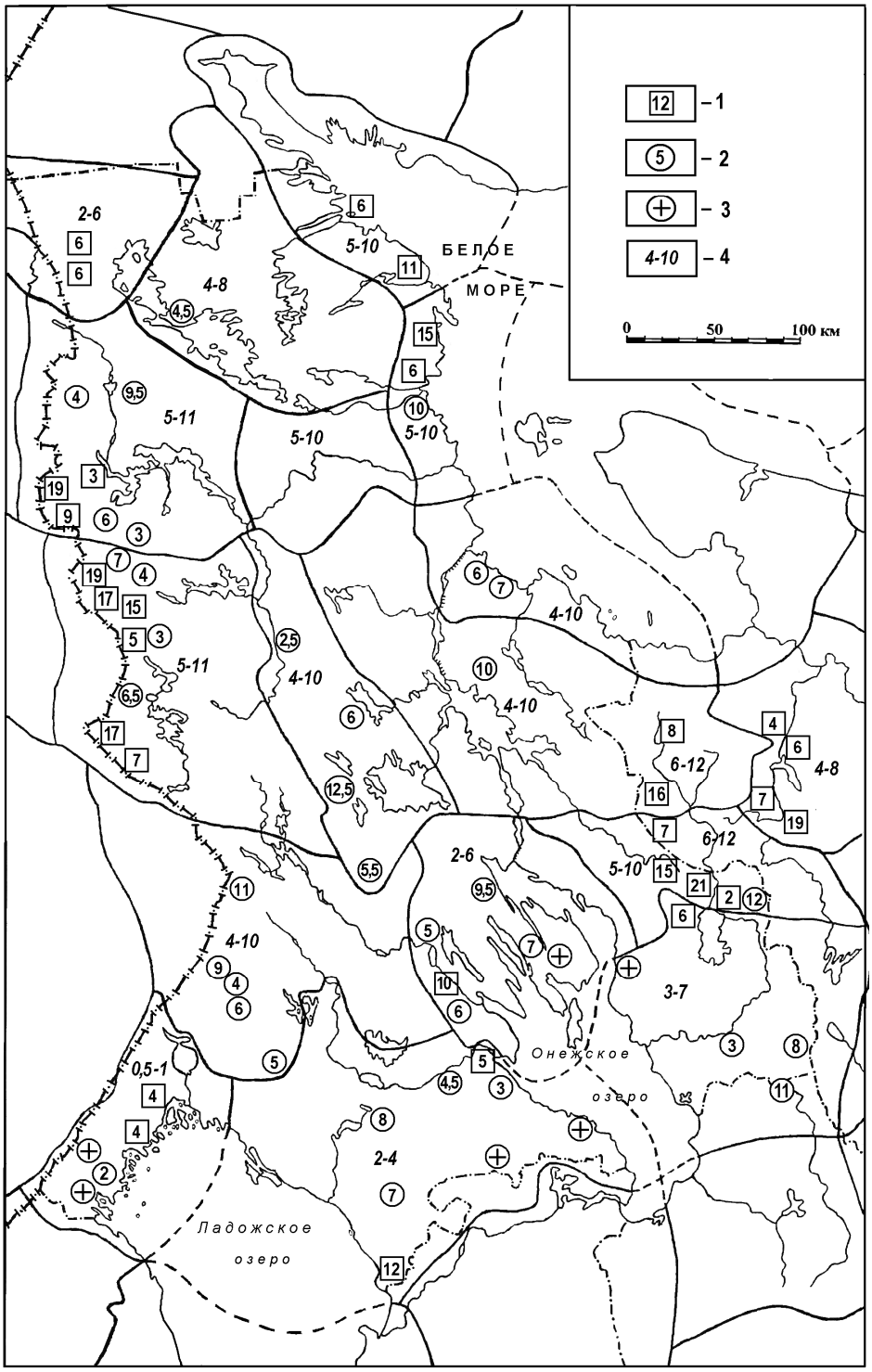


Рис. 2. Плотность населения глухаря *Tetrao urogallus* в летний период в Карелии и сопредельных районах:

1 – показатели плотности (особей на 1000 га) по данным летних маршрутных учетов на ООПТ и ключевых участках с преобладанием коренных лесов; 2 – то же на трансформированных территориях (сплошные рубки, мелиорация, аграрное освоение); 3 – вид не входит в материалы учетов (плотность менее 1 особи на 1000 га); 4 – оценки гнездовой плотности (условных пар на 1000 га)

для вида качествами среды обитания – господство производительных высокополнотных лесов с большой примесью лиственных пород, более плотная сеть населенных пунктов, традиционно высокий пресс охоты и как результат – перепромысел глухаря в ряде местностей.

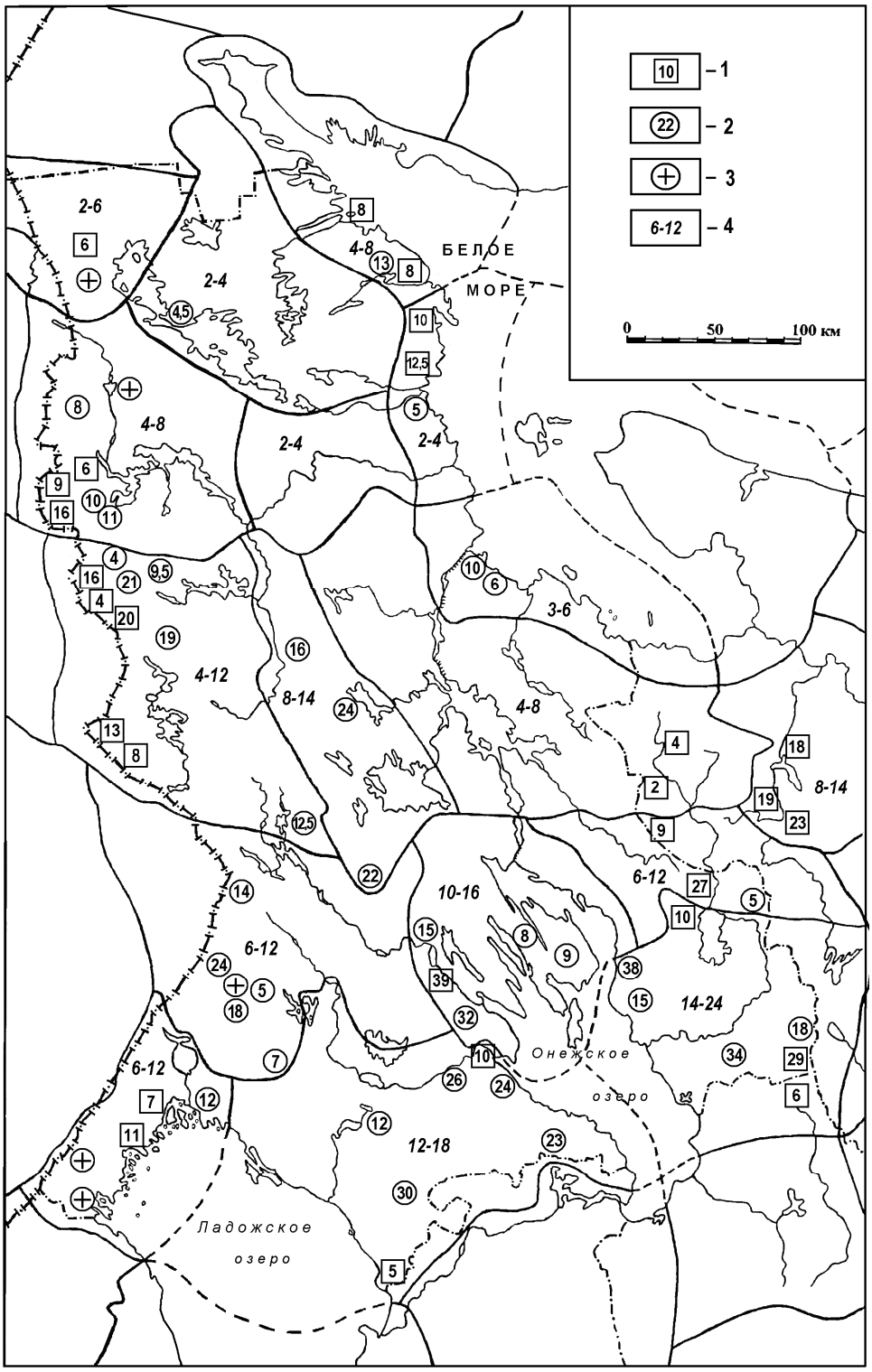


Рис. 3. Плотность населения рябчика *Tetrastes bonasia* в летний период в Карелии и сопредельных районах:

1 – показатели плотности (особей на 1000 га) по данным летних маршрутных учетов на ООПТ и ключевых участках с преобладанием коренных лесов; 2 – то же на трансформированных территориях; 3 – вид не входит в материалы учетов (плотность менее 1–3 особей на 1000 га); 4 – оценки гнездовой плотности (пар на 1000 га)

Рябчик – *Tetrastes bonasia*. Таежный вид, ведет свое происхождение из темнохвойных горных лесов юга Палеарктики – еловые и пихтовые древостои верхних поясов гор и особенно хвойно-широколиственные насаждения нижележащих горных поясов [Бёме, 1984; Сазо-

нов, 2004]. По сравнению с глухарем рябчик населяет гораздо более высокополнотные хвойные древостои. Оптимум ареала рябчика расположен южнее, чем у глухаря, и находится в хвойно-широколиственных лесах южной и отчасти средней подзоны тайги. В северотаежной подзоне и, в частности, на фоне столь характерного для Восточной Фенноскандии доминирования сосновых насаждений плотность населения рябчика заметно снижается.

По данным ЛМУ, плотность летнего населения рябчика в Карелии наиболее высокая в среднетаежных ландшафтах с преобладанием еловых местообитаний (рис. 3). В северной Карелии и на большей части территории средней Карелии показатели учета рябчика заметно снижаются вследствие доминирования заболоченных сосновых ландшафтов с низким плодородием лесных почв. Аналогичные тенденции в размещении рябчика регистрируются и по материалам ЗМУ (табл. 4).

Таблица 4. Показатели плотности и численности рябчика *Tetrastes bonasia* в Карелии по данным летнего (ЛМУ) и материалам зимнего (ЗМУ) маршрутного учета

Показатели учета	Зоогеографические полосы тайги			Вся Карелия
	северная Карелия	средняя Карелия	южная Карелия	
ЛМУ-плотность, особей на 1000 га	7,8	12,5	16,0	13,5
ЗМУ-плотность, особей на 1000 га	9,4	13,3	15,2	12,6
ЛМУ-численность, птиц на 10 км	0,53	0,82	1,03	0,87
ЗМУ-численность, птиц на 10 км	0,66	0,94	1,07	0,89

Примечание. Данные ЛМУ приведены за 1983–2009 гг. (70 участков), материалы ЗМУ – за 1995-2008 гг. по 16 районам республики [Госдоклад..., 1996–2009].

Рябчик относится к ценотической группе экологически пластичных лесных видов [Сазонов, 2004]. Он начинает заселять лиственно-хвойные молодняки возраста 10–12 лет, а массовое освоение видом молодняков происходит по достижении ими возраста 15–17 лет. Умеренные рубки лесов – рубки ухода и выборочные, а также сплошные узколесосечные положительно влияют на численность рябчика, так как способствуют омоложению возрастной структуры насаждений, увеличению степени мозаичности ландшафта, появлению шлейфа сероольшаников по опушкам и т. п. Поэтому на трансформированных территориях, пройденных сплошными рубками невысокой интенсивности и с оставлением достаточного количества недорубов, плотность населения рябчика зачастую превосходит показатели учета на ООПТ с малонарушенными лесами (см. рис. 3).

Рябчик, как вид, принадлежащий к филоценогенетическому комплексу птиц бореального пояса лесов [Сазонов, 2004], демонстрирует отчетливые положительные связи с повышением бонитета древостоев. Например, в сильнозаболоченных сосновых ландшафтах архангельского бассейна р. Илексы (Водлозерский парк) численность рябчика, как правило, низкая и составляет 2–4 и до 9 особей на 1000 га. Между тем на сопредельной территории Кожозерского ландшафтного заказника (Архангельская обл.), где распространены хвойные древостои более высокой производительности, с повышенными полнотами и большей примесью ели, а ландшафты характеризуются средней степенью заболоченности, плотность популяции рябчика увеличивается до 18–23 особей на 1000 га (см. рис. 3). На юге Пудожского района в елово-лиственных омоложенных лесах II–II,5 класса бонитета численность рябчика достигает еще больших величин: в елово-лиственных насаждениях 30–40 лет с примесью липы и фрагментами приспевающих ельников – 34 особи (участок Кривцы), в ельниках 60–100 лет с участием вяза – 37,5 особи на 1000 га (участок Тубозеро).

По отношению к производительности древостоев рябчик является прямой противоположностью глухарю, который принадлежит к филоценогенетическому комплексу птиц гипоарктического пояса лесов и негативно реагирует на повышение бонитета древостоев и увеличение полнот насаждений. Поэтому у глухаря в указанных примерах наблюдаются обратные, по сравнению с рябчиком, тенденции изменения численности: плотность в архангельском бассейне Илексы 7–8 и до 16 особей на 1000 га, на Кожозерье 4–7 и до 19 особей на 1000 га (2003 – год подъема численности), в производительных еловых лесах на юге Пудожского района 1–3 и до 8 особей на 1000 га (см. рис. 2).

Как свидетельствуют данные длительного мониторинга движения численности рябчика на стационарах в южной Карелии в 1961–1985 гг., популяции вида подвержены циклическим колебаниям поголовья [Ивантер, 1973; Анненков, 1986]. По наблюдениям в еловых ландшафтах западного Прионежья – ельниках Пригородного лесничества в окрестностях Петрозаводска (1973–2010) и елово-сосновых сельговых лесах в заповеднике «Кивач» (1977–1980), плотность населения рябчика испытывает периодические колебания (табл. 5–6; рис. 4). Благодаря достаточно большой плотности населения и более высокой плодовитости рябчик по сравнению с другими видами

Таблица 5. Изменение летней численности рябчика *Tetrastes bonasia* в еловых лесах западного Прионежья за 1973–1983 гг.

Показатели учета	Пригородное лесничество Петрозаводска, ельники 81–85 лет				Заповедник «Кивач», елово-сосновые сельговые леса 140–170 лет			Пригородное лесничество, ельники 90–91 года		
	1973	1974	1975	среднее	1977	1979	среднее	1982	1983	среднее
Общая плотность населения, особей на 1000 га	29,4	35,7	47,6	37,6	63,6	40,7	52,2	31,6	35,7	33,7
Гнездовая плотность по данным маршрутного учета, пар на 1000 га	21,0	30,6	34,0	28,5	45,5	33,3	39,4	26,3	35,7	31,0
Абсолютная плотность, пар/км^2 по данным картирования гнездовых территорий (абс. пар на 200 га)	3,5 (7)	3,0 (6)	3,0 (6)	3,2	+	+	+	3,0 (6)	3,0 (6)	3,0

Таблица 6. Изменение летней численности рябчика *Tetrastes bonasia* в еловых лесах западного Прионежья за 1984–2002 гг.

Показатели учета	Пригородное лесничество Петрозаводска, ельники 92–100 лет										
	1984	1985	1986	1987	1988	1989		1990	1991	1992	среднее
1	2	3	4	5	6	7		8	9	10	11
Общая плотность летнего населения, особей на 1000 га	11,1	18,6	16,7	22,6	24,1	17,9		17,9	+	+	18,4
Гнездовая плотность населения по данным маршрутного учета, пар на 1000 га	11,1	18,6	16,7	22,6	15,1	17,9	17,9	+	+		17,1
Абсолютная плотность, пар/км^2 по данным картирования гнездовых территорий (абс. пар на 200 га)	+	1,0 (2)	1,5 (3)	+	2,5 (5)	1,5 (3)		2,0 (4)	+	+	1,7
Показатели учета	Пригородное лесничество Петрозаводска, ельники 101–110 лет										
	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	среднее
Общая плотность населения, особей на 1000 га	11,4	20,4	9,0	10,8	11,2	14,5	13,0	12,3	20,4	19,0	14,2
Гнездовая плотность по данным маршрутного учета, пар на 1000 га	11,4	10,2	9,0	10,8	11,2	11,6	10,4	9,8	16,3	19,0	12,0
Абсолютная плотность, пар/км^2 по данным картирования гнездовых территорий (абс. пар на 200 га)	1,0 (2)	+	1,0 (2)	1,5 (3)	1,5 (3)	1,0 (2)	1,5 (2)	2,0 (4)	2,0 (4)	2,0 (4)	1,5

тетеревиных способен быстрее восстанавливать свою численность после спадов; обычно снижение поголовья восполняется уже через один-два года [Анненков, 1995].

Тетерев – *Lyrurus tetrix*. Вид лесной палеарктической фауны. Распространен по всей лесной зоне России, от лесостепи до северных окраин тайги и частично лесотундры. Изначально тетерев происходит, очевидно, из лесостепных ландшафтов Евразии, включая европейскую часть страны и Западную Сибирь. Хозяйственная деятельность человека на Севере – расчистка лесов под пашни, ведение подсечного хозяйства, сведение лесов для нужд углежжения, появление узколесосечных и затем сплошных концентрированных вырубок повлекли за собой существенное расширение ареала и увеличение численности тетерева в таежных регионах. В тайге тетерев принадлежит к ценотической группе пионерных видов [Сазонов, 2004], он заселяет свежие и зарастающие вырубки, вплоть до стадии формирования на них плотносомкнутых лиственно-хвойных молодняков возраста 15–30 лет. К числу предпочитаемых тетеревом местообитаний относятся также перелески и мелколесье на месте заброшенных сельхозугодий, лиственно-хвойные леса в речных долинах, лесные массивы на окраинах болот-ягодников.

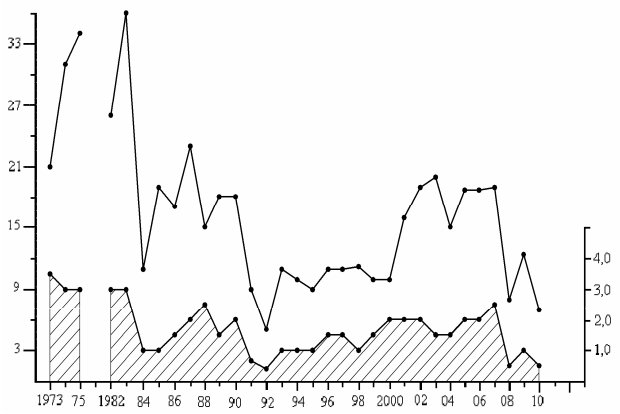


Рис. 4. Изменение численности рябчика *Tetrastes bonasia* в еловых лесах Пригородного лесничества (окрестности г. Петрозаводска) за 1973–2010 гг.

По оси ординат слева – гнездовая плотность пар на 1000 га по данным маршрутного учета, справа – абсолютная плотность пар/км^2 по данным картирования гнездовых территорий (заштрихованная нижняя часть графика)

Плотность населения тетерева в местностях с преобладанием вторичных лесов, возникших после сплошных рубок или в результате аграрного освоения лесных земель, заметно выше по сравнению с ООПТ и малонарушенными лесами (рис. 5). По направлению к северу показатели учета тетерева, как правило, снижаются. Исключение составляют некоторые районы средней Карелии, например Сегежский и Муезерский (Выгозерский и Ребольский ландшафтно-орнитологические районы), где, по данным ЛМУ и особенно по материалам ЗМУ, отмечаются высокие параметры плотности населения. По материалам ЗМУ, в средней (переходной) зоогеографической полосе Карелии тетерев даже выходит на первое место по обилию среди тетеревиных птиц (табл. 7). В ряде прибеломорских районов с распространением первичных приморских березняков или послепожарных лиственных молодняков в отдельные годы регистрируются довольно высокие показатели летней численности вида (17,5–21 особь на 1000 га).

На протяжении 1988–1992 гг. в некоторых северотаежных местностях тетерев увеличивает свою численность, в частности, в пригородной зоне г.Костомукши, где ведутся активные лесозаготовки и появляются большие массивы свежих вырубок. Параллельно наблюдается рост поголовья вида в сопредельных глухих таежных урочищах на участке Каливо в заповеднике «Костомукшский». Последний участок практически не затронут хозяйственной деятельностью человека, но пройден старыми выборочными рубками и давними пожарами вдоль озерно-речной системы Каливо [Сазонов, 1997]. Однако наступившая затем общая депрессия численности тетеревиных (1993–1999 г.) полностью приостановила наметившиеся тенденции к росту поголовья тетерева.

Таблица 7. Показатели плотности и численности тетерева *Lyrurus tetrix* в Карелии по данным летнего (ЛМУ) и материалам зимнего (ЗМУ) маршрутного учета

Показатели учета	Зоогеографические полосы тайги			Вся Карелия
	северная Карелия	средняя Карелия	южная Карелия	
ЛМУ-плотность, особей на 1000 га	7,6	9,1	11,8	10,3
ЗМУ-плотность, особей на 1000 га	11,1	13,4	12,4	12,3
ЛМУ-численность, птиц на 10 км	0,55	0,87	0,75	0,75
ЗМУ-численность, птиц на 10 км	3,17	3,83	3,54	3,51

Примечание. Данные ЛМУ приведены за 1983–2009 гг. (54 участка), материалы ЗМУ – за 1995–2008 гг. по 16 районам республики [Госдоклад..., 1996–2009].

Белая куропатка – *Lagopus lagopus*. Гипоарктический вид с оптимумом ареала в южной кустарниковой тундре и лесотундре. Широко населяет также заболоченные ландшафты северной и средней тайги, где приурочена преимущественно к крупным болотным массивам. Белая куропатка положительно реагирует на сплошные рубки лесов. На свежих и зарастающих вырубках (до формирования сомкнутых лиственно-хвойных молодняков) увеличиваются запасы кормов для нее, особенно веточных кормов в осенне-зимний период, а также ягод и беспозвоночных в весенне-летний сезон. Белая куропатка не избегает болотных массивов, пройденных лесоосушительной мелиорацией и занятых культурами сосны или оставленных под естественное заращивание. Сюда ее привлекает возросший уровень вегетации древесных пород и кустарничковых растений, разрастающихся вдоль мелиоративных канав – береза, виды ив, карликовая березка, голубика, багульник, андромеда и др. На отдельных участках осушенных болот в южной Карелии порой наблюдается очень высокая послегнездовая плотность белой куропатки – до трех выводков на 50 га [Анненков, 1995].

Сведения по размещению и численности белой куропатки в тайге европейской России в летний сезон крайне скудны, а данные по гнездовой плотности в таежных ландшафтах совсем отсутствуют [Потапов, 1985; Анненков, 1995; Воронин, 1995]. Поэтому ниже мы приводим

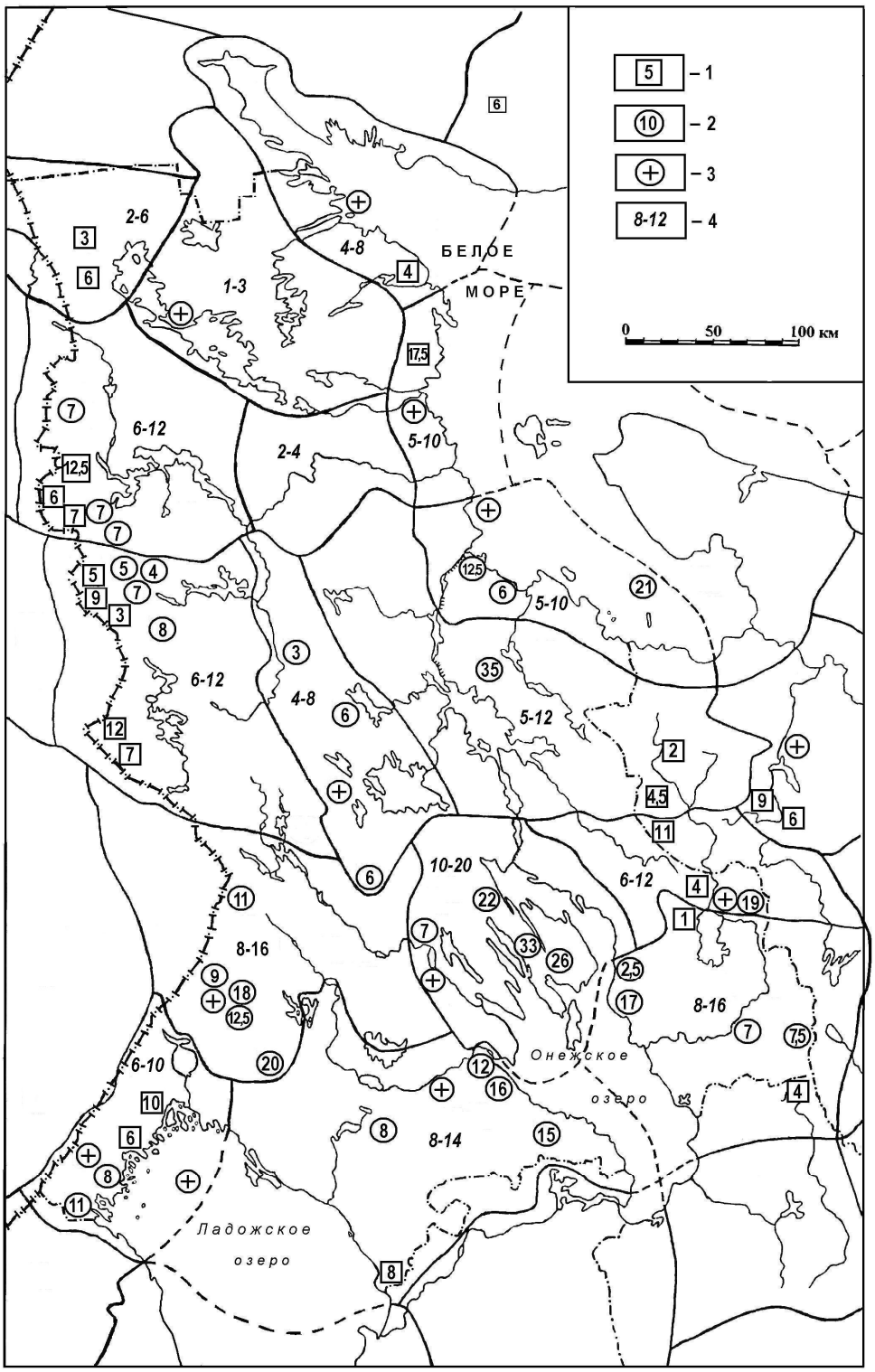


Рис. 5. Плотность населения тетерева *Lyrurus tetrix* в летний период в Карелии и сопредельных районах:

1 – показатели плотности (особей на 1000 га) по данным летних маршрутных учетов на ООПТ и ключевых участках с преобладанием коренных лесов; 2 – то же на трансформированных территориях; 3 – вид не входит в материалы учетов (плотность менее 1–3 особей на 1000 га); 4 – оценки гнездовой плотности (условных пар на 1000 га)

подробные материалы по летней численности белой куропатки, собранные в Карелии и сопредельных районах за 1984–2004 гг. (табл. 8).

В условиях южной Карелии показатели встречаемости и обилия белой куропатки выше всего в сильнозаболоченных лесных местно-

Таблица 8. Летняя численность белой куропатки *Lagopus lagopus* в Карелии и сопредельных районах

Год учета и участок		Показатели летнего учета						
		Учтено особей	В том числе гнездовых пар	В пересчете на 10 км		Полоса учета (м)	Летняя плотность	
				общий (особи)	гнездовой (пары)		общая, ос./1000 га	гнездовая, пар/1000 га
1		2	3	4	5	6	7	8
1984	Пригородное и Лососинское лесничество окр. Петрозаводска 150 км	1 (выводок)	1	0,07	0,07	25+25	1,3	1,3
1985	Пийтсийоки 115 км	1	1	0,09	0,09	25+25	1,7	1,7
1986	Совдозеро 73 км	1 (выв.)	1	0,14	0,14	25+25	2,7	2,7
1987	Крошнозеро 50 км	2 (выв.)	1	0,40	0,20	50+50	4,0	2,0
	Самбольское урочище окр. Петрозаводска							
1985	35 км	3	2	0,86	0,57	50+50	8,6	5,7
1986	18 км	2	1	1,11	0,55	50+50	11,1	5,6
1987	26 км	2	1	0,77	0,38	50+50	7,7	3,8
	Паанаярви							
1988	44 км	4	2	0,90	0,45	25+25	18,2	9,1
1989	48 км	3	3	0,63	0,63	25+25	12,5	12,5
1989	Софпорог 40 км	1 (выв.)	1	0,25	0,25	35+35	3,6	3,6
1989	Царь-порог, зап.«Костомукшский» 28 км	1 (выв.)	1	0,36	0,36	35+35	5,1	5,1
1990	Каливо, зап. «Костомукшский» 71 км	2	1	0,28	0,14	25+25	5,6	2,8
1990	Тикша 80 км	1	1	0,13	0,13	25+25	2,5	2,5
1991	Кузема 39 км	1	1	0,26	0,26	25+25	5,1	5,1
1992	Вокнаволок 18 км	1 (выв.)	1	0,56	0,56	50+50	5,6	5,6
	Вирьма							
1992	20 км	3	2	1,50	1,00	35+35	21,4	14,3
1993	29 км	2	1	0,69	0,34	30+30	11,5	5,7
1993	Онежские шхеры (архипелаг) 25 км	3 (1 выв.)	3	1,20	1,20	50+50	12,0	12,0
1994	Шуйостровский архипелаг 7 км	1	1	1,43	1,43	50+50	14,3	14,3
1994	Кузова (архипелаг) 11 км	4 (2 выв.)	2	3,64	1,82	50+50	36,4	18,2
1994	Кожозеро Архангельская обл. 43 км	1	1	0,23	0,23	25+25	4,7	4,7
1995	Новгудский НП «Водлозерский» 44 км	1	1	0,23	0,23	25+25	4,5	4,5
1995	Охтанъярви и Войница 51 км	2	2	0,39	0,39	35+35	5,6	5,6
1998	Керажозеро НП «Водлозерский» 53 км	1	1	0,19	0,19	25+25	3,8	3,8
1998	Кузова (архипелаг) 10 км	3 (выв.)	2	3,00	2,00	50+50	30,0	20,0
1998	Керетьский архипелаг 16 км	2	1	1,25	0,63	50+50	12,5	6,3
1999	Новгудский 42 км	1	1	0,24	0,24	35+35	3,4	3,4
1999	Сойдозеро, Вологодская обл. 38 км	2	1	0,53	0,26	35+35	7,5	3,8
1999	Толвоярви 34 км	2	1	0,59	0,29	35+35	8,4	4,2
2003	Сыроватка 55 км	4 (выв.)	3	0,73	0,55	25+25	14,5	10,9
2003	Лексозеро 22 км	1	1	0,45	0,45	35+35	6,5	6,5
2004	Кривой Пояс, Архангельская обл. 65 км	1	1	0,15	0,15	25+25	3,1	3,1

стях – Внутренняя Карелия, Северное Водлозерье, бассейн р. Шуи и др. (рис. 6). В плакорной средней тайге она поселяется исключительно на крупных болотах и в заболоченных лесах по их окрайкам. По направлению к северу летняя плотность населения вида увеличивается с 3,2 особи в средней тайге до 6,6–7,3 особи на 1000 га в северотаежной подзоне республики (табл. 9). Средняя гнездовая плотность белой куропатки в Карелии – 5,4 пары на 1000 га, что примерно в два раза ниже показателя зимнего учета (10,6 особи на 1000 га). Зимняя численность белой куропатки сильно колеблется по годам и зависит, очевидно, от прикочевки птиц с Севера – из районов Прибеломорья и более отдаленных регионов тундры

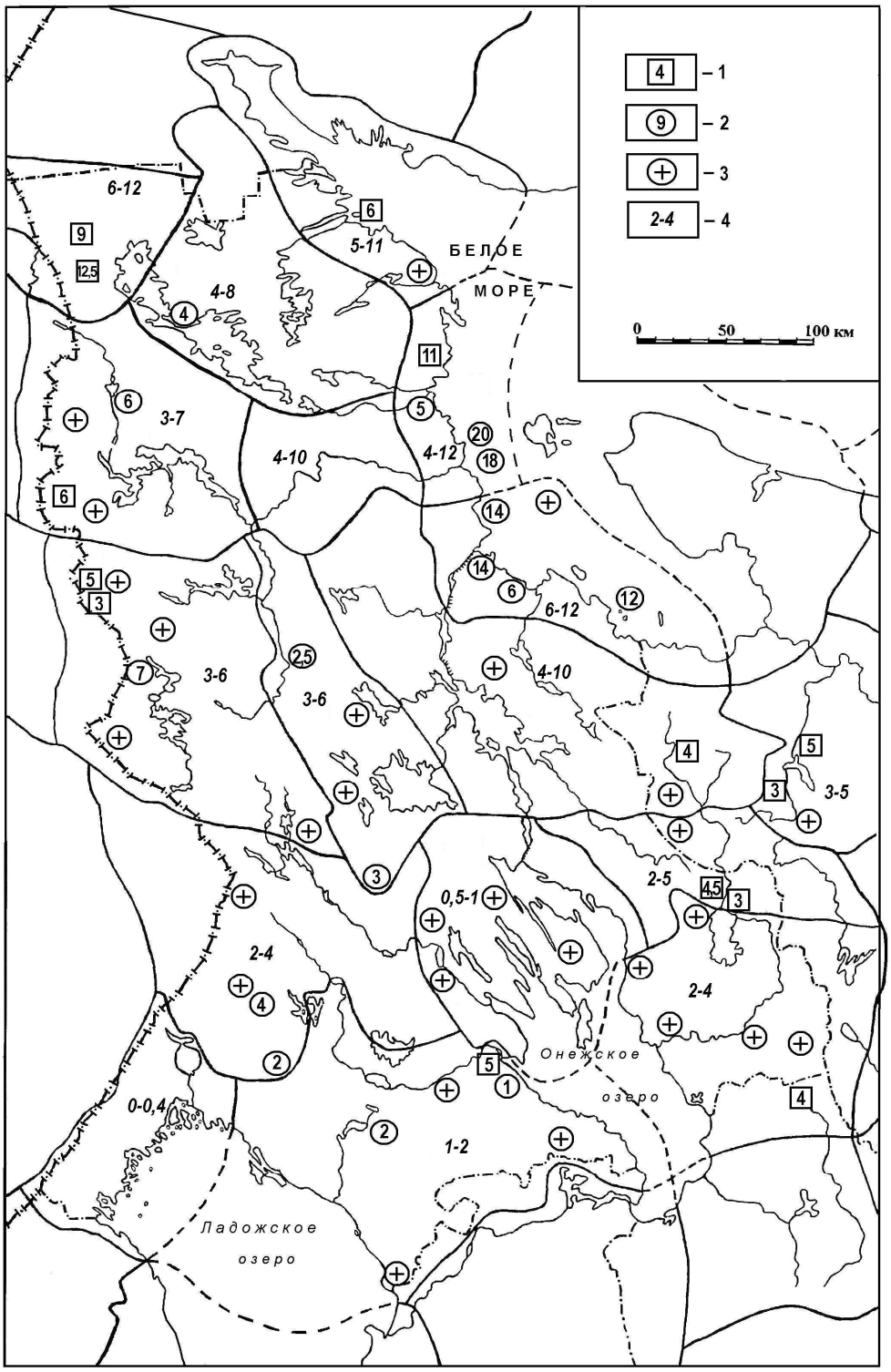


Рис. 6. Плотность населения белой куропатки *Lagopus lagopus* в летний период в Карелии и сопредельных районах:

1 – показатели гнездовой плотности (особей и пар на 1000 га) по данным летних маршрутных учетов на ООПТ и в коренных лесах; 2 – то же на трансформированных территориях; 3 – вид не входит в материалы учетов (плотность менее 1 особи на 1000 га); 4 – оценки гнездовой плотности (пар на 1000 га)

и лесотундры. По этой причине показатели ЗМУ для белой куропатки наивысшие в условиях материковой средней Карелии. В Сегежском и Муезерском районах они достигают 17,8 и 15,6 особи на 1000 га по материалам за 1995–2008 гг. [Госдоклад..., 1996–2009].

Таблица 9. Показатели плотности и численности белой куропатки *Lagopus lagopus* в Карелии по данным летнего (ЛМУ) и материалам зимнего (ЗМУ) маршрутного учета

Показатели учета	Зоогеографические полосы тайги			Вся Карелия
	северная Карелия	средняя Карелия	южная Карелия	
ЛМУ-плотность, особей на 1000 га	7,3 материк (19,1 архипелаги)	6,6 материк (13,2 архипелаги)	3,2	5,4
ЗМУ-плотность, особей на 1000 га	12,0	13,9	5,9	10,6
ЛМУ-численность, птиц на 10 км	0,53 материк (1,91 архипелаги)	0,43 материк (1,32 архипелаги)	0,22	0,37
ЗМУ-численность, птиц на 10 км	1,9	1,27	0,54	0,96

Примечание. Данные ЛМУ приведены за 1984–2004 гг. (23 участка), материалы ЗМУ – за 1995–2008 гг. по 16 районам республики [Госдоклад..., 1996–2009].

Наиболее высокие показатели летней численности белой куропатки регистрируются в тех ландшафтно-орнитологических районах Карелии, где широко распространены местообитания лесотундрового облика, максимально приближенные к исконным стациям данного вида (см. рис. 6). Это прежде всего низкогорные ландшафты бассейна оз. Паанаярви с горными тундрами и субальпийскими березовыми криволесьями (оценка плотности – 6–12 особей на 1000 га), а также островные экосистемы архипелагов Белого моря – вороничные тундры и первичные приморские березняки (10–20 особей на 1000 га). Довольно плотно заселены белой куропаткой и сильнозаболоченные равнинные ландшафты Прибеломорья (4–12 особей на 1000 га).

В летних учетах белая куропатка встречается реже других тетеревиных, а плотность ее населения в плакорных лесных ландшафтах наиболее низкая. Поэтому для белой куропатки – в гнездовое время достаточно редкой и демонстрирующей зимой широкий диапазон колебаний численности – трудно судить о многолетних тенденциях в динамике популяций. Но все же обращает на себя внимание некоторое уменьшение показателей летней встречаемости и обилия вида в 1993–1999 гг.; еще более существенным оказывается снижение зимней численности белой куропатки в 1994–1999 и последующие годы (2005–2009 гг.).

Заключение

В настоящей работе впервые для условий таежной зоны европейской России подведены итоги широкомасштабных летних маршрутных учетов тетеревиных птиц в Карелии, обобщены материалы по летнему размещению и плотности населения тетеревиных в зонально-ландшафтном аспекте. Полученные материалы изложены в сопоставлении с данными по зимнему маршрутному учету тетеревиных. Средняя плотность населения тетеревиных птиц в Карелии, соответственно по результатам летних и зимних маршрутных учетов, составляет: глухарь – 6,8 и 2,9 особи на 1000 га, рябчик – 13,5 и 12,6 ос., тетерев – 10,3 и 12,3 ос., белая куропатка – 5,4 и 10,6 ос. на 1000 га.

Автор выражает искреннюю и глубокую благодарность за предоставленные сведения о размещении и численности тетеревиных птиц и большую помощь в сборе полевых материалов участникам совместных комплексных экспедиций по карельской и архангельской тайге А. Н. Громцеву, А. В. Кравченко, Ю. П. Курхинену, Ю. В. Преснухину, А. М. Шелехову, С. А. Позднякову, В. К. Антипину, В. А. Коломыцеву, Н. М. Осипову, Р. В. Хохлову, Е. В. Холодову, В. Н. Мамонтову.

Литература

Анненков В. Г. Изменение численности тетеревиных птиц Карелии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1986. С. 48–53.

Анненков В. Г. Численность и охрана тетеревиных птиц // Природные ресурсы Карелии, их использование и охрана. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. С. 97–111.

Анненков В. Г. Тетеревиные птицы Карелии (биология, динамика популяций, перспективы использования): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1995. 26 с.

Анненков В. Г. Мониторинг многолетних изменений численности тетеревиных птиц Карелии / 50 лет Карельскому научному центру РАН: юбилейная научная конференция. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1996. С. 29–31.

Бёме Р. Л. Особенности распространения горных птиц южной Палеарктики (эндемизм горной авифауны) // Орнитология. М.: Изд. МГУ, 1984. Вып. 19. С. 3–12.

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

Волков А. Д., Громцев А. Н., Еруков Г. В. и др. Экосистемы ландшафтов запада северной тайги (структура, динамика). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. 194 с.

Воронин Р. Н. Белая куропатка // Фауна Европейского Северо-Востока России. Птицы. Неворобьиные. СПб.: Наука, 1995. Т. 1, ч. 1. С. 115–136.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия в 1995–2009 году. Петрозаводск, 1996–2010.

Данилов П. И., Зимин В. Б., Ивантер Э. В., Анненков В. Г. Материалы по численности тетеревиных птиц в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 1978. С. 54–67.

Данилов П. И., Ивантер Э. В., Белкин В. В., Николаевский А. А. Изменения численности охотничьих зверей Карелии по материалам зимних маршрутных учетов // Там же. С. 128–159.

Зыкова Л. Ю. Численность тетеревиных птиц в 12 центральных областях европейской части РСФСР по данным зимних маршрутных учетов // Труды Окского гос. заповедника. 1965. Вып. 6.

Ивантер Э. В. Материалы по экологии рябчика // Труды гос. заповедника «Кивач». 1973. Вып. 2. С. 126–147.

Карпович В. Н. Учет численности боровой дичи маршрутным способом на больших площадях // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд. АН СССР. 1963. С. 12–19.

Потапов Р. Л. Отряд курообразные (Gallifirmes). Семейство тетеревиные (Tetraonidae). Л.: Наука, 1985. 683 с.

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

Сазонов С. В. Зоогеографический анализ фауны и населения птиц северной части Водлозерского национального парка // Итоги инвентаризации и мониторинга разнообразия природного наследия Водлозерского национального парка. Петрозаводск, 1999. С. 40–48.

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

Сазонов С. В. Птицы // Материалы инвентаризации природных комплексов и природоохранная оценка территории «Чукозеро». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 77–85.

Сазонов С. В. Птицы тайги Беломоро-Онежского водораздела. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 502 с.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Биология размножения тетеревиных птиц на Севере. М.: Наука, 1983. 64 с.

Холодов Е. В. Динамика численности млекопитающих и птиц в южной части территории национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 220–222.

Численность и распределение охотничьих животных в Республике Карелия в 1998–2003 году. Информационный бюллетень. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998–2003.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

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

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

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 101–107

УДК 598.233:591.5

ЧЕРНОШЕЙНАЯ ПОГАНКА *PODICEPS NIGRICOLLIS* C. L. BREHM В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ: ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ И ПЕРВЫЙ ФАКТ ГНЕЗДОВАНИЯ

Н. П. Иовченко

Санкт-Петербургский государственный университет

В Ленинградской области было известно 10 встреч черношейной поганки *Podiceps nigricollis* C. L. Brehm в 1937 г. и в период между 1959 и 1999 годами. В 2011 г. на территории бывших иловых площадок Юго-западных очистных сооружений Санкт-Петербурга обнаружена пара. В 2012 г. там же установлен факт гнездования и доказано наличие двух выводков за сезон. Птенцы первого выводка вылупились примерно 7–8 июня, второго – 16–17 июля. Приводятся подробные сведения о местообитаниях и особенностях размножения. Анализ данных о находках в соседних странах показал, что пять лет из восьми, когда черношейная поганка встречалась в Ленинградской области, она наблюдалась также в Финляндии и/или Эстонии. Вероятно, в эти годы инвазии были наиболее выраженными. Увеличение числа встреч и ранние сроки весенних миграций в 2011 и 2012 годах могут быть обусловлены последствиями аномально жаркого и засушливого лета в основной части ареала в России в 2010 г. Санкт-Петербург (59°49' с. ш., 30°08' в. д.) является самым северным местом доказанного гнездования. Формирование пар на местах зимовок или миграционных стоянках служит одним из факторов, позволяющих этому виду размножаться далеко за пределами основного ареала, где вероятность встречи партнеров крайне мала, и даже иметь два выводка, несмотря на увеличение миграционного пути.

Ключевые слова: *Podiceps nigricollis* C. L. Brehm, расселение, инвазии, факты гнездования, два выводка за сезон, местообитания, Ленинградская область.

N. P. Iovchenko. THE BLACK-NECKED GREBE *PODICEPS NIGRICOLLIS* C. L. BREHM IN THE LENINGRAD REGION: HISTORY OF EXPANSION AND FIRST BREEDING RECORD

In the Leningrad Region, the Black-necked Grebe *Podiceps nigricollis* C. L. Brehm was recorded 10 times in 1937 and between 1959 and 1999. In 2011, a pair was observed in one of the reservoirs of the former sludge beds of the South-West Wastewater Treatment Plant of St. Petersburg. In 2012, the first breeding record and two broods per season were detected at the same site. First brood chicks hatched at around June 7–8, the second – July 16–17. Detailed information on habitats and breeding features is presented. An analysis of data on the species occurrence in the neighboring countries showed that in five of the eight years when the Black-necked Grebe was found in the Leningrad Region it was also observed in Finland and/or Estonia. Presumably, in these years invasions were most pronounced. The increased abundance and early arrival in 2011 and 2012 may be a result of the abnormally hot and dry summer in the main breeding range in Russia in 2010. St. Petersburg (59°49' N, 30°08' E) is the northernmost place of proven breeding of the Black-necked Grebe. Pair-formation in

the wintering grounds or migration staging areas is one of the factors that allows this species to breed far away from the main breeding range, in places where the probability of meeting a partner is extremely limited, and even to raise two broods, despite greater migration distance.

K e y w o r d s: *Podiceps nigricollis* C. L. Brehm, expansion, invasions, breeding records, double brooding, habitats, Leningrad Region.

Введение

На Северо-Западе России известны лишь единичные встречи черношейной поганки *Podiceps nigricollis* C. L. Brehm. В Ленинградской области она впервые зарегистрирована 22 августа 1937 г. – две молодые птицы были застрелены на Карельском перешейке (Säkkijärvi – ныне Кондратьево) [Koskimies, 1979]. Позже, до 1980-х годов этот вид наблюдался только четыре раза: 3 июня 1959 г. в районе п. Кузнечное [Мальчевский, Пукинский, 1983], в последних числах мая 1967 г. пара токующих птиц в бухте у о. Кильпола на Ладожском озере [Иовченко, 2011], в июне 1973 г. в устье р. Пильчужни в юго-восточном Приладожье [Носков и др., 1981] и в конце мая 1979 г. на рыборазводных прудах у д. Коваши в Ломоносовском районе, где две пары плавали недалеко от берега и токовали [Мальчевский, Пукинский, 1983]. В 1995 г. одиночные птицы отмечены на заросших мелководьях у островов Сескар (20 июня) и Малый Березовый (21 июня) на Финском заливе [Иовченко и др., 2004]. 26 мая 1999 г. одна особь держалась на Малом плесе оз. Большого Ракового [Iovchenko, Chuiko, 2001]. В 2011 г. пара черношейных поганок была впервые обнаружена в Сосновой Поляне на территории бывших иловых площадок Юго-западных очистных сооружений ГУП «Водоканал Санкт-Петербурга», где исследования проводились с 2008 г. [Иовченко, 2011]. Известны также две встречи черношейной поганки в позднеосеннее и зимнее время: 22 октября 1994 г. одиночная особь отмечена в Нижнесвирском заповеднике в заливе Лахта [Ковалев и др., 1996] и 3 февраля 1996 г. птица в зимнем оперении наблюдалась на р. Охте в Санкт-Петербурге [Бирина, 2002].

Спорадическое гнездование за пределами ареала для черношейной поганки характерно [Cramp, Simmons, 1977], поэтому встречи птиц парами в репродуктивный период с признаками брачного поведения позволяли предполагать возможность размножения этого вида в Ленинградской области.

Результаты

В 2012 г. на территории бывших иловых площадок Юго-западных очистных сооружений ГУП «Водоканал Санкт-Петербурга» (59°49' с. ш., 30°08' в. д.) впервые установлен факт гнездования черношейной поганки и доказано наличие двух выводков за сезон в Ленинградской области. Пара была обнаружена при первом посещении территории 17 мая на водоеме, расположенном в 300 м от места регистрации черношейных поганок в 2011 г. [Иовченко, 2011]. Птицы держались в районе небольшой колонии озерных чаек *Larus ridibundus*, сформировавшейся на узком островке длиной 7–8 м и максимальной шириной приблизительно 1,5 м. На этом островке располагалось порядка 35 гнезд чаек. Примерно в 2 м от него находились еще три островка, совсем маленьких, на одном из которых рядом с гнездом чайки позже было найдено гнездо черношейной поганки (рис. 1).

Известно, что черношейные поганки часто поселяются в колониях чаек *Larus* и крачек *Chlidonias, Sterna.* На соседнем водоеме, отделенном бетонной перегородкой, на островках среди растущих в воде и частично погибших кустов ивы также располагались групповые поселения озерной чайки, в общей сложности около 50 пар. 15–20 пар гнездились и на следующем пруду. Тем не менее для первого гнезда черношейные поганки выбрали именно этот водоем. Причина, вероятно, в том, что среди четырех иловых площадок (площадь каждой 170 х 75 м), с единым режимом заполнения их водой, в настоящее время данный водоем отличается максимальной продуктивностью. До 2010 г. уровень воды был очень низким, вследствие чего на этой площадке практически не оставалось открытых участков, она была полностью покрыта густыми зарослями рогоза широколистного *Typha latifolia* и в меньшей степени – тростника обыкновенного *Phragmites australis*. Весной 2010 г. уровень воды подняли, вследствие чего сообщества этих растений погибли, и в течение сезона происходило разложение растительных остатков. Уже весной 2011 г. зеркало воды было

Рис. 1. Первое гнездо черношейной поганки *Podiceps nigricollis* в колонии озерной чайки *Larus ridibundus*. 2 июня 2012 г. Фото В. Г. Покотилова

полностью открытым с сохранившимися местами остатками оснований старых стеблей рогоза и тростника. В таком же состоянии водоем оставался и в 2012 г. Обилие детрита способствовало развитию богатой микрофлоры и фауны макробеспозвоночных. О высокой продуктивности этого водоема свидетельствует, в частности, тот факт, что на нем регулярно во все сезоны миграций наблюдаются массовые стоянки уток, в том числе таких характерных обитателей эвтрофных водоемов, как серая утка *Anas strepera* и красноголовый нырок *Aythya ferina*. Во время летне-осенних перемещений многочисленны также кулики. Например, в 2011 г., 24 июня, здесь отмечено 22 серых утки (20 самцов и 2 самки), 3 селезня кряквы *A. platyrhynchos* и столько же – свиязи *A. penelope* и хохлатой чернети *A. fuligula*, 2 самца и самка широконоски *A. clypeata*, 1 чирок-трескунок *A. querquedula*. Кроме того, на островках располагалось около 20 гнезд озерных чаек и в большом количестве держались молодые летные птицы (около 150 особей), переместившиеся из крупной колонии, насчитывавшей сотни пар и располагавшейся на соседней группе иловых площадок в сплошных зарослях рогоза. В 2012 г., 5 июня, здесь отдыхали и кормились 23 самца и 1 самка красноголового нырка, три пары и еще 4 самца хохлатой чернети, 3 селезня серой утки и столько же – широконоски и чирка-свистунка *A. crecca*, 2 самца и 1 самка чирка-трескунка, 2 самца свиязи, а также 3 лысухи *Fulica atra* и 7 фифи *Tringa glareola*. Одна из черношейных поганок в этот день еще насиживала кладку, а вторая постоянно держалась среди скопления уток.

Птенцы первого выводка вылупились, по расчетам, 7–8 июня. 17 июня видели двух еще маленьких птенцов без родителей. 5 июля на соседнем водоеме обнаружено новое гнездо этой же пары с насиживающей птицей (рис. 2). Вторая взрослая особь продолжала держаться на первом водоеме с молодыми птицами, которые кормились полностью самостоятельно.

По нашим расчетам, основанным на наблюдениях за птицами и на анализе фотографий, сделанных автором (28 июля) и В. Г. Покотиловым (29 июля), птенцы второго выводка вылупились примерно 21–22 июля. Через полтора месяца после отправки данной статьи в редакцию почти одновременно были опубликованы две заметки [Иовченко, 2013; Федоров, Попова, 2013]. Ни я, ни мои коллеги не знали о том, что проводили параллельно наблюдения за одной парой черношейных поганок, и подготовили публикации независимо. В. А. Федоров и Т. М. Попова 17 июля видели взрослых птиц с двумя маленькими птенцами, сидевшими на спине одного из родителей. Соответственно, птенцы вылупились не позднее этой даты, а с учетом всех данных наиболее вероятно – 16–17 июля.

В обоих выводках было по два птенца. С первым выводком поганки держались на том же водоеме, где было гнездо, и хотя разделяли потомство между собой, часто кормились рядом. Во время выкармливания второго выводка использовались оба водоема, при этом с подросшими птенцами родители нередко держались в разных частях первого водоема, либо одна взрослая птица с птенцом – на одном пруду, а вторая с другим – на соседнем.

Рис. 2. Второе гнездо черношейной поганки на соседнем водоеме. 12 июля 2012 г. Фото В. Г. Покотилова

Из одного водоема в другой они проникали через брешь в бетонной перегородке.

Молодых особей из первого выводка после приобретения ими самостоятельности мы наблюдали только на том водоеме, где они появились на свет. Почти всегда их видели вместе, часто они присоединялись к родителю с птенцом из второго выводка. 28 июля на первом водоеме отмечено около 130 крякв *A. platyrhynchos*, 5 чирков-свистунков, 3 чирка-трескунка, 2 широконоски, 80 турухтанов *Philomachus pugnax*, 47 чибисов *Vanellus vanellus*, около 30 фифи, 7 бекасов *Gallinago gallinago*, 5 больших улитов *Tringa nebularia*, 3 травника *Tringa totanus*, 1 краснозобик *Calidris ferruginea* и 1 щеголь *Tringa erythropus*. Отдыхающие и кормящиеся утки и кулики были рассредоточены в нескольких местах, и поганки придерживались этих же участков, а при смене ситуации быстро перемещались между ними.

Почти две трети акватории второго водоема было покрыто зарослями ивовых кустов, часть из которых погибла после подъема уровня воды в 2010 г. На кочке среди их редких веток и располагалось второе гнездо черношейной поганки. На этом водоеме массовых миграционных стоянок не наблюдается. Однако благодаря хорошим защитным условиям в виде зарослей ив и наличию кочек и островков, используемых в качестве мест для устройства гнезд и позже – для отдыха самок с утятами, здесь отмечается концентрация выводков уток: кряквы, хохлатой чернети и красноголового нырка, реже – серой утки. Причем именно здесь регистрируются самые поздние выводки этих видов. Например, 28 июля 2012 г. отмечено два выводка хлопунцов кряквы, три выводка хохлатой чернети (в том числе один с птенцами в возрасте 5 дней), два выводка красноголового нырка. Во второй половине лета оба водоема практически полностью покрываются ряской малой *Lemna minor*, при этом в прибрежной части второго водоема она образует такой густой и толстый ковер, что по нему могут свободно передвигаться не только белые *Motacilla alba* и желтоголовые *M. citreola* трясогузки, но даже фифи. Черношейные поганки, как правило, кормились в местах скоплений выводков уток. При этом обилие погруженной растительности и сплошной ковер из ряски на поверхности воды не имели для них большого значения, они с легкостью ныряли и в таких условиях.

Во время последнего посещения иловых площадок 17 августа, несмотря на длительное присутствие и неоднократный осмотр водоемов с разных точек, удалось обнаружить только двух молодых особей черношейной поганки, которые постоянно держались на втором водоеме.

Обсуждение

Местообитания черношейной поганки отличаются исключительной нестабильностью [Cramp, Simmons, 1977]. Питание в меньшей степени рыбой, по сравнению с другими поганками, и в значительно большей – насекомыми, ракообразными и моллюсками определяет выбор для гнездования небольших, мелких, с обильной растительностью, высокопродуктивных водоемов. Такие водоемы на значительной

части ареала становятся многочисленными во влажные сезоны и исчезают вследствие пересыхания в засушливые годы. Поэтому для исследуемого вида характерна частая смена мест размножения. На одних и тех же озерах в зависимости от состояния их обводненности численность гнездящихся черношейных поганок колеблется в очень больших пределах (от десятков и сотен пар до полного отсутствия гнездования). Тенденция к увеличению ареала черношейной поганки в Европе в западном и северном направлениях в последние 100 лет часто объясняется потеплением климата и, как следствие, понижением уровня воды в степных озерах вплоть до полного высыхания. В результате чего в наиболее засушливые годы наблюдаются инвазии [Frieling, 1933; Kalela, 1949].

Залеты и спорадическое гнездование далеко за пределами основной части ареала известны для этого вида и в соседних странах и областях. Ближайшим к Санкт-Петербургу местом нерегулярного гнездования черношейной поганки является Эстония, где она впервые была зарегистрирована в 1931 г. (самец и самка). Позже ее находили гнездящейся в годы инвазий, когда 1–3 пары поселялись на одном водоеме [Leibak et al., 1994]. К настоящему времени зафиксировано 22 встречи [http://www.tarsiger.com], при этом часто наблюдалось по несколько птиц одновременно. Из 20 встреч, по которым есть данные, в 11 случаях отмечалось от 2 до 6 особей (или 1–3 пары), а в 9 случаях – одиночные птицы. В 2005 г. установлен факт гнездования черношейной поганки в Псковской области [Контиокорпи, Лэтьенен, 2005]. В Финляндии этот вид впервые зарегистрирован в 1853 г., и к настоящему времени известно 32 встречи [http://www.tarsiger.com]. В целом в Финляндии, за исключением трех из четырех первых встреч до 1926 г., когда были одновременно отмечены по две особи, и находки гнезда в 1932 г. [Merikallio, 1958], в остальные годы всегда регистрировались одиночные птицы. По этому показателю ситуация в Ленинградской области сходна с ситуацией в Эстонии. Из 9 встреч взрослых особей в весенне-летнее время в четырех случаях (с учетом факта гнездования в 2012 г.) птицы отмечены парами (в одном из них – две пары одновременно).

Примечательно, что пять лет из восьми, когда черношейная поганка встречалась на территории Ленинградской области в весенне-летнее время, этот вид наблюдали также в Финляндии или Эстонии. В 1973 г. – в июне в юго-восточном Приладожье [Носков и др., 1981] и 28 сентября – одну особь в Финляндии [http://www.tarsiger.com]. В 1979 г. – в конце мая две токующие пары в Ломоносовском районе [Мальчевский, Пукинский, 1983] и 29 апреля и 6 мая две встречи одиночных птиц в разных местах Финляндии. В 1999 г. – 26 мая одна особь на оз. Большом Раковом [Iovchenko, Chuiko, 2001] и 23 мая две птицы в одном месте в Эстонии [http://www.tarsiger.com]. В 2011 г., когда пара черношейных поганок впервые была отмечена на территории Санкт-Петербурга [Иовченко, 2011], в соседних странах зарегистрировано 4 встречи – 20 мая одна птица в Финляндии и по одной особи 26 и 29 апреля (в двух разных местах) в Эстонии. В 2012 г. черношейная поганка также отмечена в обеих странах, причем в Финляндии – рекордное число встреч за все годы исследований (5 одиночных птиц в разных местах) и две встречи в Эстонии. Важно также отметить, что в последние два года птицы появлялись в среднем раньше обычного. Из 11 регистраций в эти годы 6 особей отмечены в апреле (26 и 29 апреля 2011 г. и 24 и 27 апреля 2012 г. – в Эстонии, 28 апреля 2012 г. – в Финляндии). Такие же ранние сроки появления в Финляндии (29 апреля) наблюдались и в 1979 г., когда в Ленинградской области зарегистрированы две токующие пары. Вероятно, в эти годы инвазии черношейной поганки были наиболее выраженными. Увеличение числа встреч и ранние сроки весенних миграций в 2011 и 2012 годах могут быть обусловлены последствиями аномально жаркого и засушливого лета в основной части ареала в России в 2010 г.

Среди всех встреч черношейных поганок, зарегистрированных ранее в Ленинградской области, только в одном случае (в 1937 г.) были отмечены молодые птицы [Koskimies, 1979]. Судя по срокам данной встречи (22 августа) и основываясь на собственных наблюдениях и опубликованных сведениях о сроках размножения и осенних миграций вида [Курочкин, 1982; Bauer, Glutz von Blotzheim, 1966; Cramp, Simmons, 1977; Prinzinger, 1979], это могли быть как пролетные птицы, так и особи местного происхождения. Поскольку никаких подробностей о данной встрече нет, то установленный нами случай гнездования следует считать первым доказанным фактом размножения черношейной поганки в Ленинградской области.

Хотя птицы не были помечены, наши прямые долговременные наблюдения при каждом посещении водоемов в течение длительного периода (17 мая – 17 августа) и хронология размножения показали, что на водоемах гнездилась одна и та же пара, имевшая две нормальных кладки за сезон. Крайняя редкость

этого вида в регионе и то обстоятельство, что никто из двух независимых групп исследователей и фотографов не видел одновременно более двух взрослых птиц [Федоров, Попова, 2013], также свидетельствуют о том, что оба выводка принадлежали одной паре.

В литературе сведения о количестве выводков в один сезон размножения у черношейной поганки неоднозначны. В одних публикациях этот вопрос совсем не затрагивается, по-видимому, подразумевая, что кладка одна [Курочкин, 1982]. В других сводках точно указывается, что бывает только один нормальный выводок и никаких надежных доказательств наличия двух выводков не известно, но часто наблюдаются повторные кладки взамен утраченных [Bauer, Glutz von Blotzheim, 1966; Prinzinger, 1979]. В третьих написано, что этот вид, как правило, имеет один выводок, иногда два [Cramp, Simmons, 1977; Fjeldså, 2004].

Возможно, отчасти такая неопределенная ситуация связана с недостаточной изученностью данного вопроса в целом. В первую очередь из-за того, что для черношейной поганки характерно колониальное гнездование и в крупных поселениях установить наличие второго выводка за сезон без мечения птиц и специальных исследований крайне сложно. В случае изолированного гнездования отдельных пар или небольших групп при регулярных наблюдениях это можно выявить и без маркирования особей, как, например, в нашем случае или в Великобритании, где в 2004 г. все четыре пары, гнездившиеся в одном месте, имели по два выводка за сезон [Martin, Smith, 2007]. Однако весьма вероятно, что существуют объективные различия в данном показателе, зависящие от определенных условий в разных частях ареала и в разные сезоны размножения. В основной части ареала, на оз. Курлады (Челябинская область), где существуют одни из наиболее крупных колоний, предполагается наличие двух нормальных кладок в годы с ранним сходом льда [Гордиенко, 2001]. За пределами основной части ареала несколько фактов выращивания двух выводков за сезон точно установлено в разные годы в Великобритании [Martin, Smith, 2007]. Впервые гнездование отмечено там в начале прошлого века, и по настоящее время этот вид считается редким, размножается спорадически и в небольшом количестве.

В настоящее время Санкт-Петербург является самым северным местом доказанного гнездования черношейной поганки, причем пара успешно вырастила два выводка. Данный факт свидетельствует о том, что инвазионные виды, размножающиеся в нестабильных местообитаниях, попадая в благоприятные условия, стремятся максимально реализовать свой репродуктивный потенциал. Формирование пар на местах зимовок или миграционных стоянках служит одним из факторов, позволяющих черношейной поганке размножаться далеко за пределами основного гнездового ареала, где вероятность встречи партнеров крайне мала, и даже успеть вырастить два выводка, несмотря на дефицит времени, возникающий в результате значительного увеличения миграционного пути.

Автор благодарит В. Г. Покотилова за предоставленные фотографии.

Литература

Бирина У. А. Встречи водоплавающих и околоводных птиц в Санкт-Петербурге во внегнездовой период: редкие для города и залетные виды // Рус. орнитол. журн. 2002. Т. 11. Экспресс-выпуск № 190. С. 643–650.

Гордиенко Н. С. Водоплавающие птицы Южного Зауралья. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 2001. 100 с.

Иовченко Н. П. Встреча пары черношейных поганок *Podiceps nigricollis* в Санкт-Петербурге // Рус. орнитол. журн. 2011. Т. 20. Экспресс-выпуск № 667. С. 1268–1270.

Иовченко Н. П. Первый факт гнездования и два выводка за сезон у черношейной поганки *Podiceps nigricollis* в Ленинградской области // Рус. орнитол. журн. 2013. Т. 22. Экспресс-выпуск № 861. С. 798–801.

Иовченко Н. П., Гагинская А. Р., Носков Г. А., Резвый С. П. Результаты орнитологического обследования островов Финского залива в 1994–1995 годах // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России / Под ред. И. В. Ильинского. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2004. С. 100–120. (Труды Биол. НИИ. Вып. 48).

Ковалев В. А., Кудашкин С. И., Олигер Т. И. Кадастр позвоночных животных Нижнесвирского заповедника. СПб., 1996. 46 с.

Контиокорпи Я., Лэтьенен М. Гнездование среднего пестрого дятла *Dendrocopos medius*, черношейной поганки *Podiceps nigricollis* и встречи других редких птиц в Псковской области // Рус. орнитол. журн. 2005. Т. 14. Экспресс-выпуск № 305. С. 1071–1073.

Курочкин Е. Н. Черношейная поганка – *Podiceps nigricollis* C. L. Brehm, 1831 // Птицы СССР. История изучения. Гагары, поганки, трубконосые. М.: Наука, 1982. С. 301–312.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология и охрана: в 2-х томах. Т. 1. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 480 с.

Носков Г. А., Зимин В. Б., Резвый С. П., Рымкевич Т. А., Лапшин Н. В., Головань В. И. Птицы Ладожского орнитологического стационара // Экология птиц Приладожья / Под ред. Г. А. Носкова. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. С. 3–86. (Труды Биол. НИИ. № 32).

Федоров В. А., Попова Т. М. Случай гнездования черношейной поганки *Podiceps nigricollis* на окраине Санкт-Петербурга // Рус. орнитол. журн. 2013. Т. 22. Экспресс-выпуск № 860. С. 762–767.

Bauer K. M., Glutz von Blotzheim U. N. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 1. Gaviiformes – Phoenicopteriformes. Frankfurt am Mein: Akad. Verl., 1966. 483 s.

Cramp S., Simmons K. E. L. (eds.) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. I. Ostriches to ducks. Oxford: Oxford University Press, 1977. 722 p.

Fjeldså J. The grebes: Podicipedidae. (Bird families of the world. 12.) Oxford: Oxford University Press, 2004. 246 p.

Frieling H. Die Ausbreitung des Schwarzhalstauchers, *Podiceps nigricollis nigricollis* Brehm. Zoogeographica. 1933. Bd. 1. S. 485–550.

Iovchenko N. P., Chuiko V. P. Bird migration at Lakes Rakovyye in the spring of 1999 // Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia. Third issue. St.-Petersburg, 2001. P. 71–80.

Kalela O. Changes in geographic ranges in the avifauna of Northern and Central Europe in relation to recent changes in climate // Bird Banding. 1949. Vol. 20, N 2. P. 77–103.

Koskimies P. Karjalan linnustosta: Karjalan kannaksen sekä Laatokan, Aunuksen ja Äänisen Karjalan linnustollisista erikoispiirteistä // Ornis Karelica. 1979. Vol. 5. Issue 3. S. 68–89.

Leibak E., Lilleleht V., Veromann H. (eds.). Birds of Estonia. Status, distribution and numbers. Tallinn: Estonian Academy Publishers, 1994. 287 p.

Martin B., Smith Ju. A survey of breeding Black-necked Grebes in the UK: 1973–2004 // British Birds. 2007. Vol. 100, N 6. P. 368–378.

Merikallio E. Finnish Birds. Their distribution and numbers. Helsinki, 1958. 181 p.

Prinzinger R. Der Schwarzhalstaucher, *Podiceps nigricollis*. Die Neue Brehm-Bücherei. 521. Wittenberg Lutherstadt. Ziemsen. 1979. 128 p. URL: http://www.tarsiger.com/news/index.php?&sp=find&find_button=ok&country=&lang=fin&species=6600 (дата обращения: 25.12.2012).

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Иовченко Наталья Петровна
ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет,
биолого-почвенный факультет, кафедра зоологии
позвоночных, лаборатория экологии и охраны птиц
Ораниенбаумское ш., 2, Старый Петергоф,
Санкт-Петербург, Россия, 198504
эл. почта: natalia.iovchenko@gmail.com
тел.: (812) 4507250

Iovchenko, Natalia
Faculty of Biology and Soil Sciences,
St. Petersburg State University
2 Oranienbaumskoe sh., 198504 Stary Peterhoff,
St. Petersburg, Russia
e-mail: natalia.iovchenko@gmail.com
tel.: (812) 4507250

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 108–118

УДК 597.587.9-15 (268.45)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛИМАНДЫ *(LIMANDA LIMANDA* (L. 1758)) БАРЕНЦЕВА МОРЯ

А. В. Стесько

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича; Петрозаводский государственный университет

Представлена обобщенная информация о распространении и биологических характеристиках лиманды Баренцева моря на основе данных исследований 1997–2013 гг., а также ретроспективных сведений от зарубежных и отечественных исследователей. Описаны районы обитания лиманды в различные сезоны года, приведены сведения о ее питании, местах и сроках нереста, возрастном составе и особенностях роста. Сведения о линейном росте лиманды получены методами обратных расчислений и моделирования. Дано описание практической значимости изучаемого объекта.

Ключевые слова: лиманда, Баренцево море, распространение, рост, питание.

A. V. Stes'ko. SPATIAL DISTRIBUTION AND SOME SPECIFIC BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF COMMON DAB (*LIMANDA LIMANDA*, (L. 1758)) IN THE BARENTS SEA

The paper provides an overview of the spatial distribution and biological characteristics of common dab based on the results of the surveys carried out in 1997-2013 in the Barents Sea and on retrospective data by Russian and foreign investigators. The paper indicates the regions of dab concentration in different seasons, provides data on the fish growth, diet, spawning grounds and timing, and practical significance.

Keywords: common dab, Barents Sea, spatial distribution, growth, nutrition.

Введение

Лиманда, или ершоватка (*Limanda limanda* (L. 1758)) – морская рыба семейства камбаловых. Обитает преимущественно в прибрежной зоне на глубинах до 130 м. Распространена в Северном, Балтийском, Баренцевом и Белом морях, а также в восточной части Атлантического океана – у берегов о. Исландия. Плотных скоплений не образует, встречается в приловах при промысле других видов донных рыб, в особенности морской камбалы [Вилер, 1983].

На данный момент лучше всего исследован рост лиманды, обитающей у берегов Европы [Lee, 1972; Ortega-Salas, 1988; Lozan, 1989, 1992; Rijnsdorp et al., 1992; Bolle et al., 2001; Lee et al., 2006, 2007] и Исландии [Jonsson, 1966, 2006; Dab Common, 2013]. В работах А. С. Шерсткова [2005, 2007] отражены особенности роста лиманды Белого моря.

Общебиологические сведения о лиманде Баренцева моря можно встретить в литературе, относящейся к первой и началу второй половины XX века [Есипов, Сластникова, 1932;

Бараненкова, 1952; Андрияшев, 1954]. Некоторые особенности распределения этой рыбы и состояние промысла проанализированы в статьях В. Г. Руднева и Н. Н. Тростянского [2005] и А. В. Стесько [2012, 2013].

Таким образом, сведения о биологии лиманды Баренцева моря на 2013 г. устарели или носят разрозненный характер. Современные работы, к сожалению, не охватывают такие важные аспекты ее биологии, как особенности роста или питания. Основной целью данной статьи является краткий обзор известных в настоящий момент литературных сведений по пространственному распределению и особенностям биологии лиманды Баренцева моря, дополненных новыми данными.

Материал и методика

Объектом исследования являлась лиманда (*Limanda limanda* (L. 1758)) Баренцева моря. Материал был получен в ходе исследований на научно-промысловых судах и многовидовых тралово-акустических съемок, ежегодно проводимых ФГУП «ПИНРО» в 1990–2013 гг. в Баренцевом море. Орудием лова были тралы донные различных конструкций. Для поиска и оценки скоплений рыб использовалась акустическая аппаратура. Всего проанализировано 2412 траловых уловов.

Полевую обработку принятого на борт улова проводили по стандартным методикам [Инструкции..., 2002]. Определяли зоологическую длину рыб, индивидуальную массу и пол. Визуально оценивали балл наполнения желудка (БНЖ) по пятибалльной шкале, пищевой комок взвешивали, определяли его состав. Средний балл наполнения желудка (СБНЖ) рассчитывали как среднюю арифметическую по БНЖ для каждой особи вида. Долю каждого объекта в питании рыбы определяли визуально либо при помощи взвешивания. Изымали регистрирующие возраст структуры – отолиты. Возраст был определен у 673 экз. рыб, из них обратные расчисления выполнены по отолитам 523 экз. лиманды. Данные о питании и половозрелости лиманды Баренцева моря представлены по результатам анализа 673 экз. рыб.

Анализ пространственного распределения рыб был выполнен по сезонам в следующей градации: весенний (апрель–июнь), летний (июль–сентябрь), осенний (октябрь–декабрь) и зимний (январь–март) на основании годового жизненного цикла лиманды и гидрологических сезонов в прибрежных районах Баренцева моря [Есипов, Сластникова, 1932; Руднев, Тростянский, 2005; Бойцов, 2006].

Возраст рыб определяли по отолитам методом break and burn [Hassenger, 1991]. Отолит разламывали в поперечном сечении так, чтобы слом проходил через ядро, обжигали в пламени спиртовки. Готовый препарат рассматривали в капле глицерина под стереомикроскопом. Ввиду того, что рост самцов и самок у большинства видов камбал отличается [Lozan, 1989], данные по ним рассматривали отдельно.

Для выяснения зависимости роста отолита от увеличения размеров лиманды измерялась длина отолита от переднего до заднего края (от параострума до антирострума). Зоны роста отолита измерялись по большему радиусу при помощи шкалы окуляр-микрометра, а также видеокамеры DCM-310 и программы ScopePhoto (China). Данные были использованы для проведения обратных расчислений роста. В целях улучшения точности расчислений было проведено сравнение ширины случайно отобранных отолитов из проб лиманды (N = 51 экз.). Коэффициент корреляции составил 0,91. В целях методической однообразности использовались преимущественно правые отолиты.

Рост рыб оценивали по данным наблюдения, по модели Берталанфи [Шибаев, 2007], а также методом обратных расчислений «biological intercept» [Campana, 1990; Campana, Jones, 1992]. Данный метод является модификацией уравнения Розы Ли [Брюзгин, 1969]. Он подразумевает введение поправочных коэффициентов длины рыб и отолитов на ранних стадиях развития в основную формулу:

$$L_a = (O_a - O_c)(L_c - L_i)(O_c - O_i)^{-1}, \quad (1)$$

где L_a – длина рыбы в возрасте а,
L_c – длина выловленной рыбы,
O_a – радиус годовых колец отолита рыбы в возрасте а,
O_c – радиус годовых колец отолита выловленной рыбы,
L_i и O_i – размеры рыбы и отолита «biological intercept».

Оптимальными для расчислений L_i и O_i являются значения измерений, полученные сразу после выклева личинки. Параметры для «biological intercept» могут быть взяты не обязательно от целевой популяции. С. Е. Кампана и Ц. М. Джонес [Campana, Jones, 1992] допускают использование личинок, искусственно выращенных в условиях, соответствующих среде обитания исследуемой популяции. Подходящих опубликованных данных относительно лиманды Баренцева моря найдено не было. В. К. Есипов [1949] приводит лишь примерную длину личинок лиманды – 2–3 мм. Для расчетов были

использованы параметры роста лиманды побережья Исландии, жизненный цикл которой проходит в условиях, относительно сходных со средой обитания баренцевоморской лиманды. Данные о размерах личинок лиманды после выклева были взяты из исследований Г. Джонссона, который приводит их с точностью до десятых долей мм [Jonsson, 1966]. Размеры отолита были высчитаны на основе аналогий, проведенных Джонссоном по отношению к морской камбале как к близкому виду, а также аквариальных исследований морской камбалы Ф. Ховенкамп, Дж. Витте и Н. Г. Журавлевой [Howenkamp, Witte, 1991; Справочные материалы..., 2005]. Длина личинок морской камбалы при выклеве составила 7 мм, радиус отолита – 10 мкм. При известной [Jonsson, 1966] длине личинок лиманды 2,7 мм расчетный радиус отолита составил 3,9 мкм. Тогда поправочные коэффициенты для лиманды составили L_i = 2,7 мм, O_i = 3,9 мкм. Данные расчислений, производившихся при помощи окуляр-микрометра, переводились в единицы СИ. Измерения отолитов при работе с камерой DCM выполнялись непосредственно в единицах СИ.

Поведенческие особенности лиманды изучали при помощи подводных видеорегистраторов Gnom (ИО РАН им. Ширшова) и Seacorder (Tritech Ltd., USA), а также методом подводных погружений с видеофиксацией видеокамерами GoPro Hero (GoPro, USA). Работы проводились параллельно с исследованиями уловистости крабовых ловушек [Переладов, 2009].

Статистическую обработку материала производили по общепринятым методикам [Ивантер, Коросов, 2011] при помощи пакета программ MS Office.

В работе использованы следующие условные обозначения: S – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации, M ± m – арифметическая средняя и ошибка средней, R – коэффициент корреляции, R^2 – коэффициент детерминации.

Для обработки материала и подготовки статьи также использованы пакеты программ ScopePhoto и MapInfo 8.0.

Особенности распространения

В Баренцевом море лиманда обитает преимущественно в прибрежных районах. Севернее 70° с. ш. в уловах встречается в основном на западе Мурмана. Согласно данным за последние двадцать лет, основными районами обитания вида можно считать Рыбачью банку, Западный и Восточный прибрежные районы, район п-ова Канин [Стесько, 2012] (рис. 1).

С апреля по июнь хорошо заметны следующие зоны концентрации скоплений лиманды – это прибрежные районы Восточного Мурмана, Канинская и Рыбачья банки. В эти месяцы наиболее часто лиманда встречается в уловах в Восточном Прибрежном районе на глубине 100–150 м. Отмечены случаи вылова лиманды в губе Чешская. При этом для рыбы характерна концентрация на сравнительно небольших участках прибрежья Мурмана.

В июле–сентябре с юго-востока Баренцева моря лиманда частично отходит на север и северо-восток, хотя основная часть уловов отмечается в тех же районах, что и весной. В 2012 г. скопления этой рыбы были обнаружены на востоке Баренцева моря в районе Печорской губы.

С октября по декабрь распределение лиманды становится более разреженным, уловы несколько смещаются к северо-востоку. Лиманда может быть обнаружена до района о. Колгуев. При этом следует отметить появление ее в тралах на акватории Западного Прибрежного района, где она встречается и в январе.

Наибольшие уловы лиманды тем не менее приурочены к участку границы Воронки Белого моря от п-ова Святой Нос до п-ова Канин. На западе Мурмана попадание лиманды в трал в этот период незначительно.

С января по март для лиманды характерно разреженное распределение на юго-востоке Мурмана. В Западном Прибрежном районе попадание лиманды в трал отмечено преимущественно в территориальных водах РФ. Мористее она отмечается значительно реже, за исключением районов на юго-востоке Баренцева моря, где скопления лиманды достаточно устойчивы.

Таким образом, основными районами местообитания лиманды можно считать юго-восточную область Баренцева моря и прибрежную полосу до глубины 100–150 м. Лиманда не совершает дальних нагульных или нерестовых миграций. По всей видимости, в осенне-зимний период ее распределение становится более разреженным ввиду того, что часть особей удаляются от берега, возможно, в поисках пищи. Наиболее плотные концентрации этой рыбы наблюдаются в летний период.

Следует учитывать и то, что на юго-востоке моря обитает массовый донный вид рыб – морская камбала, а также камчатский краб. Эти виды могут составлять пищевую конкуренцию лиманде и способствовать ее распространению за пределы наиболее благоприятного для обитания района. При этом такие перемещения лиманды не характеризуются массовостью и определенным направлением, что позволяет говорить о лиманде как об оседлом виде.

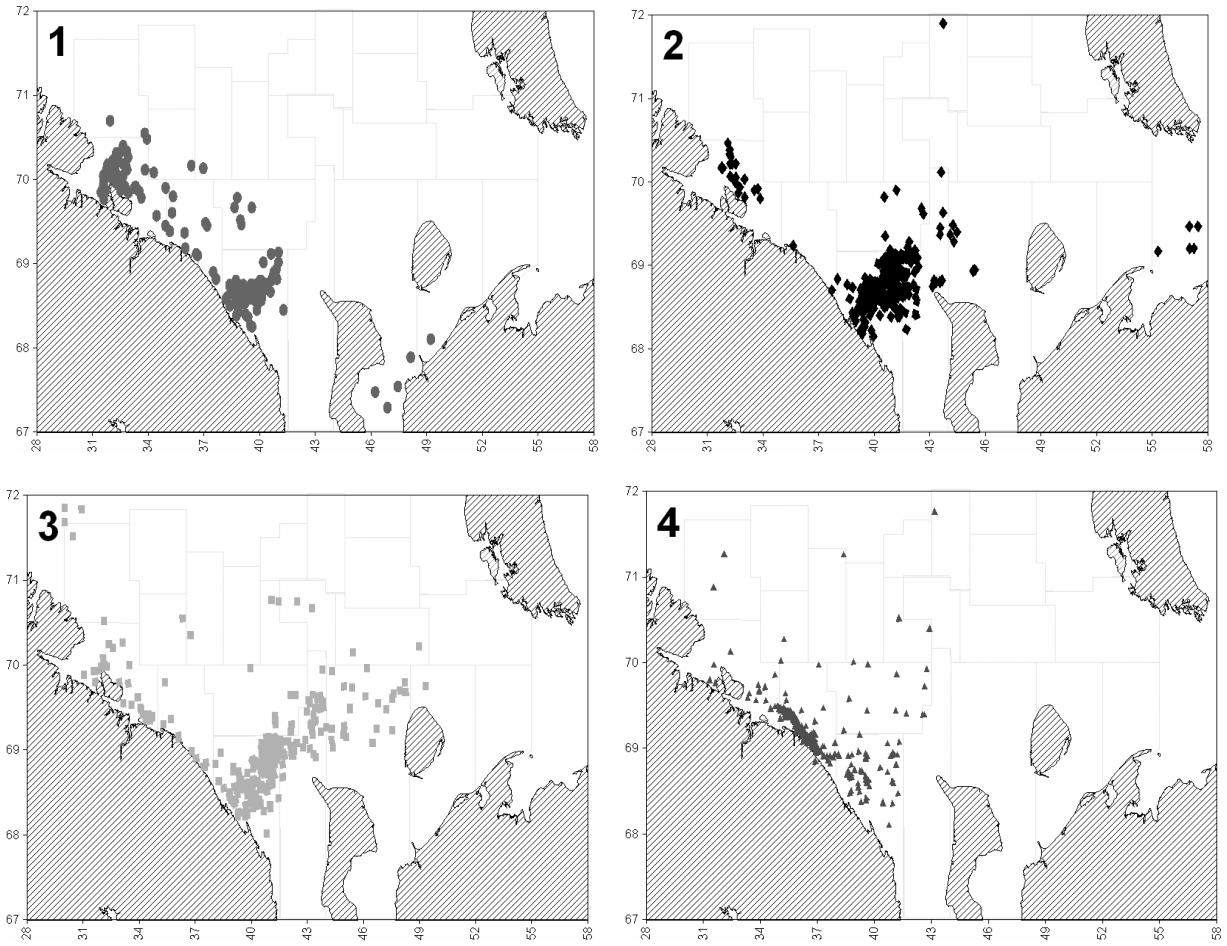


Рис. 1. Карта-схема встречаемости лиманды в траловых уловах в Баренцевом море в весенний (1), летний (2), осенний (3) и зимний (4) периоды в 1990–2013 гг., N = 2412

Пищевое поведение и спектр питания

Лиманда – типичный обитатель прибрежных донных экосистем, бентофаг. Ведет преимущественно скрытный образ жизни, плавает достаточно медленно, чем схожа с морской камбалой. Согласно подводным наблюдениям, произведенным автором, даже при активном преследовании лиманда не уплывает далеко и при первой возможности старается затаиться и зарыться в грунт. По той же причине она предпочитает илистые и песчаные грунты, наиболее удобные для такого образа жизни.

Проведенные исследования показали, что посторонний объект может приблизиться к лиманде на расстояние до 0,5 м, прежде чем она среагирует. Согласно информации, полученной при помощи подводных видеорегистраторов, время реакции рыбы на опасность составляет от 0,2 до 0,4 с. Отмечено, что морская камбала в этом отношении менее осторожна, чем лиманда. В частности, камбалу при определенной сноровке можно поймать руками (автору настоящей работы удавалось это сделать), лиманду выловить подобным образом сложнее.

Согласно А. П. Андрияшеву [1954], лиманда питается полихетами, мелкими ракообразными, в старшем возрасте в значительной степени моллюсками, а также мелкой рыбой (песчанка, мойва) и др. объектами. В. К. Есипов и Г. С. Сластников [1932] на основе анализа питания лиманды, выловленной в губе Порчниха, делают вывод о преобладании в желудках рыб моллюска *Margarita helicina*. Авторы также отмечают, что почти треть рыб была с пустым желудком. По данным А. П. Булычевой [1948], лиманда Баренцева моря поедает полихет, особенно *Arenicola marina*, офиур (*Ophiura robusta, O. albida*), ракообразных, мелких моллюсков (*Pecten islandicus, Mactra elliptica* и др.)

В отличие от баренцевоморской лиманда Белого моря питается в основном икрой сельди (до 58 %) в мае–июне, в прочие сезоны поедает полихет. Также в ее рацион входят двустворчатые моллюски и ракообразные [Шерстков, 2005].

У побережья Исландии лиманда потребляет преимущественно двустворчатых моллюсков *Cyprina islandica* и *Spisula elliptica* [Jonsson, 1966]. Также в ее питании присутствуют мойва и песчанка, которую, отмечает автор, рыба заглатывает целиком, как и моллюсков (в отличие от морской камбалы, которая также является бентофагом, однако свои жертвы предпочитает измельчать). Небольшие экземпляры лиманды могут питаться ракообразными, морских ежей эта рыба избегает.

Обитающая в Северном море лиманда питается так же, как и в других акваториях. Основу ее рациона составляют двустворчатые моллюски *Nicula nitidosa* и *Abra alba* [Lozan, 1989]. Д. Лозан [Там же] отмечает влияние тралового промысла на питание рыб-бентофагов, в том числе лиманды: в местах тралений, где донные сообщества нарушены, доступность пищи повышается за счет разрушения раковин крупных моллюсков и извлечения из укрытий мелких.

По нашим данным, в питании лиманды Баренцева моря доминируют черви различных видов, в т. ч. полихеты. Массовая доля червей в питании этой рыбы достигает 37 %. В несколько меньших объемах она потребляет моллюсков, преимущественно двустворчатых. К прочим пищевым объектам лиманды относятся мелкие рыбы (мойва, песчанка) или икра рыб, офиуры, ракообразные, в т. ч. креветки и раки-отшельники (рис. 2).

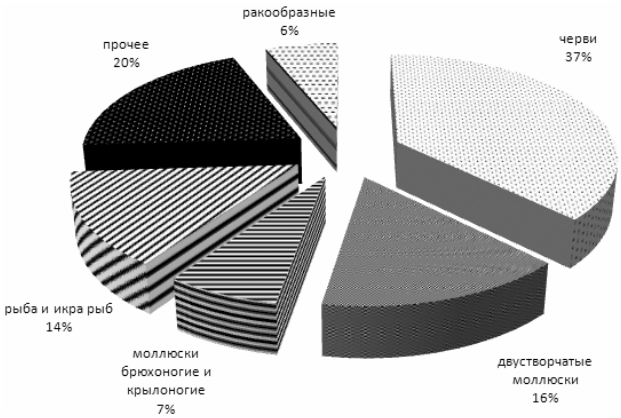


Рис. 2. Рацион питания лиманды Баренцева моря в 1997–2013 гг.; N = 673

Средний балл наполнения желудка (СБНЖ) самок составил 1,6, тогда как у самцов – только 0,7 (рис. 3). При этом среди самок была высока доля особей с БНЖ 3, у самцов же доминировали рыбы с пустым желудком. Таким образом, самки лиманды питались более интенсивно, чем самцы. Обширные исследования Д. Лозана [Lozan, 1992] подтверждают выявленные нами различия в интенсивности питания самок и самцов. Он заключил, что самки лиманды потребляют больше пищи и в целом энергетическая эффективность их питания выше, чем у самцов. В сезон откорма это позволяет им накопить достаточное количество энергии на период нереста.

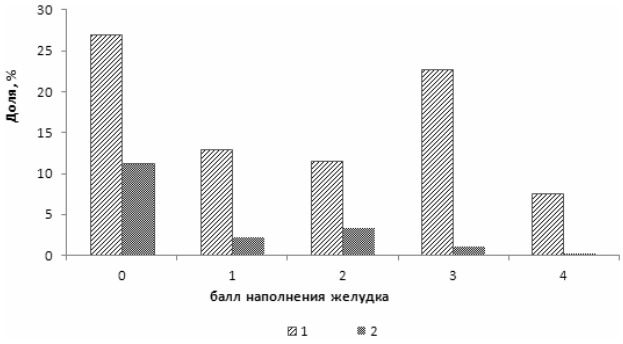


Рис. 3. Интенсивность питания самок (1) и самцов (2) лиманды Баренцева моря в 1997–2013 гг.; N = 529 экз. и N = 144 экз. соответственно

Нами было отмечено, что неполовозрелые рыбы питались с меньшей интенсивностью, чем половозрелые. Их СБНЖ составил 0,6 и 1,8 соответственно. Следует отметить, что неполовозрелые рыбы были представлены в основном 2–3-летними особями, выловленными в Печорском заливе, где условия обитания отличаются от условий юго-восточных районов Баренцева моря.

Проведенные автором подводные видеонаблюдения показали, что лиманда может питаться, находясь не только непосредственно у поверхности дна, но и поднимаясь выше в толще воды. Следует отметить, что, согласно данным зарубежных исследований, в Северном море лиманда является активным хищником, в отличие от морской камбалы, чья пищевая стратегия более пассивна [Bells, Davenport, 1996; De Paedemaecker et al., 2011].

Также отмечено, что лиманда, несмотря на природную осторожность, находилась возле скоплений крабов, привлеченных приманкой ловушек (сельдь атлантическая). Видимой агрессии краб в отношении рыбы не проявлял. Тем не менее следует указать, что на акваториях, где камчатский краб отсутствует, лиманда свободно заходит в ловушки и попадает в улов, в то время как в местах обитания краба в ловушечных уловах этой рыбы не было обнаружено.

Половой состав, сроки нереста

Соотношение самцов и самок на юго-востоке Баренцева моря в траловых уловах составило 1 : 4,5, в районе Печорского залива – 1 : 1,2.

В Белом море соотношение полов этой рыбы изменялось от 4 : 1 до 9 : 1 с преобладанием самок и зависело от района исследований [Шерстков, 2005].

Для побережья Исландии Г. Джонссон [Jonsson, 1966] показал зависимость соотношения самцов и самок от глубины изучаемой акватории. Так, при глубине моря менее 40 м в скоплениях незначительно преобладали самки (54 %), в диапазоне 40–80 м – самцы (55 %). На глубинах более 80 м отмечено доминирование самцов (78 %). При анализе размерного состава выявлено, что среди рыб небольших размеров (7–14 см) преобладают самцы (68 %), далее соотношение выравнивается, а по достижении длины 28 см доминируют самки (64 %). Крупные рыбы свыше 39 см в исследовании Джонссона были представлены исключительно самками.

Достоверно выделить группировку баренцевоморской лиманды по глубинам в зависимости от пола не представилось возможным ввиду явного преимущества самок в уловах и сравнительно небольшого числа выловленных самцов. Преобладание самок среди крупных рыб можно объяснить их более высоким темпом роста [Lozan, 1989; Стесько, в печати].

В пробах лиманды, собранных Д. Лозаном [Lozan, 1989], в разные годы соотношение полов колебалось от 1 : 1 (1969 г.) до 1 : 8 и 2 : 5 (1955 и 1986 гг. соответственно).

В Северном море лиманда нерестится с января по сентябрь, пик нереста приходится на март и апрель. Самцы становятся половозрелыми в 2 года при длине 11 см, самки – в 2–3 года при длине 13–14 см [Rijnsdorp et al., 1992].

В Баренцевом море лиманда нерестится с мая по август при температуре у дна от 2 до 9 °С и у поверхности от 4 до 11 °С. На Мурмане лиманда становится половозрелой на 4–5-м году жизни при длине 22–24 см [Бараненкова, 1952; Андрияшев, 1954]. Согласно данным, собранным автором, более 95 % самок и самцов старше 5 лет, выловленных на юго-востоке Баренцева моря, были половозрелыми. Возраст оставшихся 5 % неполовозрелых рыб колебался в пределах 11–15 лет у самцов и 6–12 у самок. Учитывая малую долю таких особей относительно общего количества, можно предположить отклонения в развитии отдельных экземпляров рыбы либо методическую ошибку при определении стадии зрелости. Лиманда Печорского залива была преимущественно неполовозрелой: 83 % самцов в возрасте 2–4 лет и 95 % самок в возрасте 2–5 лет. Возраст половозрелых самцов был 3–4 года, самок – 5 лет. Вышеуказанные сведения в целом согласуются с данными А. П. Андрияшева [1954] за исключением трехгодовалых половозрелых самцов, выловленных в Печорском заливе, а также их длины, которая не превышала 15 см. Возможно, такие самцы представляют карликовую форму лиманды.

Баренцевоморская лиманда предпочитает нереститься в губах и заливах Мурмана, таких как Ура-губа, Мотовский залив, Порчниха и др. Согласно исследованиям Есипова и Сластникова [1932] в губе Порчниха, до 25 % лиманды в июле были текучими. Созревающие особи постепенно переходили в категорию нерестовых, их доля при этом сокращалась с 63 до 23 %. В сентябре в уловах присутствовали лишь посленерестовые экземпляры.

Икра лиманды может быть обнаружена в губах и заливах вдоль всего побережья Мурмана, а также в Чешской губе [Казанова, 1949]. Следует отметить, что в литературе первой половины XX в. информация относительно присутствия икринок, личинок или взрослых особей восточнее Чешской губы, в частности в Печорской губе Вайгачского локального района, отсутствует [Алексеева, 1949]. В то же время достоверно известно, что лиманда в указанном районе вылавливается (см. рис. 1). Возможно, в последние десятилетия произошло распространение этого вида на восток. Вероятной причиной тому может быть повышенный тепловой фон климатической системы Баренцева моря [Бойцов, 2006].

Возрастной состав

Согласно литературным данным [Есипов, Сластникова, 1932], возраст баренцевоморской лиманды редко превышает 13 лет. Стоит отметить, что предыдущие исследования лиманды Баренцева моря основывались на методе определения возраста по целым отолитам, при котором возможно занижение значений возраста рыб старших групп [Hassenger, 1991; Стесько, в печати].

В материалах, собранных автором, доминировали рыбы 8–11 лет. Особи в возрасте 12 лет и старше были достаточно редки, их доля в полученной выборке составила 13,1 %. Большая часть рыб младших возрастов (2–4 г.) были выловлены в районе Печорского залива в 2012 г., доля лиманды 2–5 лет в Восточном Прибрежном районе составила 5,5 % (рис. 4).

Наблюдавшийся линейный рост лиманды показывал высокую степень изменчивости в каждой возрастной категории как самок, так и самцов. Колебания показателей длины у самок наиболее часто встречающихся возрастных групп (9–10 лет) в сравнении с младшими груп-

Средние показатели длины возрастных групп самок и самцов лиманды Баренцева моря в 1997–2013 гг.

Возраст	N		M, мм		S		CV	
	F	M	F	M	F	M	F	M
2	4	4	108,5 ± 5,7	109,0 ± 6,7	11,4 ± 4,0	13,4 ± 4,8	10,5 ± 3,7	12,3 ± 4,4
3	27	27	122,0 ± 3,9	113,6 ± 3,2	20,0 ± 2,7	16,6 ± 2,3	16,9 ± 2,2	14,7 ± 2,0
4	23	8	162,0 ± 6,8	125,4 ± 8,6	32,8 ± 4,8	24,2 ± 6,0	20,2 ± 3,0	19,3 ± 4,8
5	24	24	197,1 ± 8,4	155,6 ± 5,9	41,2 ± 6,0	28,9 ± 4,2	20,9 ± 3,0	18,5 ± 2,7
6	25	15	239,2 ± 10,9	208,7 ± 13,1	54,3 ± 7,7	50,5 ± 9,2	22,7 ± 3,2	24,2 ± 4,4
7	35	11	278,3 ± 8,7	233,6 ± 17,4	51,6 ± 6,2	57,8 ± 12,3	18,5 ± 2,2	24,8 ± 5,3
8	68	12	307,9 ± 5,0	261,7 ± 12,4	41,5 ± 3,6	43,0 ± 8,8	13,5 ± 1,2	16,4 ± 3,4
9	109	9	316,6 ± 2,4	254,0 ± 19,3	25,6 ± 1,7	57,8 ± 13,6	8,1 ± 0,5	22,7 ± 5,4
10	100	8	321,5 ± 3,5	292,5 ± 11,6	35,3 ± 2,5	32,8 ± 8,2	11,0 ± 0,8	11,2 ± 2,8
11	43	9	329,5 ± 5,4	266,7 ± 14,5	35,7 ± 3,9	43,6 ± 10,3	11,0 ± 1,2	16,3 ± 3,9
12	21	7	347,9 ± 9,8	302,9 ± 11,1	45,1 ± 7,0	29,3 ± 7,8	14,0 ± 2,2	9,7 ± 2,6
13	17	2	354,3 ± 9,2	260,0 ± 40,0	37,9 ± 6,5	56,6 ± 28,3	11,0 ± 1,9	21,8 ± 10,9
14	15	4	356,2 ± 10,5	310,0 ± 14,7	40,5 ± 7,4	29,4 ± 10,4	12,4 ± 2,3	9,5 ± 2,3
15	7	3	358,0 ± 16,8	290,0 ± 11,5	44,4 ±11,9	20,0 ± 8,2	12,8 ± 3,4	6,9 ± 2,8
16	7	1	360,0 ± 9,9	320,0	26,3 ±7,0	-	7,7 ± 2,1	-
17	4	-	372,0 ± 14,1	-	28,3 ± 10,0	-	7,4 ± 6,6	-

пами были ниже (CV – 8,1–11,0 % при общем размахе 7,4–22,7 %). Показатели CV самцов по наиболее часто встречающимся группам были выше, чем у самок, за исключением малочисленных возрастных групп (табл.).

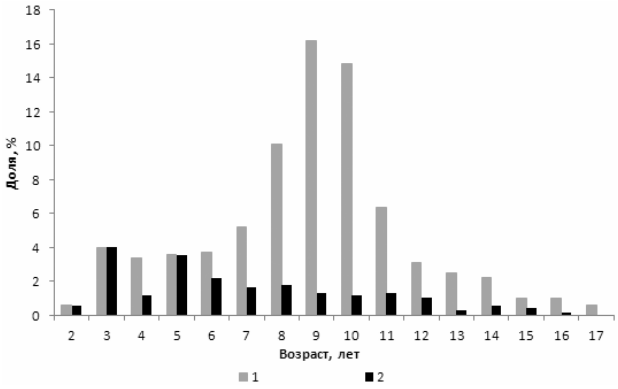


Рис. 4. Возрастной состав самок (1) и самцов (2) лиманды Баренцева моря в траловых уловах 1997–2013 гг.; N = 529 и 144 экз. соответственно

В сравнении с отношением длина-возраст показатель масса-возраст варьировал сильнее как у самок, так и у самцов. Например, масса самок возрастной группы 11 лет колебалась от 210 до 960 г, самцов – от 69 до 400 г. Коэффициент корреляции между показателями массы и возраста составил 0,62 у самок и 0,72 у самцов. В целом показатели массы лиманды варьировали сильнее, чем показатели длины. Следует отметить, что наиболее сильные колебания массы отмечались у рыб возрастных групп 8–12 лет, а также 3 года [Стесько, в печати]. Полученные данные о показателях длины и массы рыб дают основания предполагать разнородность популяции лиманды. Широкий размах количественных характеристик позволяет лиманде как виду занять различные экологические ниши, распределяясь на обширной акватории в прибрежных районах Баренцева моря.

При сравнении роста лиманды Баренцева моря с аналогичными данными по Белому морю [Шерстков, 2007], прибрежным районам о-ва Исландия [Jonsson, 1966] и Немецкой бухты в Северном море [Lozan, 1989] установлено, что и самки, и самцы баренцевоморской популяции лиманды имели наибольший максимальный возраст по сравнению с прочими. Максимальные линейные размеры самок были сравнимы лишь с показателями в прибрежных районах Исландии, где выловлена лиманда длиной 420 мм. При этом по темпу роста лиманда Баренцева моря превосходила лишь беломорскую популяцию, уступая всем остальным (рис. 5).

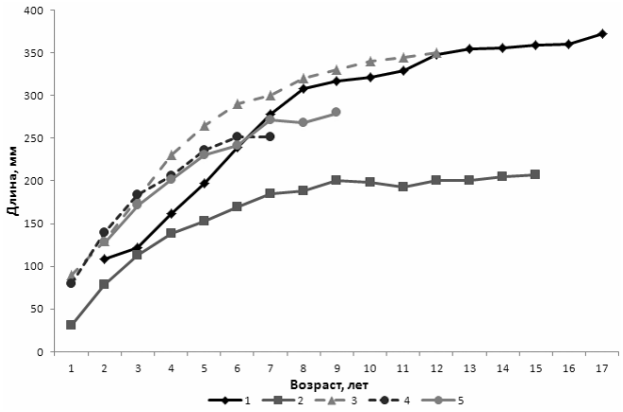


Рис. 5. Сравнительные результаты средних показателей длины самок лиманды Баренцева моря в 1997–2013 гг. (1; N = 529 экз.), Восточной Соловецкой Салмы Белого моря [Шерстков, 2007] (2), прибрежных районов о. Исландия [Jonsson, 1962] (3), бухты Немецкая в Северном море по Д. Лозану [Lozan, 1989] (4) и по А. Рижнсдорпу [Rijnsdorp et al., 1992] (5)

А. Рижнсдорп с соавторами [Rijnsdorp et al., 1992] проводили исследования на различной удаленности от берега на глубинах от 20 до 30 м и пришли к выводу, что рост лиманды был наиболее интенсивным на мористых участках и в прибрежной полосе на глубинах до 30 м, в то время как на срединных станциях – на 40-метровой глубине – лиманда росла хуже. По данным Д. Лозана [Lozan, 1989], лиманда хорошо росла на мористых участках глубиной 30–40 м. А. Рижнсдорп [Rijnsdorp et al., 1992] упоминает в своей работе об этом несоответствии, но не объясняет его. Лиманда в Баренцевом море обитает на больших глубинах, чем в Белом. Ее сравнительно высокий темп роста может быть объяснен влиянием солености (33–34 в Баренцевом море против 26–27 в Белом). Это подтверждается выводами А. С. Шерсткова [2007], который заметил, что лиманда в районе о. Кий растет медленнее, чем в р-не Восточной Соловецкой Салмы, ввиду большей распресненности воды и меньшей обеспеченности пищей. Также можно сделать предположение, что лиманда в Баренцевом море имеет лучшую кормовую базу, чем в Белом. Таким образом, особенности роста лиманды Баренцева моря можно объяснить температурным режимом и соленостью, более благоприятными в сравнении с Белым морем, и, возможно, лучшей кормовой базой, нежели в Северном, что позволяет достигать ей больших размеров, превосходя лиманду Северного моря в росте на 6–7-м году жизни.

Результаты проведенных обратных расчислений длины самок баренцевоморской лиманды в целом хорошо согласовывались с наблюдавшимся темпом роста (R = 0,98).

Среднее значение CV длины самок по данным расчислений колебалось от 10 до 24 % и в среднем составило 14 %. Наибольшие колебания показателей длины были отмечены для рыб в возрасте 1+ и 2+ лет. С возрастом CV длины лиманды постепенно падал. Высокие значения CV на 1–2-м году жизни могут быть связаны с особенностями нереста лиманды, который в Баренцевом море проходит с мая по август [Руднев, Тростянский, 2005]. Сроки выклева личинок и их дальнейшее развитие могут оказывать влияние на интерпретацию темпа роста согласно обратным расчислениям и точного возраста рыбы.

Анализ темпа роста также проводился посредством определения зависимости длины тела рыбы от ее возраста на основе общепринятых моделей. Отношение длины и массы самок лиманды имело вид:

$$y = 0{,}00002x^{2{,}89}, \qquad (3)$$

где x – длина, y – масса; при $R^2 = 0{,}94$; N = 529 экз.

Показатель степени, близкий к 3, давал возможность использования модели Берталанфи для описания роста рыб этого вида [Мина, Клевезаль, 1976; Шибаев, 2007].

При помощи уравнения Берталанфи на основании фактических данных была построена кривая роста самок лиманды. Значения переменных Берталанфи составили: Lmax = 400; K = 0,15; t0 = 0,12. Далее было проведено сравнение темпа роста, полученного различными методами (рис. 6).

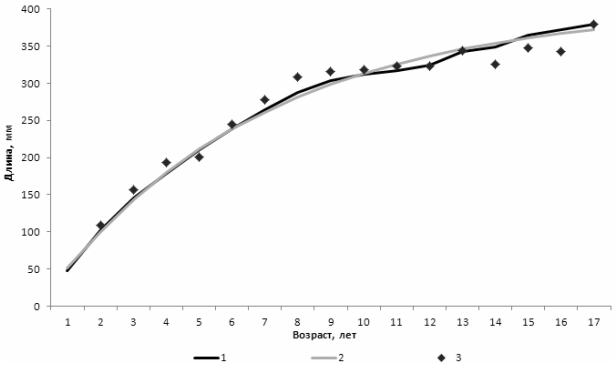


Рис. 6. Кривые роста самок лиманды согласно выявленным усредненным размерам (1), информации метода обратных расчислений (2) и полученные в результате моделирования (3)

Полученные кривые хорошо согласуются друг с другом, коэффициент корреляции составляет 0,98–0,99. Это означает, что рост лиманды можно оценивать при помощи моделирования, не прибегая без необходимости к трудоемким методам сбора и обработки полевого материала.

Практическая значимость

Специализированный промысел лиманды в Баренцевом море не ведется, тем не менее она часто попадает в трал с прочими видами донных рыб. В промысловой статистике ее нередко объединяют либо с камбалой-ершом, либо с морской камбалой, снижая достоверность данных.

В 1950-е годы ежегодный официальный вылов лиманды в Баренцевом море составлял около 600 т [Бараненкова, 1952]. Согласно экспертной оценке Руднева и Тростянского [2005], основанной на информации о видовом составе уловов научных судов и общем вылове промысловых судов в районах распределения лиманды, ее вылов в 1960–80-е годы и с 1990 по 2000 г. мог находиться на уровне 70–100 и 20–40 т соответственно. Существенное снижение вылова лиманды авторы связывают с

перераспределением промысловых усилий из прибрежных районов в центральные и северо-западные районы моря.

По данным работы наблюдателей на промысловых судах и при траловых съемках НИС, в 2012–2013 гг. средняя доля лиманды от выловленной морской камбалы при специализированном промысле последней на юго-востоке Баренцева моря составляла от 4,0 до 14,5 %. Максимальный улов лиманды был 237 кг/ч траления.

По данным Г. Джонссона [Jonsson, 1966], в период с 1925 по 1958 г. у берегов Исландии среднегодовой вылов лиманды составил 621,8 т, максимальный – 1203 т в 1927 г. Автор делает вывод, что ввиду сравнительно небольших объемов вылова на указанной акватории лиманда промыслового значения не имеет.

Тем не менее при оценке вылова лиманды следует иметь в виду ее долю как при специализированном промысле сходного по образу жизни и районам обитания массового вида – морской камбалы, так и прочих видов донных рыб. Так, если предположить среднюю долю лиманды в 9 % от вылова морской камбалы, то ее суммарный улов в некоторые годы может достигать 600 т, что превышает возможный допустимый улов, установленный в 400–450 т. Настоящая оценка является максимальной и может быть снижена за счет сопоставления с данными корреляции уловов лиманды и морской камбалы на промысловых судах, где она низкая (0,35). Подобная зависимость легко объяснима с точки зрения конкурентных взаимоотношений между видами, ведущими сходный образ жизни. Следует отметить, что каких-либо изменений состояния запаса лиманды в отрицательную сторону не наблюдается. Это может свидетельствовать как об устойчивости стада лиманды к воздействию промысла, так и о недооценке ее запаса.

Выход мяса лиманды составляет 44 %. По химическому составу частей тела она не отличается от других камбал, по химическому составу мяса относится к белковым или среднежирным рыбам (в зависимости от периода вылова) [Константинова, 2009].

В рамках рационального рыболовства и повышения эффективности использования возобновляемых природных ресурсов лиманда является ценным дополнением к прочим объектам промысла Баренцева моря.

Заключение

В Баренцевом море лиманда распространена преимущественно в прибрежной зоне Мурманского берега в юго-восточных районах. Севернее 70° с. ш. в уловах встречается достаточно редко. Круглогодично наибольшие уловы лиманды приурочены к участку вблизи границы Воронки Белого моря от п-ова Святой Нос до п-ова Канин. На западе Мурмана попадание лиманды в трал незначительно.

Лиманда – типичный донный эврифаг, основными компонентами ее питания являются двустворчатые моллюски, полихеты и черви.

В Баренцевом море лиманда нерестится с мая по август при температуре у дна от 2 до 9 °С и у поверхности от 4 до 11 °С. На Мурмане лиманда становится половозрелой на 4–5-м году жизни, в Печорском заливе были выловлены трехлетние половозрелые самцы.

В уловах баренцевоморской популяции лиманды доминируют рыбы 8–11 лет. Особи в возрасте 12 лет и старше были достаточно редки, их доля в полученной выборке составила 13,1 %. Рыбы младших возрастов были выловлены в районе Печорского залива в 2012 г., доля лиманды 2–5 лет в Восточном Прибрежном районе составила 5,5 %.

Результаты проведенных обратных расчислений длины самок лиманды в целом хорошо согласовывались с наблюдавшимся темпом роста (R = 0,98). Рост лиманды может быть описан при помощи модели Берталанфи.

Специализированный промысел лиманды в Баренцевом море не ведется, тем не менее она часто попадает в трал с прочими видами донных рыб. В промысловых журналах ее нередко объединяют либо с камбалой-ершом, либо с морской камбалой. При спецпромысле морской камбалы в Баренцевом море прилов лиманды может достигать 600 т ежегодно.

В рамках рационального рыболовства и повышения эффективности использования возобновляемых природных ресурсов лиманда является ценным дополнением к прочим объектам промысла.

Литература

Андрияшев А. П. Рыбы северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 487–490.

Алексеева С. П. Икринки и мальки рыб из Печорского залива // Материалы по размножению и развитию рыб северных морей. М.: 1949. С. 175–189.

Бараненкова А. С. Ершоватка, лиманда – *Limanda limanda* // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л.: 1952. С. 224–226.

Бойцов В. Д. Изменчивость температуры воды Баренцева моря и ее прогнозирование. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2006. 290 с.

Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наукова думка, 1969. 186 с.

Булычева А. П. Материалы по питанию камбаловых рыб Восточного Мурмана // Труды Мурм. биол. станции. Т. 1. 1948. С. 261–275.

Вилер А. Определитель рыб морских и пресноводных вод Северо-Европейского бассейна / Перевод с англ. М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1983. 428 с.

Есипов В. К. Ершоватка-лиманда (*Limanda limanda* L) // Промысловые рыбы СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 712–713.

Есипов В. К., Сластников Г. С. Камбала *Pleuronectes limanda* L. (s. *Limanda limanda* L.) Баренцева моря // Сб. науч.-промысл. работ на Мурмане / Под ред. С. Я. Миттельмана. М.; Л.: СНАБТЕХИЗДАТ, 1932. С. 180–189.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд. ПетрГУ, 2011. 302 с.

Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. 291 с.

Казанова И. И. Нерест, икринки и мальки рыб из юго-восточной части Баренцева моря // Материалы по размножению и развитию рыб северных морей. М.: 1949. С. 157–175.

Константинова Л. Л. Нетрадиционные объекты промысла Северной Атлантики и морей Северо-Европейского бассейна и перспективы их использования. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2009. 200 с.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Переладов М. В. К вопросу об уловистости крабовых ловушек // Тезисы докладов 10-го съезда гидробиологического общества при РАН. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 307–308.

Руднев В. Г., Тростянский Н. Н. Распределение, ресурсы и биология лиманды в южной части Баренцева моря // Прибрежные гидробиологические исследования: Труды ВНИРО. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. № 144. С. 236–244.

Стесько А. В. Распределение и биомасса лиманды Баренцева моря в 1990–2010 гг. // Тез. докл. XI Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (Мурманск, 22–24 мая 2012 г.): ПИНРО. Мурманск, 2012. 2 с.

Стесько А. В. Результаты исследований возрастного состава и других особенностей биологии лиманды (*Limanda limanda* L., 1758*)* по материалам наблюдений 1997–2005 гг. // Уч. зап. ПетрГУ. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. № 6 (135). С. 22–25.

Стесько А. В. Результаты исследований линейного роста лиманды (*Limanda limanda* L., 1758*)* Баренцева моря // Вестник МГТУ. Мурманск, 2014 (в печати).

Справочные материалы по росту рыб: Камбалы / Сост. А. А. Яржомбек. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. 78 с.

Шерстков А. С. Биологическая характеристика и перспективы промысла камбаловых Онежского залива Белого моря: автореферат дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2005. 23 с.

Шерстков А. С. Особенности роста ершоватки (*Limanda limanda* L.) в Онежском заливе Белого моря // Материалы отчетной сессии Северного филиала ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ 2003–2004 гг. Архангельск, 2007. С. 66–78.

Шибаев С. В. Промысловая ихтиология. СПб.: Проспект науки, 2007. 399 с.

Bells V. L., Davenport J. A comparison of food capture and ingestion in juveniles of two flatfish species, Pleuronectes platessa and Limanda limanda (Teleostei: Pleuronectiformes) // Journal of Fish Biology. Vol. 49. 1996. P. 390–401.

Bolle L. J., Rijnsdorp A. D., van der Veer H. W. Recruitment variability in dab *Limanda limanda* in southeastern of Northern Sea // Journal of Sea Research. Vol. 45. 2001. P. 255–270.

Campana S. E. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? // Canadian journal of fisheries and aquatic science. 1990. P. 2219–2227.

Campana S. E., Jones C. M. Analyses of otolith microstructure data // Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 1992. P. 73–110.

Dab, Common – Iceland // blueocean.org: Blue Ocean Institute, 2013. URL: http://blueocean.org/seafoods/dab-common-iceland/ (дата обращения: 01.09.2013).

De Paedemaecker F., O'Connor I., Brophy D., Black A. Macrobentic prey availability and potential prey competition between 0 year group Pleuronectes platessa and Limanda limanda // Journal of Fish Biology. 2011. Vol. 79. P. 1918–1939.

Hassenger T. K. Comparison of three different otolith-based methods for age determination of turbot (*Scophthalmus maximus*) // The Danish Institute for Fisheries and Marine Research. Charlottenlund, 1991. P. 39–43.

Howenkamp F., Witte J. I. J. Growth, otolith growth and RNA/DNA ratios of larval plaice *Pleuronectes platessa* in the North Sea 1987 to 1989 // Marine ecology progress series. 1991. P. 105–116.

Jonsson G. Icelandic fishes. Fjölvi. Reykjavík. Iceland. 2006. 336 p.

Jonsson G. Contribution to the biology of the dab (*Limanda limanda* L.) in Icelandic waters // Ritfiskideildar. 1966. 36 p.

Lee C. K. C. The biology population dynamics of the common dab *Limanda limanda* (L.) in the Notherrn Sea. Diss., Univ. East Anglia, 1972.

Lee O., Danilowicz B. S., Dickey-collas M. Temporal and spatial variability in growth and condition of dab (*Limanda limanda*) and sprat (*Sprattus sprattus*) larvae in the Irish Sea. Fish. Oceanogr. 15:6, 2006. P. 490–507.

Lee O. Danilowicz B. S., Nash R. D. M. Small scale variability in growth and condition of dab *Limanda limanda* (L.) larvae in relation to a Irish Sea tidal-mixing front of the west-coast of the Isle of Man // Journal of Fish Biology. 2007. Vol. 71. P. 1056–1068.

Lozan J. L. Investigation on the growth dab (*Limanda limanda* L.) in eight areas of the North Sea and comparisons with earlier findings // Arch. FishWise. Berlin, 1989. Vol. 39 (2). P. 111–146.

Lozan J. L. Sexual differences in food intake, digestive tract size, and growth performance of the dab, *Limanda limanda* L. // Marine ecology progress series. 1992. Vol. 29 (1–3). P. 223–227.

Ortega-Salas A. A. Age and growth of the dab, *Limanda limanda* (Linnaeus) in the Isle of Man waters, U.K. // An. Inst. Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nac. Auton, Mex. 15(1). 1988. P. 1–18.

Rijnsdorp A. D., Vethaak A. D., van Leeuven P. I. Population of biology of dab *Limanda limanda* in the southeastern North Sea // Marine ecology progress series. Oldendorf, 1992. Vol. 91. P. 19–35.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Стесько Алексей Владимирович
младший научный сотрудник
Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича (ФГУП ПИНРО)
ул. Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: stesko@pinro.ru
тел.: (8152) 473395

Stes'ko, Alexey
Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO)
6 Knipovich St., 183763 Murmansk, Russia
e-mail: stesko@pinro.ru
tel.: (8152) 473395

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 119–125

УДК 595.421 (470.22)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: IXODIDAE) НА ОСТРОВАХ КИЖСКОГО АРХИПЕЛАГА

С. В. Бугмырин[1], Л. А. Беспятова[1], Р. С. Мартьянов[2]

[1] *Институт биологии Карельского научного центра РАН*
[2] *Музей-заповедник «Кижи»*

Получены данные о численности и распространении иксодовых клещей на островах Кижского архипелага. Сбор иксодовых клещей проводился по стандартной методике с растительности на флаг в мае–июне 2007–2009, 2012, 2013 гг. на 27 островах и материковой части Кижского архипелага. Отработано 99,4 флаго-км, собрано 825 экз. клещей. В сборах были отмечены два вида иксодовых клещей: *Ixodes persulcatus* Schulze 1930 – 824 экз. и *Ixodes ricinus* (Linnaeus 1758) – 1 экз. Средняя численность *I. persulcatus* на территории архипелага в разные годы варьировала от 5,9 до 23,5 экз. на флаго-км. Широкое распространение и значительное преобладание в сборах *I. persulcatus* по сравнению с *I. ricinus* вписывается в общую ситуацию, которая наблюдается в последние годы в Карелии. Различия в относительной численности иксодовых клещей на разных островах определяется их биотопическими особенностями.

Ключевые слова: иксодовые клещи, *Ixodes persulcatus, Ixodes ricinus*, острова, Кижи, Россия.

S. V. Bugmyrin, L. A. Bespyatova, R. S. Mart'yanov. DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF TICKS (ACARI: IXODIDAE) ON THE ISLANDS OF KIZHI ARCHIPELAGO

Data on the distribution and abundance of ticks on islands of the Kizhi skerries are presented. Questing ticks were sampled during field surveys in May-June 2007–2009, 2012, 2013 by flagging from vegetation on 27 Kizhi archipelago islands and the mainland. A total of 99.4 flag-km were sampled and 825 ticks were collected. The samples contained two tick species: *Ixodes persulcatus* Schulze 1930 (824 spm.) and *Ixodes ricinus* (Linnaeus 1758) (1 spm.). Mean density of *I. persulcatus* in the study area varied among years from 5.9 to 23.5 ticks per flag-km. The wide distribution and predominance of *I. persulcatus* in the samples agreed with the overall situation observed lately in Karelia. The abundance of ticks on different islands is determined by their habitat characteristics.

Key words: ticks, *Ixodes persulcatus*, *Ixodes ricinus*, islands, Kizhi, Russia.

Введение

Иксодовые клещи – высокоспециализированные эктопаразиты и переносчики различных трансмиссивных инфекций. Наиболее тяжелыми заболеваниями человека, распространяемыми в Карелии иксодовыми клещами, являются клещевой весенне-летний энцефалит и иксодовые клещевые боррелиозы. В настоящее время существенные изменения мест обитания клещей и их

прокормителей, обусловленные в первую очередь рубкой лесов, осушением болот, дачным строительством, приводят к изменению границ природных очагов и, как следствие, нарастанию эпидемиологической напряженности.

Заонежский п-ов и прилегающие к нему острова Кижского архипелага относятся к Заонежскому сельговому району [Бискэ, 1959]. Доминирование сельгового рельефа юго-западной экспозиции способствует накоплению большого количества тепла в приземном слое воздуха и на поверхности почвы. В лесах хорошо развиты травяной покров и лесная подстилка, что создает благоприятные условия для обитания иксодовых клещей. Первые исследования, проведенные на Кижском архипелаге в 1970-х годах, выявили высокую численность иксодовых клещей. В учетах на флаг преобладал *Ixodes persulcatus*, который был широко распространен по всему архипелагу с плотностью популяции 10–26 экз. на единицу учета. *I. ricinus* отмечался только на юге архипелага, где его численность была в два раза ниже [Бобровских, 1989]. Исследования, проводимые главным образом в центральных и западных районах Карелии, выявили значительные изменения численности и распространения иксодовых клещей. Показано, что основные многолетние тренды связаны с ростом численности и расширением ареала *I. persulcatus* и снижением численности *I. ricinus* [Bespyatova et al., 2006; Бугмырин и др., 2013; Bugmyrin et al., 2013].

Целью настоящего исследования стало изучение распространения иксодовых клещей на островах и материковой части Кижского архипелага.

Материалы и методы

Сбор иксодовых клещей проводился в конце мая – начале июня 2007–2009, 2012 и 2013 гг. на 27 островах (рис. 1) и материковой части Кижского архипелага по стандартной методике с растительности на флаг [Беспятова, Бугмырин, 2012]. Относительная численность клещей пересчитывалась на один флаго-километр (фл.-км). Отработано 99,4 фл.-км, собрано 825 экз. иксодовых клещей.

Для наглядности представления результатов все линии разнесены по географическому принципу по трем группам: север, центральная часть и юг архипелага (табл.). По занимаемой площади острова разделили на три условных класса: малые – площадь острова менее 5 га (10 маршрутных линий), средние – до 100 га (12 линий) и крупные – свыше 100 га и материк (10 линий). Математическая обработка результатов выполнена в программе Microsoft Office Excel 2007.

В большинстве случаев на островах проводились разовые учеты иксодовых клещей. Для оценки межгодовых изменений численности иксодовых клещей были выбраны пять контрольных маршрутов, проходящие в типичных для клещей биотопах (мелколиственные и смешанные леса) и расположенные на трех островах (Большой Клименецкий, Волкостров, Кижи) и материке (см. рис. 1, точки 5–8, 18). Учеты на этих линиях выполнялись в каждый год исследования. Видовое определение клещей проведено по морфологическим признакам согласно Н. А. Филипповой [1977], без изготовления постоянных препаратов, под стереоскопическим микроскопом (x16).

Данные по южной Карелии (среднетаежная подзона) получены в результате сборов иксодовых клещей с растительности на флаг в конце мая – начале июня 2006–2013 гг. на 8 контрольных линиях в районе научного стационара ИБ КарНЦ РАН (Республика Карелия, Кондопожский р-н, N62°03.414; E33°54.56).

Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

Результаты

В сборах были отмечены два вида иксодовых клещей подсем. Ixodinae: *Ixodes (Ixodes) persulcatus* Schulze 1930 – 824 экз. и *Ixodes (Ixodes) ricinus* (Linnaeus 1758) – 1 экз. Единственная самка *I. ricinus* собрана в 2012 г. в окрестности д. Подъельники.

По данным контрольных линий, средняя численность *I. persulcatus* на территории архипелага в разные годы варьировала от 5,9 до 23,5 экз. на фл.-км (рис. 2). Самая высокая численность наблюдалась в 2009, самая низкая – в 2013 году. По сравнению с южной Карелией относительная численность иксодовых клещей в исследуемом районе ниже (см. рис. 2), значимые ($p \leq 0,05$) различия средних значений получены для 2007 и 2013 гг. В 2010 и 2011 гг., в период пика численности иксодовых клещей в Карелии, учеты в районе Кижского архипелага не проводились.

Из 13 линий, пройденных на севере архипелага, клещи не были обнаружены на о. Рогачев и в окрестности д. Носоновщина (о. Волкостров). В обоих случаях это были открытые стации (разнотравные луга), не являющиеся оптимальными для развития иксодовых клещей. Наиболее высокая численность клещей отмечена на островах Волкостров, Долгий и на материке в д. Подъельники (см. табл.). В центральной части архипелага

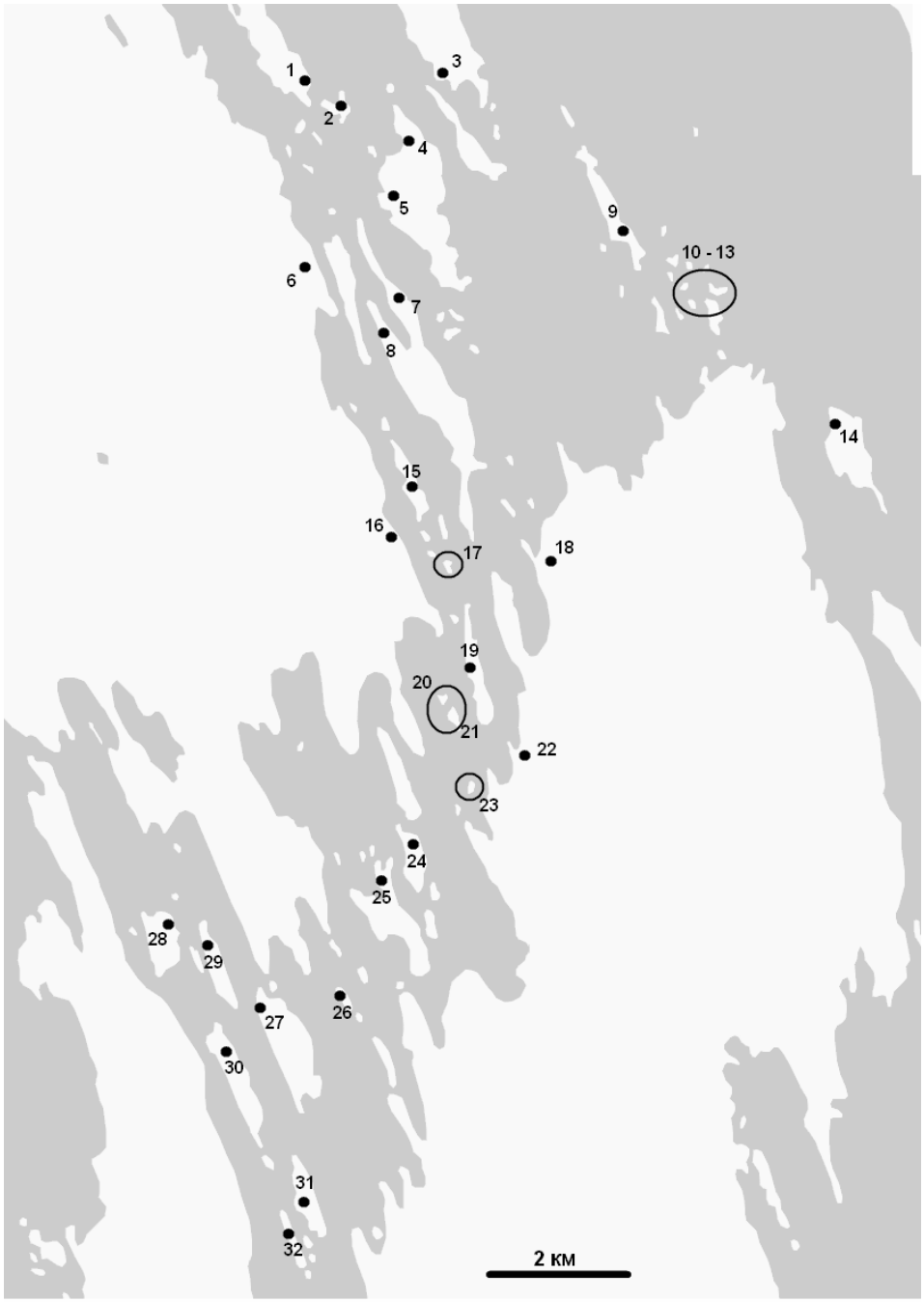


Рис. 1. Карта-схема Кижского архипелага; точками отмечены места сбора иксодовых клещей (обозначение точек в табл.)

на большинстве линий численность иксодовых клещей была невысокой (см. табл.), за исключением маршрутов на о. Большой Клименецкий (д. Воробьи) и о. Северный Олений (22,6 и 21,2 экз. на фл.-км соответственно), где разнотравные лиственные (липняки, осинники) и смешанные леса с развитой подстилкой создают благоприятные условия для развития иксодовых клещей. На юге архипелага высокая численность клещей отмечена на о. Ерницкий (20) и о. Людской (14 экз. на фл.-км), основные биотопы, где встречались клещи, – вторичные разреженные смешанные разнотравные леса.

Средняя численность иксодовых клещей на малых островах составила 2,8 ± 0,7 (дисперсия σ^2 = 4,7) экз. на фл.-км, на средних – 6,7 ± 1,9 (σ^2 = 44) экз. на фл.-км, на крупных островах и материке – 9,5 ± 2,8 (σ^2 = 79) экз. на фл.-км. Значимые различия ($p \leq 0,05$) получены при сравнении средней численности клещей на малых и крупных островах.

Численность иксодовых клещей (*Ixodes persulcatus*) в районе Кижского архипелага

№ на карте	остров	*S*, га	флаго-км	*N* кл.	клещей на фл.-км
	Север архипелага				
1	о. Еглов	97	4,1	32	7,8
2	о. Рогачев	4	2	0	< 0,5**
3	о. Шуневский	300	1,9	10	5,3
4	о. Волкостров (д. Носоновщина)	198	1,4	0	< 0,7**
5	о. Волкостров	198	10,5	203	19,3
6	д. Подъельники (материк)		10	147*	14,7
7	о. Кижи (северо-восток)	203	5,9	10	1,7
8	о. Кижи (северо-запад)	203	6,9	68	9,8
9	о. Долгий	43	1,2	19	15,8
10	о. Липовый	2	1,4	8	5,7
11	о. Березовый	2	0,8	4	5
12	о. Сато	2,4	1	1	1
13	о. Яблонь	3,9	1,4	6	4,3
	Центральная часть архипелага				
14	о. Северный Олений	74	1,6	34	21,2
15	о. Мальковец	26	10,7	49	4,6
16	д. Жарниково (материк)		3,7	14	3,8
17	о-ва Лычные	2	1,4	0	< 0,7**
18	о. Большой Клименецкий (д. Воробьи)		6,5	147	22,6
19	о. Керкостров	36	1,7	1	0,6
20	о. Малый Ламбачи	2	1,2	1	0,8
21	о. Большой Ламбачи	2,5	1,8	5	2,8
22	о. Большой Клименецкий (д. Корба)		2,9	4	1,4
23	о. Грыз	2,5	2	11	5,5
	Юг архипелага				
24	о. Карельский	32	2	2	1,0
25	о. Букольников	65	3,3	2	0,6
27	о. Ерницкий	102	1,1	22	20
28	о. Колгостров	49	1,2	6	5
29	о. Мяль	31	2,2	13	6
30	о. Малый Леликовский	57	3	9	3
31	о. Людской	40	1,4	20	14
32	о. Куйвохда	15	1	5	5

Примечание. * – 146 *I. persulcatus* и 1 *I. ricinus*; ** – клещей не выявлено при данном количестве отработанных флаго-км.

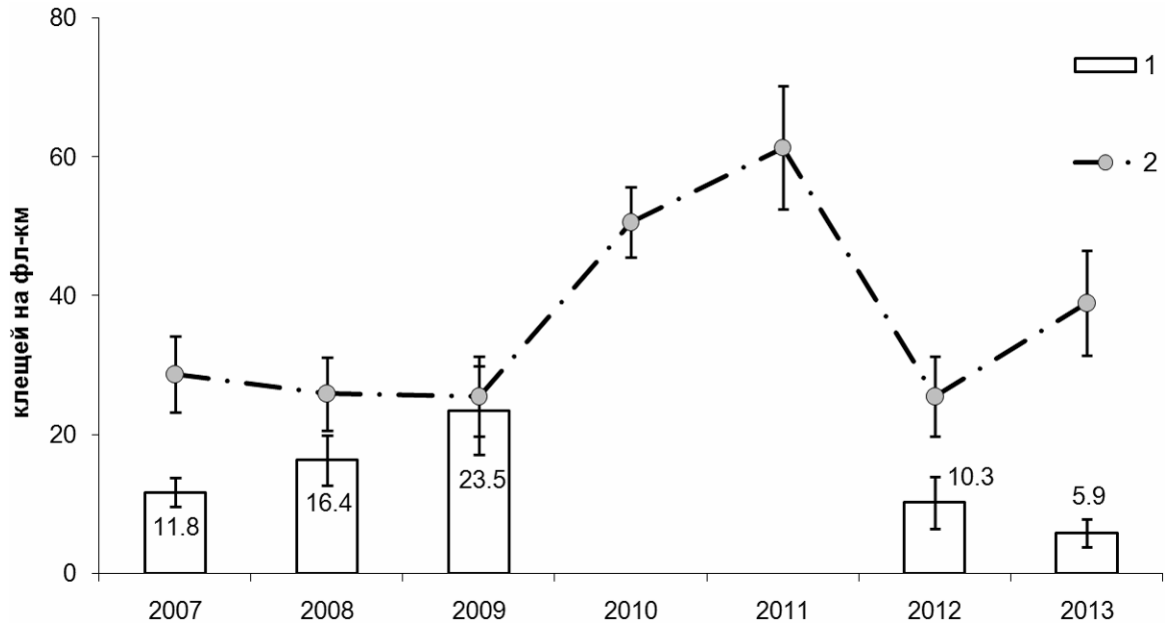


Рис. 2. Средняя численность иксодовых клещей по данным контрольных линий в районе Кижского архипелага (1) и южной (N62°03.414; E33°54.56) Карелии (2)

Обсуждение

По территории Карелии проходит северная граница распространения двух видов иксодовых клещей с пастбищным типом паразитизма – таежного *Ixodes persulcatus* и европейского лесного клеща *I. ricinus*. Несмотря на длительное сосуществование в пределах симпатрического ареала, у *I. persulcatus* и *I. ricinus* не сформировались морфологические преграды для межвидовых спариваний [Филиппова, 2002], они могут свободно скрещиваться и давать гибридное (стерильное) потомство [Балашов и др., 1998]. Возможно, в местах совместного обитания этот фактор будет ограничивать численность обоих или одного из двух видов клещей. Вместе с тем *I. persulcatus* и *I. ricinus* проявляют определенную биотопическую избирательность. В Карелии *I. persulcatus* приурочен к средне- и южнотаежным еловым формациям или их дереватам – вторичным мелколиственным лесам, а *I. ricinus* тяготеет к широколиственным или южнотаежным лесам, с большой долей листопадных пород [Лутта и др., 1953].

Леса Кижского архипелага представлены как среднетаежными, так и южнотаежными комплексами. Наличие островов с более благоприятными условиями для одного из двух видов иксодовых клещей (например, липовые разнотравные леса на западе архипелага для *I. ricinus*) и островная изолированность предполагают наличие здесь монопопуляций иксодовых клещей, как *I. ricinus,* так и *I. persulcatus*. В настоящее время примером проявления островной специфики фауны клещей могут служить данные по Финляндии, где на большей части территории распространен *I. ricinus,* а единственное место, где отмечается высокая численность *I. persulcatus*, – острова архипелага Коккола [Jääskeläinen et al., 2006].

В районе Кижского архипелага отмечен и таежный, и европейский лесной клещ. Вместе с тем численность первого вида (таежного клеща) значительно выше, чем второго. Широкое распространение и значительное преобладание в наших сборах *I. persulcatus* по сравнению с *I. ricinus* вписывается в общую ситуацию, которая наблюдается в последние годы в Карелии [Bugmyrin et al., 2013]. Ранее *I. ricinus* регулярно отмечался в районе Кижского архипелага, при этом на отдельных участках (о. Ерницкий) – с высокой численностью [Бобровских, 1989]. В настоящее время единственная находка этого вида в сборах на флаг сделана в районе д. Подъельники; помимо этого единичные случаи встречаемости отмечены на домашних животных. Одной из причин снижения численности европейского клеща может быть сокращение поголовья крупного рогатого скота, основного прокормителя *I. ricinus*, а наличие широколиственных лесов, определяющих оптимальные микроклиматические условия для его развития, и островная изоляция, препятствующая межвидовым спариваниям *I. ricinus* и *I. persulcatus*, не стали решающими положительными факторами в поддержании численности этого вида на островах Кижского архипелага.

Как уже отмечалось, по своим ландшафтным и климатическим особенностям территория Кижского архипелага является благоприятной для обитания иксодовых клещей. По результатам наших исследований средняя многолетняя численность *Ixodes persulcatus* на контрольных маршрутах ниже, чем в среднетаежной подзоне Карелии (см. рис. 2). Исключение составляет только 2009 год, когда на островах зафиксирована самая высокая численность клещей, в то время как на модельном полигоне (Республика Карелия, Кондопожский р-н) этот год соответствовал периоду низкой численности *Ixodes persulcatus*. Все контрольные маршруты проложены на крупных островах (площадью более 100 га) и материке, поэтому островная изоляция не может определять наблюдаемые низкие значения численности таежного клеща в исследуемом районе.

Различия в относительной численности иксодовых клещей на островах в первую очередь определяются их биотопическими особенностями. В зависимости от типа биотопа относительная численность клещей варьирует от низких (луга о. Керкостров и о. Рогачев или хвойные леса островов Карельский и Букольников) до высоких значений (смешанные и лиственные разнотравные леса на о. С. Олений и о. Ерницкий). На островах, где преобладают открытые луговые стации, иксодовые клещи встречались преимущественно в небольших лиственных (Грыз, Радколье) или хвойных (М. Леликовский) куртинах. На острове Кижи наиболее благоприятные условия для развития клещей складываются на северо-западе острова, где в результате зарастания луга сформировался мелколиственный лес.

При сравнении трех групп островов (малых, средних и крупных) отмечено увеличение средней численности иксодовых клещей, при этом значительно возрастает и разброс данных внутри выборки (дисперсия). Все острова неоднородны по составу растительности,

определяющей микроклиматические условия для развития иксодовых клещей. Вместе с тем небольшой размер острова (местообитания) в определенный период может обусловливать низкую численность животных – прокормителей иксодовых клещей. Так, на небольших островах при наличии типичного «клещевого» биотопа низкая плотность популяции как мелких млекопитающих – хозяев личиночных фаз, так и средних и крупных млекопитающих – прокормителей взрослых фаз развития иксодовых клещей может выступать сдерживающим фактором роста численности клещей на данном острове. Поэтому при выраженной биотопической гетерогенности на небольших островах нами не выявлено высоких значений численности *I. persulcatus*. Размеры средних и крупных островов (более 100 га) не ограничивают численность иксодовых клещей, а основными факторами, формирующими разброс данных по их обилию, выступают биотопические характеристики на конкретном маршруте.

Таким образом, на территории Кижского архипелага отмечена типичная ситуация для Республики Карелия – широкое распространение и значительное преобладание в сборах иксодовых клещей *Ixodes persulcatus* по сравнению с *I. ricinus*. В целом более низкая численность *I. persulcatus* на территории архипелага относительно материковой части республики может быть следствием как островной специфики, так и ландшафтных особенностей исследуемого района, в частности сельскохозяйственной освоенности территории. Встречаемость и численность иксодовых клещей на разных островах определяются в первую очередь их биотопическими особенностями и согласуются с общими принципами биотопической приуроченности *I. persulcatus* в Карелии. Вместе с тем отсутствие очагов высокой численности на небольших островах, характеризующихся благоприятными условиями для развития клещей, может представлять интерес для дальнейших исследований с позиций островной биогеографии.

Исследования выполнены в рамках многолетней программы музея-заповедника «Кижи» «Мониторинговые исследования природной среды Кижских шхер» и при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации, соглашение 8101.

Литература

Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus* – *I. persulcatus* (Acarina, Ixodidae) // Энтомологическое обозрение. 1998. Т. 77, № 3. С. 713–722.

Беспятова Л. А., Бугмырин С. В. Иксодовые клещи Карелии (распространение, экология, клещевые инфекции). Учебно-методическое пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 100 с.

Бискэ Г. С. Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск. 1959. 270 с.

Бобровских Т. К. Иксодовые клещи Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 1989. 85 с.

Бугмырин С. В., Назарова Л. Е., Беспятова Л. А., Иешко Е. П. К вопросу о северной границе распространения *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) в Карелии // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 2. С. 240–244.

Лутта А. С., Хейсин Е. М., Шульман Р. Е. К распространению и экологии иксодовых клещей в Карело-Финской ССР // Ученые записки Карело-Финского университета. 1953. Т. V, вып. 3. С. 57–86.

Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука, 1977. 396 с.

Филиппова Н. А. Место морфологического барьера в механизмах репродуктивной изоляции, действующих в областях симпатрии близкородственных видов *Ixodes persulcatus – I. pavlovskyi* и *I. persulcatus – I. ricinus* (Ixodidae) // Паразитология. 2002. Т. 36, № 6. С. 457–468.

Bespyatova L. A., Ieshko E. P., Ivanter E. V., Bugmyrin S. V. Long-term population dynamics of ixodid ticks and development of tick-borne encephalitis foci under conditions of the middle taiga subzone // Russian Journal of Ecology. 2006. Vol. 37, N 5. P. 325–329.

Bugmyrin S. V., Bespyatova L. A., Korotkov Y. S., Burenkova L. A., Belova O. A., Romanova L. Iu., Kozlovskaya L. I., Karganova G. G., Ieshko E. P. Distribution of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* ticks in southern Karelia (Russia) // Ticks and Tick-borne Diseases. 2013. Vol. 4, N 1. P. 57–62.

Jääskeläinen A. E., Tikkakoski T., Uzcátegui N. Y., Alekseev A. N., Vaheri A., Vapalahti O. Siberian subtype tick-borne encephalitis virus, Finland // Emerging Infectious Diseases. 2006. Vol. 12, N 10. P. 1568–1571.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бугмырин Сергей Владимирович
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: sbugmyr@mail.ru

Bugmyrin, Sergey
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sbugmyr@mail.ru

Беспятова Любовь Алексеевна
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: gamasina@mail.ru
тел.: (8142) 762706

Мартьянов Роман Сергеевич
ведущий инженер
Государственный историко-архитектурный
и этнографический музей-заповедник «Кижи»
пл. Кирова, 10а, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185000
эл. почта: martjanov@kizhi.karelia.ru

Bespyatova, Lyubov
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: gamasina@mail.ru
tel.: (8142) 762706

Mart'yanov, Roman
Kizhi State Open Air Museum of History,
Architecture and Ethnography
10a Kirov Sq., 185000, Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: martjanov@kizhi.karelia.ru

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 126–139

УДК 574

«ПРАВИЛО ОЗЕРА» И ДРУГИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РАСПРОСТРАНЕНИИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ *MARGARITIFERA MARGARITIFERA*

И. Ю. Попов

Санкт-Петербургский государственный университет

На основе выполненных на территории Новгородской и Ленинградской областей работ обсуждаются особенности рек, в которых обитают обыкновенные жемчужницы: в северной части ареала жемчужницы встречаются в реках, вытекающих из озер, а не болот и родников; на большей части ареала жемчужницы не обитают в жесткой воде, хотя выдерживают некоторое повышение жесткости при антропогенном воздействии; места промысла жемчуга, указанные в архивных источниках, не дают точной информации о распространении жемчужниц (наиболее точны сведения источников XIX века и более ранних); жемчужницы крайне редко сосуществуют с другими видами двустворчатых; реки, в которых обитают жемчужницы, имеют комплекс специфических микробиотопов. Охарактеризованные особенности позволяют вести эффективный поиск популяций жемчужниц на территории России.

Ключевые слова: жемчужница, лососевые рыбы, распространение.

I. Yu. Popov. "LAKE RULE" AND OTHER REGULARITIES IN THE DISTRIBUTION OF THE FRESHWATER PEARL MUSSEL *MARGARITIFERA MARGARITIFERA*

Based on surveys in the Leningrad and Novgorod Regions the peculiarities of pearl mussel habitats are discussed: rivers with pearl mussels in the northern part of the range take source in lakes, but not from springs or mires; archival data on pearl fishing do not provide any exact information on pearl mussel distribution (data from 19th century and earlier sources are the most specific); in most of their range pearl mussels do not inhabit rivers with hard water although they can endure some increase in water hardness caused by human impact; pearl mussels rarely coexist with other freshwater bivalves (some cases of such coexistence have appeared because of man-induced changes in river ecosystems); rivers with pearl mussels feature a complex of specific microhabitats. With these patterns in mind one can more efficiently search for pearl mussel populations in Russia.

Keywords: freshwater pearl mussel, salmonid fishes, distribution.

Введение

Пресноводные жемчужницы в Европе в настоящее время вымирают – быстро сокращается их численность и ареал [Araujo, Ramos, 2001]. В европейских странах прилагаются большие усилия для сохранения этого вида, однако из-за разрушения среды обитания предпринимаемые меры редко бывают эффективными – для этого обычно необходима большая работа по преоб-

разованию русла рек и интенсивное искусственное выращивание [Altmüller, Dettmer, 2006]. В нашей стране большая часть популяций европейских жемчужниц оказались забытыми на долгое время. Несколько столетий или, возможно, десятилетий назад они интересовали искателей жемчуга и заготовителей перламутра, но из-за снижения спроса на это сырье и сокращения численности жемчужниц интерес постепенно пропал. Биологические исследования при этом проводились в незначительном объеме, большая часть популяций не исследовались вовсе. Сведения о распространении данного вида требуют актуализации. Для выполнения этой работы необходимо исследование рек, в которых обитают атлантический лосось, *Salmo salar*, или кумжа, *Salmo trutta*: жемчужницы могут обитать только в таких реках, поскольку личинки жемчужниц паразитируют на жабрах указанных рыб. Но это не значит, что в любой лососевой или кумжевой реке есть жемчужницы. Они встречаются довольно редко. На северо-западе России реки, в которых размножаются лососевые рыбы, исчисляются сотнями. Их общая протяженность составляет тысячи километров. Тщательный и полный осмотр дна каждой реки с целью поиска жемчужниц, очевидно, невозможен в обозримом будущем. Возникает вопрос: как выявить среди них те, в которых могут обитать жемчужницы? В ходе исследований на территории Ленинградской и Новгородской областей удалось охарактеризовать некоторые особенности их местообитаний, которые позволяют существенно сузить круг поисков. Среди них наиболее примечательно «правило озера»: все реки с жемчужницами вытекают из озер; в реках же, которые вытекают из болот или родников, жемчужниц нет, хотя лососевые рыбы зачастую обитают. В настоящей работе представлена характеристика деталей «правила» и другие результаты поиска популяций жемчужницы.

Материалы и методы

Почти вся территория Ленинградской и Новгородской областей покрыта густой сетью рек и ручьев. Во многих из них обитают лососевые рыбы – преимущественно кумжа. В полноводных реках, впадающих в Ладогу и в Балтийское море, обитает и атлантический лосось. До настоящего исследования информации о популяциях жемчужниц этой территории было крайне мало. В коллекции Зоологического института РАН есть лишь шесть образцов из четырех рек. Они исследовались вместе с другими в таксономическом контексте, в результате чего было выявлено три вида европейских жемчужниц – удлиненная, *M. elongata*, североевропейская, *M. borealis* и жемчугоносная, *M. margaritifera* [Bogatov et al., 2003; Prosorova, 2004]. Такой вариант номенклатуры до сих пор иногда используется в России, хотя постепенно утверждается мнение, что вид жемчужниц всего один – такой же, как и в остальной части Европы, *Margaritifera margaritifera* [Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013].

Для выявления местообитаний жемчужниц первоначально был составлен список рек, в которых регистрировались поимки лососевых рыб. Его основой послужили списки, представленные в решениях местной администрации (1976, 1977) об учреждении водоохранных зон. Они дополнялись на основе опросов, наблюдений и архивных источников (отчеты рыбинспекции, ФГУ Севзапрыбвод, личные архивы). Указания на наличие жемчужниц также отыскивались с помощью архивных, опросных и литературных данных, а также путем оценки гидрологических и гидрохимических особенностей рек: жемчужницы обитают обычно в небольших чистых реках с мягкой водой и песчано-каменистым грунтом на глубине не более 2 м [Araujo, Ramos, 2001; Degermen et al., 2009]. В реках, где обнаружение жемчужниц представлялось вероятным, обследовались участки с быстрым течением: осматривались выбросы мертвых раковин в нижней части порогов и по берегам рек, проводилось обследование дна с помощью акваскопа – осматривались участки площадью 500–1000 м^2 [подробнее: Popov, Ostrovsky, 2013].

Результаты и обсуждение

Было установлено, что поимки лососевых рыб регистрировались в 254 реках Ленинградской и Новгородской областей. Из них было обследовано 80 рек, и жемчужницы найдены только в 8 (табл. 1; рис.). По-прежнему нет никакой возможности произвести достаточно полное исследование речного дна всех рек. Реки настолько многочисленны и труднодоступны, особенно на востоке Ленинградской области, что подобными поисками можно заниматься неопределенно долго. Даже в Западной Европе, где жемчужницы длительное время исследуются и вся территория хорошо освоена, изредка обнаруживаются неизвестные ранее популяции [Csar et al., 2012]. Тем не менее полученные данные позволяют сделать некоторые обобщения.

«Правило озера»

Оказалось, что все реки с жемчужницами вытекают из озер, а не из болот и родников. Притом что реки с истоками в озерах и не в озерах

Таблица 1. Реки Ленинградской и Новгородской областей, обследованные на наличие жемчужницы *M. margaritifera*

Реки, в которых обнаружены жемчужницы (8)	Реки, в которых жемчужницы не обнаружены					
	Реки, указанные в архивах как места промысла жемчуга или их притоки (22)		Реки, в которых жемчужницы, вероятно, отсутствуют по естественным причинам (47)			Реки, по которым есть косвенные данные о наличии жемчужниц в недавнее время (3)
Гладышевка	*Бурга*	Холова	Азика	*Корнушручей*	*Сарка2*	*Птичья*
Охта	Вишера	*Хуба*	*Ащина*	*Кузра*	*Сарка3*	*Шапша*
Пейпия	*Волма*	*Чересица*	Б.Рыбежка	Лемовжа	Систа	*Серебристая*
Рощинка	*Каменка*	Черная1	*Великая*	Ленивец	Солка	
Сестра	*Гремячья*	Черная2	Верхняя Курба	*Лосевка*	*Сондала*	
Хоринка	*Кренично*	*Черная3*	Видонь	Луга	Сясь	
Шоткуса	*Ланошенка*	Черноручeнка	Вилига	*Люблинка*	*Тикша*	
Янега	*Лонница*	*Шегринка*	Воронка	М. Рыбежка	*Тукша*	
	Лужонка	*Явань*	Вруда	*Н. Курба*	Ушковский	
	Льняная	Яймля	*Вуокса* Городенка	Оредеж	*Хаболовка*	
	Пoлометь	*Ярынья*	*Долгая*	*Оять*	Хревица	
			Капша	*Паша*	Черная	
			Кондега	Приветненка	*Черная2*	
			Копорка	*Савинка*	*Шижня*	
				Сара	*Шокша*	
				Сарка1		

Примечание. Курсивом выделены названия рек с истоками в озерах, подчеркиванием – рек Ленинградской области.

могут не различаться по гидрологическим показателям и лососевые рыбы часто обитают и в тех, и в других. Возможно, по этой причине жемчужницы отсутствуют в некоторых районах. В бассейне реки Луги, например, особенно многочисленны притоки, в которых воспроизводятся лососевые рыбы [Попов, 2001], но жемчужниц нет, как нет и озер в истоках большей части этих притоков. Популяции жемчужниц обитают или обитали в прошлом преимущественно в районах, где озера многочисленны, – на Карельском перешейке, северо-востоке Ленинградской области, Валдайской возвышенности и прилегающей к ней территории.

Важная роль озер в создании хороших условий для жизни жемчужниц замечена в Швеции, хотя такого строгого «правила озера» не отмечалось: указывается на то, что озеро обеспечивает более высокую температуру воды летом, служит отстойником-очистителем и в то же время хорошим источником пищи двустворчатых моллюсков [Lundstedt, Wennberg, 1995; Söderberg et al., 2008]. Однако это правило не действует на юге ареала: в Австрии и в Португалии вообще нет озер в тех частях стран, где имеются реки с жемчужницами. Вероятно, на юге из-за большей продуктивности окружающей территории достаточно большой объем питания смывается с берегов. Хотя скорее наиболее существенна роль озер в отношении температуры. Высокая температура летом стимулирует созревание и размножение жемчужниц, при низкой температуре (ниже 15°) размножения не происходит. При выращивании жемчужниц размножение стимулируют высокой температурой [Hruska, 1992, 1999, 2001]. Озеро в истоках рек служит летом «солнечной батареей», и вполне возможно, что без этого северные реки не могут прогреться до требующейся жемчужницам температуры. Вероятно, южная граница действия «правила» проходит по Новгородской области, потому что в некоторых реках, которые считались местом промысла жемчуга, озера в истоках малы или даже отсутствуют (см. табл. 1).

По-видимому, все или почти все реки севера России, в которых обитают жемчужницы, имеют истоки в озерах. Севернее обследованной территории на данный момент известно 74 реки, которые каким-то образом упоминались в связи с промыслом жемчуга или находками жемчужниц [Якунина, 1955; Makhrov et al., 2013]: Паз, Печенга, Западная Лица, Ура, Тулома, Кола, Тюва, Варзуга, Кузрека, Выпча, Умба, Порья, Колвица, Нива, Лупче-Савино, Канда, Вирма, Остречья, Сухая, Кыма, Емешь, Летняя, Ташечная, Акулинина, Сайда, Жемчужный ручей (1, 2), Ковда, Нильма, Пулонга, Чупа, Кереть, Кювиканда, Гридина, Калга, Воньга, Кузема, Поньгома, Кемь, Выг, Сума, Нименьга, Малошуйка, Кожа, Сывтуга, Сомба, Поньга, Хайноручей, Вейга, Яреньга, Сюзьма, Солза, Шуя, Суна, Путка, Кумса, Вичка, Ламбушка, Повенчанка, Немина, Пяльма, Туба, Водла, Виксеньга (или Виксенда), Кокколанйоки, Ихаланйоки, Китенйоки, Сумерианйоки, Сюскюяннйоки, Уксунйоки, Тулокса, Тулемайоки, Олонка, Видлица. Из них только у одной реки, по-видимому, вообще нет озер в истоках – у реки Вейги, протекающей по Архангельской области. Существование жемчужниц в ней не подтверждено, известно лишь сообщение о промысле жемчуга в прошлом, которое могло

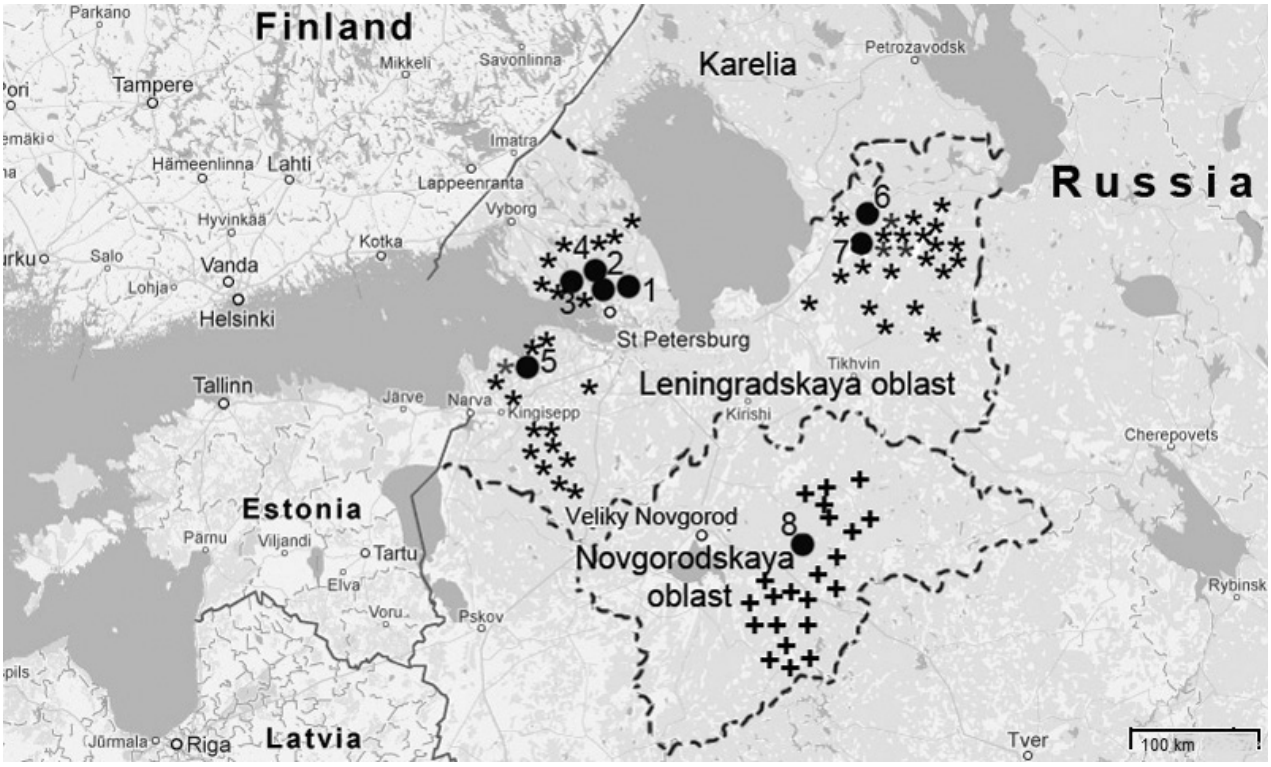


Схема распространения жемчужниц и обследованных рек: ● – места обнаружения жемчужниц (1 – Охта, 2 – Сестра, 3 – Гладышевка, 4 – Рощинка, 5 – Пейпия, 6 – Янега, 7 – Шоткуса, 8 – Хоринка); + – реки, в которых жемчужницы, скорее всего, вымерли; * – другие обследованные реки, в которых жемчужницы не обнаружены

быть неточным. В недавнее время исследовались только 16 из этих 74 рек, и в 14 из них популяции жемчужниц обнаружены [Makhrov et al., 2013]. Возможно, при уточнении распространения жемчужниц и актуализации приведенного списка рек «правило» окажется полезным. Например, известны сообщения о том, что жемчуг добывался в реке Виксенде или Виксеньге бассейна Онежского озера. Виксенда вытекает из болота, а Виксеньга имеет озеро в истоках. Значит, скорее всего, жемчужницы обитали или до сих пор обитают в последней. В этой связи интересно также сообщение о реке Летней, впадающей в озеро Вадозеро Мурманской области. Она имеет преимущественно родниковое питание, хотя в ее истоках есть небольшое озеро. В ней в 1940 году была найдена лишь одна пустая раковина жемчужницы [Граевский, Баранов, 1949]. При этом местные жители сообщали исследователям о том, что в прошлом в ней встречались жемчужницы в нижнем течении, но в значительно меньшем количестве, чем в соседних, вытекающих из озер реках. Вероятно, в настоящее время в связи с общим уменьшением численности жемчужниц «правило» сделалось более точным – малочисленные популяции, обитавшие в неоптимальных местах, вымерли. «Правило» отчасти объясняет, почему жемчужницы не встречаются в восточной части ареала лососевых на территории севера России – там озер сравнительно мало, а климат еще более холодный.

Вероятно, существование озерно-речных систем в прошлом способствовало расселению жемчужниц – процессу, осуществление которого сопряжено с большими затруднениями. Типичный жизненный цикл жемчужниц не предусматривает их расселения по разным рекам. Личинки жемчужниц заражают в конце лета или в начале осени преимущественно молодь лососевых рыб, зимой эта молодь находится в реке, весной скатывается в море или остается примерно в том же месте, где она была заражена, и в это время личинки ее покидают и оседают на дно. Перемещение молоди зимой из одной реки в другую затруднительно. Однако некоторое количество личинок заражает и взрослых рыб. (Это происходит реже, потому что взрослые рыбы, которые были заражены в раннем возрасте, приобретают иммунитет, и, возможно, из-за того, что к более крупным жабрам глохидиям труднее прикрепиться [Bauer, 1987].) А взрослые рыбы – в особенности кумжа – могут совершать более сложные миграции по озерно-речным системам.

Обращает на себя внимание и следующее обстоятельство: если проследить истоки некоторых рек с жемчужницами, то они могут привести в одну «точку» – определенный участок. Таких «точек» на территории Ленинградской области две. Так, с небольшого участка из центра Карельского перешейка вытекает несколько рек – Сестра, Охта, система реки Черной, Птичья. В системе реки Черной помимо двух рек, в которых обнаружены жемчужницы, есть еще одна – Серебристая, в которой жемчужницы в недавнее время существовали, – в коллекции Зоологического института РАН есть образец, добытый несколько десятилетий назад. На реке Серебристой всего один небольшой участок, пригодный для обитания жемчужниц, но на нем не удалось их обнаружить. В реке Птичьей жемчужницы не были найдены. Однако они там, возможно, были (Д. К. Дирин, личное сообщение) или даже существуют в небольшом количестве. Таким образом, в центре Карельского перешейка был «источник» рек с жемчужницами.

Аналогичный участок имеется на востоке области – между рекой Свирь и одним из ее самых больших притоков – рекой Оять. Из него на север течет река Янега, на запад – Шоткуса, на юг – Шапша. Первые две реки указывались как места промысла жемчуга, а Шапша не упоминалась ни в одном источнике как местообитание жемчужниц. Однако, принимая во внимание сделанное на Карельском перешейке наблюдение, был предпринят особенно интенсивный поиск, и в итоге найден обломок раковины, похожей на жемчужницу. Возможно, в реке существует малочисленная по естественным причинам популяция жемчужницы, которая осталась неизвестной. В Новгородской области также есть такая «точка», но она значительно больше – это система озер Валдайской возвышенности. Вероятно, в этих «точках» Ленинградской области в прошлом существовали системы озер большей площади, чем в настоящее время. Ведь на протяжении последних тысячелетий на рассматриваемой территории происходит поднятие суши, которое могло привести к изменениям озерно-речных систем.

При обсуждении расселения двустворчатых моллюсков высказывалось предположение, что ему могли способствовать птицы – известно, что птицы ловят рыб и нередко теряют их во время полета. Однако по этому поводу сделано возражение: через Северную Америку летит огромное количество птиц, но фауны двустворчатых моллюсков разных речных систем существенно различаются, т. е. если бы птицы могли массово расселять моллюсков, то наблюдалось бы обратное [White, 1905].

Для какого-то иного способа расселения жемчужниц должны произойти отклонения от обычного жизненного цикла лососевых и существенные преобразования среды, то есть события, имеющие небольшую вероятность. Нет особых сомнений в том, что они происходили, ведь жемчужницы распространены по обе стороны Атлантического океана. Когда-то А. Вегенер использовал этот пример для подтверждения своей теории дрейфа континентов [Wegener, 1929]. Однако современные данные это опровергают: выяснилось, что генетические различия между американскими и европейскими жемчужницами невелики, и это означает, что они не могли разделиться в конце мезозойской эры, когда образовался Атлантический океан [Machordom et al., 2003]. Скорее всего, таяние ледников вызвало значительное опреснение водоемов и нетипичные миграции лососевых рыб, что и привело к расселению жемчужниц. И расселение по озерно-речным системам могло происходить значительно быстрее, хотя и недостаточно быстро для того, чтобы они заселили все пригодные для их жизни реки. Ареал жемчужниц значительно меньше ареала их рыб-хозяев. Среди обследованных рек есть множество таких, которые кажутся пригодными для обитания жемчужниц, но этих моллюсков в них не обнаруживается и нет никаких сообщений о том, что они когда-то в них существовали (в частности, в бассейне Свири).

Таким образом, «правило озера» является только ориентиром, а не абсолютным свидетельством наличия популяций жемчужниц. При их поиске необходимо учитывать и другие «правила», в которых также есть исключения, и поэтому необходимо сопоставлять различные свидетельства.

Данные о промысле жемчуга и современное распространение жемчужниц

Важным источником сведений о распространении жемчужниц являются данные о промысле жемчуга и находках жемчужниц, которые часто основаны на сообщениях местных жителей. Тем не менее оказалось, что на обследованной территории эти данные не всегда точны – жемчужницы обнаруживаются в реках, в которых не было промысла жемчуга, и напротив – иногда указываются реки, в которых жемчужниц нет и не было. Наиболее убедительными представляются сообщения о промысле жемчуга в далеком прошлом, которые отражены в источниках XIX века и более ранних [обзор: Якунина, 1955]. Они свидетельствуют о том, что самые выразительные описания жемчужных богатств России относятся к XV–XVI ве-

кам – подарки царей дружественным европейским правителям, жемчужный рынок в Москве, богатые украшения икон и т. д. В начале XVIII века была предпринята попытка государственного регулирования промысла, но она оказалась неудачной [Кораго, 1981]. В дальнейшем объемы добычи жемчуга снижались.

Примерно то же самое происходило и в Западной Европе – расцвет промысла в XV–XVII веках, а потом неуклонное падение. Несмотря на то что в Европе меры по регулированию промысла предпринимались, численность жемчужниц не восстанавливалась. Так, например, в реках Баварского леса с 1861 по 1900 год было найдено 4562 жемчужины, среди них 2063 высокого качества («чистой воды»), то есть 114 и 52 в год. Затем с 1901 по 1909 было добыто еще 418, среди них 105 чистых, то есть 46 и 12 в год. В 1910 году было найдено 10 качественных жемчужин и 16 похуже; в 1911 – 77 жемчужин: 35 хороших, 27 похуже, 15 «песчаных». В дальнейшем эта история не прослеживается. Самый богатый зарегистрированный улов был в 1650 году – не менее 224 жемчужин хорошего качества. При этом скопления жемчужниц тщательно охранялись длительное время, жемчужницы раскрывались живыми и помещались обратно после осмотра, промысел регулировался и рассматривался как традиционное занятие, поддерживаемое местными «коронами», которые украшались местным жемчугом. Сам по себе промысел не был выгодным занятием и сохранялся только из-за желания королей [Israel, 1913]. Таким образом, даже при тщательном управлении промысел европейского жемчуга оказался утраченным около 100 лет назад.

Для России не известно настолько точных цифр, отражающих объемы промысла, но, скорее всего, поскольку никаких мер по сохранению жемчужниц не предпринималось, это занятие также становилось все менее и менее прибыльным и утратило хоть какое-то экономическое значение примерно в это же время. Жемчуголовы начала XX века сравнивали поиск жемчуга с картежной игрой [Шилов, 2011]. В 1930-е годы был предпринят ряд исследований, связанных с попытками использовать этот ресурс [Властов, 1934; Макаров, 1934], но он оказался уже практически выработанным. Позднее, в 1970-е годы была предпринята аналогичная попытка – реки с жемчужницами исследовались сотрудниками института ювелирной промышленности по аналогии с полезными ископаемыми, но в этом отношении работы оказались неудачными из-за крайней бедности «месторождений» жемчуга [Голубев, Есипов, 1973; Кораго, 1981].

В период расцвета жемчужного промысла основные места добычи вряд ли оставались в секрете, поскольку это занятие было заметным явлением в обществе. Однако с тех пор прошло уже много времени, и какие-то факты могли затеряться или исказиться; в названиях рек не было и до сих пор нет достаточной точности. Нередко местные жители называют реку не так, как она указана на картах. Есть несколько распространенных названий рек: на обследованной территории не меньше пяти Черных рек, двух-трех Сарок, Сар и Каменок. Некоторые реки до сих пор даже в документах указываются по-разному – например, Харинка, Хоринка, Хоренка (с разными ударениями). В такой ситуации архивные материалы не позволяют составить абсолютно точный список мест промысла. Экологическое состояние рек также изменялось, и поэтому какие-то популяции могли исчезнуть. Для обследованной территории указывается около 30 рек, в которых добывался жемчуг [Якунина, 1955; Махров, 2009]. Большая их часть имеют истоки на Валдайской возвышенности и относятся к бассейну озера Ильмень (точнее, представляют собой истоки рек Мсты и Полы). Из них, а также из небольших рек, протекающих неподалеку, в 2011–2013 годах обследовано 22, и жемчужницы найдены только в одной – в Хоринке (см. табл. 1). В остальных жемчужницы или вымерли, или не существовали. На территории Ленинградской области четыре реки указаны как места промысла жемчуга – Сарка, Янега, Шоткуса, Охта. В трех из них жемчужницы обнаружены – в Охте, Янеге и Шоткусе, а в Сарке, т. е. в Сарках, – не обнаружены, и условия там малопригодны для существования этих моллюсков.

В настоящее время по крайней мере на обследованной территории промысел жемчуга основательно забыт и возобновление попыток бессмысленно из-за низкой численности жемчужниц. Жемчужины попадаются в одной раковине из нескольких сотен или даже трех-четырех тысяч особенно крупных особей, и для того, чтобы заниматься промыслом, популяции должны исчисляться десятками миллионов. В прошлом жемчужницы местами покрывали дно некоторых рек в несколько слоев, а сейчас они встречаются редко, численность популяций составляет несколько десятков, реже – сотен особей и совсем редко – несколько тысяч.

Недавние сведения о находках жемчужниц оказались менее точными, чем архивные материалы о промысле жемчуга. Так, например, было опубликовано сообщение о добыче жемчуга в Вепсском лесу – территории на северо-востоке Ленинградской области. Во время экс-

педиции в эту местность было установлено, что источником опубликованного сообщения [Попова и др., 2005] послужило мнение одного местного жителя – бывшего инспектора рыбоохраны, который попытался найти жемчуг в беззубках (получив откуда-то неточную информацию) и сообщил о наличии жемчужниц приезжим ученым-ботаникам. Сравнительно недавно (в 2001 г.) было заявлено о переоткрытии жемчужниц юными натуралистами в реке Шегринке (Щегринке)[1], протекающей по территории Валдайского национального парка. В ходе обследования оказалось, что в реке обитают не жемчужницы, а толстые перловицы (*Unio crassus*). (Тоже уязвимый вид моллюсков, к которому в природоохранном отношении относится почти все то же самое, что и к жемчужницам [Van Damme, 2011].)

Толстые перловицы среди местных двустворчатых имеют наибольшее сходство с жемчужницами. По внешним признакам толстых перловиц бывает трудно отличить от небольших жемчужниц. Эти два вида легче всего различаются по форме замка – у жемчужниц один зуб, у толстых перловиц два, т. е. различия лучше всего заметны на мертвых пустых раковинах. Легко различить и скопления этих видов – толстые перловицы значительно мельче, длина их раковины редко превышает 8 см, а жемчужницы часто дорастают до 12–14 см. У многих толстых перловиц нога имеет оранжевый цвет, а у жемчужниц нога серая. Местообитания толстых перловиц часто сходны с местообитаниями жемчужниц, при наблюдении в естественных условиях эти два вида могут выглядеть одинаково, и поэтому ошибки неспециалистов легко объяснимы.

Сообщения специалистов, которые занимались поиском жемчужниц как ювелирного сырья – в том числе на территории Ленинградской и Новгородской областей – также оказались не вполне точными [Golubev, Golubeva, 2010]. В них указано четыре местообитания жемчужниц в реках Новгородской области (в том числе река, отсутствующая на современных картах, – Кулотина) и отмечается, что жемчужниц нет на востоке Ленинградской области. На самом деле на востоке Ленинградской области жемчужницы есть, а в Новгородской области жемчужницы обитают только в одной реке. Приведенные при этом карты также неточны.

Подобные неточности возникают из-за того, что жемчужницы уже давно забыты как объект промысла, а отчасти и потому, что искатели жемчуга, по понятным причинам, вряд ли стремились к активному распространению информации о своей деятельности. Интересно отметить, что современные исследователи жемчужниц им иногда уподобляются и пишут статьи о реках «А», «В», «С» [Buddensiek, 1995; Hastie et al., 2000; Ostrovsky, Popov, 2011] или вообще крайне редко что-то публикуют. В результате таких установок может сложиться порочный круг – поскольку нет информации, то нет и мер по охране и нет никаких оснований предъявлять претензии местной администрации. Между тем, состояние вида таково, что он может незаметно исчезнуть на большей части ареала, если не предпринимать активных действий по восстановлению. На территории Ленинградской области нечто подобное уже произошло – в реке Пейпии, протекающей по заказнику «Котельский», множество жемчужниц погибло потому, что в реку производится сброс сточных вод из местного санатория. Факт наличия жемчужниц был известен некоторым ученым, но в документы, касающиеся заказника, он не вошел, и поэтому принятие необходимых мер оказалось затрудненным. Здесь уместно отметить, что дополнительные сложности возникли из-за существующего описания трех видов жемчужниц. Из них только один занесен в Красную книгу России – жемчужница обыкновенная, *Margaritifera margaritifera*, соответствующая «жемчугоносной». «Необыкновенные» жемчужницы в Красную книгу России не занесены, и авторы описаний трех видов, по-видимому, об этом не побеспокоились. Между тем, включение в список Красной книги может оказаться действенным инструментом в сохранении природы, поскольку согласно законам Российской Федерации уничтожение и разрушение среды обитания видов, занесенных в Красные книги, не разрешается. Сейчас, если произойдет нарушение этих законов, нарушитель сможет сослаться на то, что ущерб нанесен не обыкновенной жемчужнице, а, например, удлиненной. «Необыкновенных» жемчужниц занесли только в некоторые региональные Красные книги, точнее, в опубликованные книги [Богатов, Старобогатов, 2002а, б, в; Богатов и др., 2004], но не в утвержденные правительствами регионов списки охраняемых видов. На практике оказалось, что различить

[1] В реке Щегринка Валдайского национального парка (Новгородская область) обнаружена жемчужница-маргаритана – пресноводный моллюск, занесенный в Красную книгу и до сих пор считавшийся исчезнувшим. На Валдае жемчужница-маргаритана в последний раз встречалась в середине XIX века, в XX веке моллюск практически исчез с территории России – по словам специалистов, из-за загрязнения водоемов. По заказу Валдайского национального парка жемчужницу в течение двух месяцев искала в речке Щегринка экспедиция юных экологов и их преподавателей из средних школ Мурманской, Московской, Ленинградской и Новгородской областей (http://www.businesspress.ru/newspaper/article_mld_43_ald_80733.html)

виды «необыкновенных» жемчужниц невозможно из-за неясных диагностических признаков, их совместного обитания и наличия промежуточных вариантов [Болотов и др., 2013]. К сожалению, дискуссия по этому вопросу не прекращается [Богатов, 2009; Шилейко, 2009; Рижинашвили, 2011; Богатов, 2013], и это может нанести прямой вред жемчужницам, потому что затрудняет пресечение фактов, подобных обнаруженному на Пейпии. Кроме того, дискуссия отвлекает специалистов, обративших внимание на этот вид, от природоохранных исследований, что также крайне негативно сказывается на состоянии объекта: пока ведутся споры о том, сколько лучше иметь жемчужниц – трех или одну, можно остаться вообще без них.

Жемчужницы и жесткость воды

Таким образом, «правило» соответствия распространения жемчужниц свидетельствам о промысле жемчуга не очень строгое. Более точное «правило» состоит в том, что жемчужницы обычно не обнаруживаются в реках с жесткой водой и известковым грунтом. Хотя это правило также действует не на всем ареале жемчужниц. В Ирландии в одной реке с жесткой водой – Нор (Nore) – жемчужницы обитают. Помимо экологических предпочтений они отличаются от обычных более мелкими размерами, толстой раковиной и отсутствием разрушения центральной части [Haas, 1948; Chesney et al., 1993; Moorkens, 1999]. Их когда-то рассматривали как особый вид *M. durrovensis* или подвид *M. т. durrovensis*, а сейчас отказываются от таких характеристик, потому что не выявлено их генетических отличий от других жемчужниц [Machordom et al., 2003]. Сходные формы отмечались также в реках Великобритании [Boycott, 1933]. В Ирландии и соседних странах обнаружены различные промежуточные варианты между обычными и жестководными жемчужницами по экологическим предпочтениям и по форме и размерам раковин [Chesney et al., 1993]. Жестководная форма сейчас характеризуется как экофенотип, однако это не совсем точно, поскольку понятие «экотип» означает такой вариант изменчивости, который появляется в разных точках ареала в сходных условиях (понятие введено Г. Турессоном для характеристики горных, равнинных и других форм растений [Turesson, 1922]). В данном случае такого не наблюдается – это скорее географическая форма, чем экологическая. На большей части ареала жестководных форм нет. При этом Ирландия – центр области распространения обыкновенной жемчужницы. В этом же месте располагался основной рефугиум лососевых во время максимума оледенения [Махров, Болотов, 2006], там же обитают оба вида-хозяина обыкновенной жемчужницы и там же располагается центр ареала атлантического лосося. Ареалы всех этих видов, правда, имеют неправильную форму, и точно определить их центр трудно, однако поскольку атлантический лосось и обыкновенные жемчужницы распространены по обе стороны Атлантического океана в умеренной зоне, то можно расценить Ирландское море и окружающие реки как центры их распространения.

По этому поводу эволюционисты писали следующее:

– центр ареала является центром происхождения [Allen, 1906; Willis, 1940];

– в центре происхождения проявляется максимум изменчивости вида, а затем по мере удаления от него разнообразие уменьшается [Вавилов, 1922. Цит. по: Вавилов, 1967; Allen, 1906; Reinig, 1938];

– по мере эволюции группы у нее уменьшается изменчивость [Rosa, 1931].

Если это верно и если отнести это к жемчужнице *Margaritifera margaritifera*, то складывается следующая картина: вид сформировался у Ирландского моря (возможно, параллельно атлантическому лососю), потом распространился в разные стороны и при этом претерпел небольшую эволюцию, утратив изменчивость.

Таким образом, на территории России в реках с известковым грунтом искать жемчужниц не стоит. Хотя надо отметить, что геологическая картина региона довольно пестрая. Реки, которые текут почти параллельно на небольшом расстоянии друг от друга, могут сильно различаться в отношении грунта. Так, на юго-западе Ленинградской области есть возвышенность Ижорское плато – массив известковых пород, и с него течет несколько рек. Однако в этом районе есть разлом, в котором присутствуют переотложенные породы. В результате оказалось, что в одной небольшой реке Пейпии вместо известняка – песок и гранит, и в ней обитают жемчужницы. На расстоянии нескольких километров от нее текут реки с известковым грунтом – Воронка, Систа, Копорка; в них обитают лососевые рыбы, а жемчужницы не обнаруживаются.

На обследованной территории обнаружилась одна популяция в реке с несколько повышенной жесткостью – в реке Хоринке Новгородской области (1,17 мг-экв/л)[1]. Есть все основания пола-

[1] Анализ выполнен в Центре коллективного пользования научным оборудованием Северного (Арктического) федерального университета.

гать, что жесткость в ней повысилась недавно из-за антропогенного воздействия, и это оказывает негативное воздействие на сохранившихся жемчужниц. Жемчужниц в реке мало (вероятно, несколько тысяч), и они мелкие – обычно их длина не превышает 8 см. Это является свидетельством повышенной эвтрофикации и повышенного содержания солей [Bauer, 1991, 1992]. Согласно данным специалистов по ювелирному сырью [Голубев, Есипов, 1973], промысловый размер жемчужниц начинается с 8 см – в особях меньшего размера жемчужин ювелирной ценности не встречается. В прошлом в реке Хоринке жемчуг добывался, т. е. ранее жемчужницы в ней достигали более крупных размеров. Значит, среда в реке изменилась за последние десятилетия – увеличилось содержание солей, что могло быть следствием загрязнений и смыва грунта в результате сельскохозяйственной деятельности. С этим изменением связано еще одно необычное явление, обнаруженное в реке Хоринке, – сосуществование жемчужниц и толстых перловиц. Этот факт указывает еще на одно «правило с исключениями»: жемчужницы крайне редко сосуществуют с другими двустворчатыми.

Сосуществование жемчужниц и других двустворчатых

Случаи сосуществования жемчужниц и толстых перловиц известны, но редки. Другие двустворчатые в местообитаниях жемчужниц обнаруживаются еще реже (в ходе настоящей работы была найдена только одна беззубка в местообитаниях жемчужниц на реке Гладышевке). Вполне возможно, что это сосуществование – относительно новое явление, связанное с преобразованием речных экосистем, потому что в прошлом его не наблюдалось. На это обращалось внимание 100 лет назад и ранее (в частности: [Israel, 1913]) – ни в Европе, ни в Америке таких случаев не было известно, при том что жемчужницы были местами очень многочисленными и в то же время тщательно осматривались на протяжении нескольких сотен лет при поисках жемчуга. Толстые перловицы наиболее близки по экологии к жемчужницам, но оптимальные условия для их существования сильно различаются (табл. 2).

В случаях, подобных обнаруженному в Хоринке, вероятно, оба вида существуют в неоптимальных условиях. При этом характер сосуществования меняется на разных участках реки: в Германии отмечено, что толстые перловицы населяют участки с большей концентрацией солей и нитратов в воде [Bauer et al., 1991]. На реке Хоринке распределение толстых перловиц и жемчужниц соответствует этим данным. В ее верхнем течении встречаются почти одни толстые перловицы, в среднем течении – преимущественно жемчужницы со значительной долей толстых перловиц (при осмотре 150 м^2 дна было найдено 58 жемчужниц и 9 толстых перловиц), затем, еще ниже по течению встречались одни жемчужницы, а в нижнем течении жемчужниц не найдено, но найдены в небольшом количестве толстые перловицы. Это распределение соответствует характеру освоения территории бассейна реки – в ее верховьях есть несколько поселков, окруженных сельхозугодьями, затем река течет через лес, в нижнем течении она окружена населенными пунктами.

В других реках Новгородской области, в которых ожидалось наличие жемчужниц, в настоящее время довольно часто встречаются толстые перловицы. Скорее всего, в них произошло замещение одного вида другим. Это предположение согласуется с историческими свидетельствами об освоении территории Новгородской области и с данными о биологии толстых перловиц. Толстые перловицы могут жить в воде с большей жесткостью и в глинистом грунте, и, что особенно важно, они живут в толще грунта значительно меньше, чем жемчужницы, – один-два года. Достигая длины 1–2 см, толстые перловицы уже могут выходить на поверхность. Жемчужницы же обитают в толще грунта, будучи значительно крупнее – 5–6 см или даже более. Даже взрослые крупные моллюски могут обитать под поверхностью дна – до 34 % популяции [Larsen et al., 2007]. Для обитания крупного моллюска под поверхностью дна грунт должен хорошо промываться и аэрироваться на большую глубину, чем для мелкого. Известно, что жемчужницы закапываются на глубину до 50 см. Оптимальная зона формируется в том случае, если на дне имеются объекты разного размера – камни, утонувшие стволы деревьев, галька и гравий, крупный песок [Degerman et al., 2009], но в то же время нет большого объема мелких частиц. Частицы меньше 1 мм должны составлять меньше 25 % объема грунта, чтобы молодь жемчужниц могла выжить [Österling, 2006; Geist, Auerswald, 2007]. Таким образом, факт замены одного вида другим свидетельствует в пользу предположения о том, что со временем в реках Новгородской области накопились мелкие частицы грунта.

Для оценки подобных явлений надо вспомнить о том, что Великий Новгород – один из древнейших городов России. Вокруг него длительное время существовало многочисленное население, которое активно занималось сель-

Таблица 2. Сравнение пресноводных жемчужниц и толстых перловиц [Gum, Geist, 2009]

	Margaritifera margaritifera	*Unio crassus*
Максимальный размер	14–15 см	Обычно до 8 см, редко до 9–10
Максимальная продолжительность жизни	100–120 лет в центральной части Европы, более 200 лет на севере Европы	20–25 лет в центральной части Европы, редко до 40; на севере Европы до 79
Местообитания	Крайне олиготрофные верховья рек, территории с первичными породами, небольшое содержание кальция и малая электрическая проводимость (менее 150 μS/см)	Мезо- и олиготрофные потоки, реки на территориях с первичными породами и известковыми породами, жесткая вода, электропроводимость более 200 μS/см
	Редко обитает совместно с другими двустворчатыми родов *Unio* и *Anodonta*	Часто встречается совместно с *Unio pictorum*, *U. timidus*, *Anodonta* sp.
Субстрат	Стабильные участки с гравием, песком и валунами; хорошо аэрируемая интерстициальная зона часто является лимитирующим фактором для развития ювенильных особей	Стабильные участки с (мелким) песком и гравием; хорошо аэрируемая интерстициальная зона часто является лимитирующим фактором для развития ювенильных особей
Стратегия размножения	Факультативные гермафродиты, становятся половозрелыми в возрасте 12–15 лет, высокая плодовитость	Раздельнополые, с обычным соотношением полов 1:1, становятся половозрелыми в возрасте 3–4 года
Стадия глохидия	До 4000000 глохидиев (0,04–0,07 мм); единственный сезон размножения в год – июль–сентябрь в зависимости от физиологического состояния	До 60000 глохидиев (около 0,2 мм) с продолжительностью жизни 2–4 дня; формирование глохидиев несколькими партиями с апреля по июль
Паразитическая стадия и рыбы-хозяева	9–10 месяцев на жабрах, кумжа (*Salmo trutta*) или атлантический лосось (*S. salar*)	Около 4 недель на жабрах, голавль (*Squalius cephalus*), гольян (*Phoxinus phoxinus*), бычок-подкаменщик (*Cottus gobio*), колюшка (*Gastrosteus sp.*) и, возможно, другие рыбы
Ювенальная стадия	В грунте не менее 5 лет	В грунте не менее 1–2 лет

ским хозяйством и вырубкой леса. В XV веке и позднее – особенно в XVII веке – территория современной Новгородской области претерпела запустение из-за различных политических событий, т. е. жемчужницы, скорее всего, существовали относительно благополучно, хотя добывались жемчуголовами. Затем в XVIII веке после Северной войны и расширения территории России в западном направлении на ней происходило быстрое восстановление и увеличение численности населения и, соответственно, площади вырубки и распахивания. К началу XIX века практически вся территория Новгородской области уже была хорошо освоена. Реки, стекающие на запад с Валдайской возвышенности, текли через сплошную полосу окультуренных и измененных комплексов. Местного леса, в особенности строевого, в то время уже не хватало. Потребность в древесине была значительно большей, чем сейчас, – она требовалась для строительства и отопления. Затем в строительстве эта потребность несколько снизилась – было налажено производство кирпичей (в настоящее время в деревнях Новгородской области нередко можно видеть старые дома из местного кирпича), но отопление все равно осуществлялось дровами. Уничтожение остатков леса продолжалось быстрыми темпами. В течение первой половины XIX века произошло очередное изменение политической и экономической ситуации – из-за освоения южных степей земля упала в цене, ее владельцы с еще большей энергией взялись за уничтожение лесов, для того чтобы извлечь из нее хоть какую-то прибыль. Помимо нужд строительства и отопления, большой объем древесины требовался для обеспечения судоходства по рекам Новгородской области [Жекулин, 1972]. В течение первой половины XIX века до 70 % грузов в Санкт-Петербург доставлялось через них по Мстинской системе [Гембель, 1954]. При этом деревянные барки с грузами двигались по направлению к Санкт-Петербургу только в одну сторону, по течению, и больше не использовались [Жекулин, 1972]. Вырубка лесов продолжалась и в дальнейшем.

Из-за сведения лесов и распашки изменился характер стоков в реки, упал уровень грунтовых вод, реки обмелели. Механизмы этого преобразования различны, но среди них отмечено и то, что леса «препятствуют смыву глинистого элювия» [Гембель, 1954. С. 261]. Это означает, что сведение лесов могло привести к смыву глинистых частиц в реки. Такое «заглинивание», по-видимому, достигло кульминации в конце XIX века. В это время Мстинская водная транспортная система утратила свое значение, ее реки перестали быть судоходными. Тогда же, вероятно, и вымерли жемчужницы. В начале XX века процесс обмеления продолжался. В 1950-е годы отмечалось, что за последние 20–25 лет уровень грунтовых вод упал,

некоторые колодцы и скважины пересохли [Гембель, 1954]. Данные об обмелении имеются и для некоторых отдельных рек, которые были обследованы в отношении жемчужниц. Например, о Яймле известно, что ранее по ней осуществлялся сплав леса [Фрушенкова, 2007]. Сейчас это совсем небольшая речка, по которой трудно сплавиться даже на байдарке.

Сохранение популяции Хоринки, вероятно, связано с тем, что местность вокруг нее оказалась несколько в стороне от самой интенсивной хозяйственной деятельности. В начале XIX века Окуловский район считался хуже освоенным [Жекулин, 1972]. Скорее всего, разрушающее воздействие сведения лесов оказалось менее продолжительным. Сохранению экосистем реки способствовала также специфика рельефа, почв и лесов бассейна реки – в среднем течении она окружена преимущественно хвойными лесами на подзолистой почве и болотами, т. е. территорией, которая для распахивания не очень удобна. Значительную часть бассейна в среднем течении занимает «урочище Лихая круча» – сильно пересеченная местность с обрывами, также не очень удобная для сельского хозяйства. Территория бассейна реки, вероятно, использовалась преимущественно для лесозаготовок. Однако негативное воздействие прошлого все же проявляется – как мы выяснили, жемчужницы в реке измельчали, что свидетельствует о повышении эвтрофикации и жесткости воды. Это произошло из-за того, что в истоках реки располагаются поселки, окруженные сельхозугодьями.

Здесь уместно отметить, что факты деградации речных экосистем не вполне осознаются даже специалистами. В научных изданиях можно видеть восторженные описания огородов, которые в прошлом окружали реки Новгородской области на большом протяжении, и призывы к восстановлению традиционного сельского хозяйства при полном непонимании того, что это уничтожило ряд гидробионтов, или же призывы расчистить каналы, которыми спрямлялись реки [Виноградов, Клавен, 2010]. Однако такая эксплуатация рек и прибрежной зоны ведет к их обмелению и обеднению экосистем. Естественным окружением для рек являются леса. Они препятствуют смыву почвы, а также за счет упавших в воду стволов деревьев создают различные убежища и другие микробиотопы для гидробионтов. На небольших речках стволы деревьев, упавшие в воду, исключительно важны для сохранения большого объема воды в них, поскольку ствол, лежащий поперек течения, или древесный завал создает подъем воды на несколько сантиметров.

Микробиотопы, способствующие высокой численности жемчужниц

И, наконец, последнее «правило» состоит в том, что для обитания жемчужниц в реках должны быть подходящие микробиотопы. Эти моллюски заселяют участки реки с быстрым течением не равномерно, а выбирают специфические зоны. В них среда наиболее стабильна, а скорость течения относительно невелика. На участках с сильным течением жемчужницы обычно пребывают за какими-то укрытиями – валунами или бревнами. Согласно выполненным в Западной Европе расчетам, оптимальные местообитания жемчужниц имеют глубину 0,3–0,4 м, скорость течения 0,25–0,75 м/с [Hastie et al., 2000]. Если на реке имеется небольшой рукав около 1 м шириной, то в нем жемчужницы более многочисленны. На поворотах рек ближе к внутренней стороне также формируются подходящие зоны. Два особенно плотных скопления жемчужниц обнаружились вблизи мест впадения в реки ручьев, текущих по песчаному грунту. На этих участках сформировались толстые слои крупного чистого песка, который оказался особенно удобным для обитания жемчужниц. Скопления подвижного песка, возникающие из-за размывания берегов, для жемчужниц, наоборот, вредны, потому что сносят моллюсков в не пригодные для них места.

Вероятно, жемчужницы по возможности избегают сильно освещенных участков. По крайней мере, обнаружилось свидетельство в пользу этого предположения: на одной из рек жемчужницы отсутствовали на участке, где реку пересекает просека ЛЭП более 100 м шириной, но обнаруживались точно за границей просеки, хотя по гидрологическим особенностям никаких различий участков реки на просеке и за ее пределами не наблюдалось. Все остальные обнаруженные местообитания окружены древесной растительностью. Для Западной Европы иногда указывается на то, что затенение деревьями важно для жемчужниц, хотя сведения по этому вопросу несколько противоречивы. В Шотландии, где леса практически отсутствуют, жемчужницы все же многочисленны. Считается, что при сильном освещении рек в них бурно развивается водная растительность, и это плохо влияет на моллюсков. Обмелевшие и незатененные реки сильно прогреваются в летний период, что может плохо отразиться на выживании молоди жемчужниц [Buddensiek, 1995]. Для тихоокеанских жемчужниц показано, что глохидии живут дольше при температуре ниже 15° [Akiyama, 2007]. Хотя в то же время известны и противоположные свидетельства – в теплые

годы прирост популяции может оказаться выше [Hastie et al., 2010], в теплых условиях глохидии растут лучше [Hruska, 1992]. Очевидно, в этом отношении существуют какие-то оптимальные температурные режимы. Вред или польза повышения температуры связаны с полноводностью рек – в мелких реках оно скорее вредно, и напротив, в полноводных может быть менее вредным или даже полезным. Для взрослых жемчужниц повышение температуры, по-видимому, несущественно, но оно плохо отражается на хозяине их личинок – лососевых рыбах. Для них высокая температура воды точно вредна.

Заключение

Выполненные наблюдения очередной раз свидетельствуют о том, что жемчужницы имеют сложную экологическую нишу. Она включает в себя не только рыб-хозяев, но и специфические биотопы в руслах рек и тесно связана с состоянием берегов и бассейнов рек. В связи с этим жемчужниц иногда называют видом-зонтиком, umbrella species. Это понятие было первоначально введено для крупных млекопитающих: если где-то живут, например, слоны или львы, это означает, что там есть достаточно большое пространство с комплексом определенных особенностей среды, в которых обитает и множество других животных [Roberge, Angelsam, 2004]. Это пространство обычно рассматривается скорее в географическом смысле – как территория большой площади, которая требуется для существования крупного животного. В данном случае «зонтик» не так очевиден и не так эффектен, как местообитание слонов или львов, но для природы Европы и России он является существенным компонентом биоразнообразия и поэтому служит показателем ценных природных комплексов, которые следует по возможности включать в особо охраняемые природные территории.

Литература

Богатов В. В. Принадлежат ли европейские жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca, Bivalvia) к одному виду? // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 4. С. 497–500.

Богатов В. В. О затянувшейся дискуссии по поводу состава рода *Margaritifera* Schum., 1915 (Mollusca, Bivalvia) // Изв. РАН. Серия биологическая. 2013. № 5. С. 637–640.

Богатов В. В., Старобогатов Я. И. Жемчужница североевропейская *Margaritifera borealis* (West) // Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные / Ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и Семья, 2002. С. 53–54.

Богатов В. В., Старобогатов Я. И. Жемчужница удлиненная *Margaritifera elongata* (Lam) // Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные / Ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и Семья, 2002. С. 54–55.

Богатов В. В., Старобогатов Я. И. Жемчужница жемчугоносная *Margaritifera margaritifera* (L.) // Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные / Ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и Семья, 2002. С. 55–56.

Богатов В. В., Старобогатов Я. И., Кривохатский В. А. Жемчужница удлиненная *Margaritifera elongata* (Lamarck, 1819) // Красная книга природы Санкт-Петербурга / Ред. Г. А. Носков. СПб.: Мир и Семья, 2004. С. 251.

Болотов И. Н., Махров А. А., Беспалая Ю. В., Вихрев И. В., Аксенова О. В., Аспхольм П. Э., Гофаров М. Ю., Островский А. Н., Попов И. Ю., Пальцер И. С., Рудзите М., Рудзитис М., Ворошилова И. С., Соколова С. Е. Итоги тестирования компараторного метода: кривизна фронтального сечения створки раковины не может служить систематическим признаком у пресноводных жемчужниц рода *Margaritifera* // Известия РАН. Сер. биол. 2013. № 2. С. 245–256.

Вавилов Н. И. Избранные произведения. Т. 1. Л.: Наука, 1967. 424 с.

Виноградов В. А., Клавен А. Б. Современное состояние реки Пометь, пути ее восстановления и использования // Труды национального парка «Валдайский». 2010. Вып. 1. С. 132–146.

Властов Б. В. Биология жемчужницы (*Margaritana margaritifera* L.) и проблема использования ее раковин как перламутрового сырья // Труды Бородинской биол. станции в Карелии. 1934. Т. 7, вып. 2. С. 5–36.

Гембель А. В. Об изменении уровня поверхностных и грунтовых вод в бассейне средней Мсты // Известия Всесоюз. географ. о-ва. 1954. Т. LXXXVI. С. 259–261.

Голубев Б. Ф., Есипов А. Б. Запасы пресноводной жемчужницы некоторых рек северо-запада РСФСР // Сб. тр. Всес. науч.-исслед. и проектно-констр. ин-та ювелирной пром-сти. 1973. Вып. 3. С. 51–58.

Граевский Э. Я., Баранов И. В. Промыслово-экологическое исследование жемчужницы бассейна озера Вадозеро // Вестник ЛГУ. 1949. № 9. С. 14–31.

Жекулин В. С. Освоенность ландшафтов Северо-Запада в XVIII – начале XIX в. (на примере Новгородской области) // География Новгородской области. Ученые записки Ленинградского пед. инст. им. А. И. Герцена. 1972. Т. 461. С. 5–26.

Кораго А. А. Речной жемчуг. Л.: Недра, 1981. 120 с.

Макаров В. В. Опыт акклиматизации жемчужницы (*Margaritana margaritifera* L.) // Труды Бородинской биол. станции в Карелии. 1934. Т. 7, вып. 2. С. 37–45.

Махров А. А. Европейская жемчужница (*Margaritifera Margaritifera* (L.)) и рыбы – хозяева ее личинок в водных системах, прилегающих к водоразделу бассейнов Балтики и Волги (обзор литературы) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: материалы

XXVIII Международной конференции 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 348–353.

Махров А. А., Болотов И. Н. Пути расселения и видовая принадлежность животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. 2006. Т. 42, № 10. С. 1319–1334.

Попов И. Ю. Лососевые рыбы реки Луги (Ленинградская обл.) Биоразнообразие Европейского Севера. Международная конференция. Петрозаводск, 3–7 сентября 2001 г. Тезисы докладов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2001а. С. 140.

Попова Т. А., Березкина Л. И., Бычкова И. А., Леонтьева Е. В., Семенова Н. Н., Шубина М. А. Природный парк «Вепсский лес». СПб.: Вести, 2005. 343 с.

Рижинашвили А. Л. О спорных вопросах таксономии Bivalvia (Mollusca): много видов или мало признаков? // Известия РАН. Сер. биол. 2011. № 3. С. 370–377.

Сергеева И. С., Болотов И. Н., Беспалая И. В., Махров А. А., Буханова А. Л., Артамонова В. С. Пресноводные жемчужницы рода *Margaritifera* (Mollusca: Bivalvia), выделенные в виды *M. elongata* (Lamarck, 1819) и *M. borealis* (Westerlund, 1871), принадлежат к виду *M. margaritifera* (Linnaeus, 1758) // Известия РАН. Серия биол. 2008. № 1. С. 119–122.

Фрушенкова Е. И. Форель ручьевая в реке Яймля и ее притоках (Крестецкий район) // Природа в наших руках: матер. обществ.-науч. регион. конф., Великий Новгород, 20–21 октября 2006 года. Великий Новгород. 2007. С. 61–65.

Шилейко А. А. К статье В. В. Богатова // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 4. С. 496.

Шилов Н. И. Дневник экспедиции СГИАПМЗ в Карельскую АССР и Мурманскую область в июле-августе 1975 года // Соловецкий сборник. 2011. Вып. 7. С. 105–149.

Якунина Л. И. Русское шитье жемчугом. М.: Искусство, 1955. 158 с.

Akiyama Y. Factors causing extinction of freshwater pearl mussel, *Margaritifera laevis* in Japan (Bivalvia: Unionida). Hokkaido: Hokkaido University, 2007. 113 p.

Allen J. The influence of physical conditions in the genesis of species // Washington: Annual report of Smithsonian Institution (1905), 1906. P. 375–403.

Altmüller R., Dettmer R. Successful species protection measures for the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) through the reduction of unnaturally high loading of silt and sand in running waters. Inform. D. Naturschütz Niedersachs. 2006. Bd. 26(4). S. 192–204.

Araujo R., Ramos A. Action plans for *Margaritifera auricularia* and *Margaritifera margaritifera* in Europe. Strassbourg: Council of Europe, 2001. 73 p.

Bauer G. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) III. Host relationships. Archiv für Hydrobiologie. 1987. Bd. 76. S. 413–423.

Bauer G. Plasticity in the life history traits of the freshwater pearl mussel –consequences for the danger of extinction and for conservation measures // Seitz A., Loeschke V. (eds), Species Conservation: A Population-Biological Approach. Basel: Birkhäuser Verlag, 1991. P. 103–120.

Bauer G. Variation in the life span and size of the freshwater pearl mussel // Journal of Animal Ecology. 1992. Vol. 61. P. 425–436.

Bauer G., Hochwald S., Silkenat W. Spatial distribution of freshwater mussels: the role of host fish and metabolic rate // Freshwater biology. 1991. Vol. 26. P. 377–386.

Bogatov V. V., Prozorova L. A., Starobogatov Y. I. The family Margaritiferidae (Mollusca; Bivalvia) in Russia // Ruthenica. 2003. Vol. 13, N 1. P. 41–52.

Boycott A. E. The pearl mussel (*Margaritana margaritifera*) in hard and soft water // Vasculum. 1933. Vol. 19. P. 1–3.

Buddensiek V. The culture of juvenile freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. in cages: A contribution to conservation programmes and the knowledge of habitat requirements // Biological Conservation. 1995. Vol. 74. P. 33–30.

Chesney H. C. J., Oliver P. G., Davis G. M. *Margaritifera durrovensis* Phillips, 1928: taxonomic status, ecology and conservation // Journal of Conchology. 1993. Vol. 34. P. 267–299.

Csar D., Scheder C., Gumpinger C. The importance of close cooperation of engineering, water legislation and nature conservation for the protection of endangered mussel species // International Meeting of Biology and Conservation of Freshwater Bivalves Book of Abstracts. 4–7 September, 2012. Bragança, Portugal. P. 93

Degerman E., Alexanderson S., Bergengren J., Henrikson L., Johansson B.-E., Larsen B. M., Söderberg H. Restoration of freshwater pearl mussel streams. Solna: WWF Sweden, 2009. 62 p.

Geist J., Auerswald K. Physicochemical stream bed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) // Freshwater biology. 2007. Vol. 52. P. 2299–2316.

Golubev B. F., Golubeva E. B. Abundance and density of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in rivers of Northwest Russia in the period from 1971 to 1979 // Conservation of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* populations in Northern Europe. Proceedings of the International Workshop / Edited by E. P. Ieshko, T. Lindholm. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS. 2010. P. 12–19.

Gum B., Geist J. Distribution, abundance and conservation status of the critically endangered freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and the thick shelled river mussel (*Unio crassus*) in Bavaria, Germany // Increased sedimentation, a widespread problem leading to degradation of freshwater communities and habitats. International Seminar. Clervaux, Luxembourg. 2009. Projet LIFE Nature «Restauration des populations de moules perlières en Ardennes». Life05Nat/L/000116. Poster.

Haas F. On *Margaritifera durrovensis* (Philips) and its affinities // J. Conch. (London). 1948. Vol. 23. P. 6–8.

Hastie L. C., Young M. R., Boon P. J., Cosgrove P. J., Henninger B. Sizes, densities and age structures of Scottish *Margaritifera margaritifera* (L.) populations //

Aquat. Conser.: Mar. Freshwat. Ecosyst. 2000. Vol. 10, N 4. P. 229–247.

Hastie L. C., Tarr E. C., al-Mousawi B., Young M. R. Medium-term recruitment patterns in Scottish freshwater pearl mussel Margaritifera margaritifera populations // Endangered Species Research. 2010. Vol. 11. P. 21–33.

Hruska J. The freshwater pearl mussel in South Bohemia: Evaluation of the effect of temperature on reproduction, growth and age structure of the population // Archiv für Hydrobiologie. 1992. Vol. 126. P. 181–191.

Hruska J. Nahrungsansprüche der Flussperlmuschel und deren halbnatürliche Aufzucht in der Tschechischen Republik // Heldia. 1999. Bd. 4(6). S. 69–79.

Hruska J. Experience of semi-natural breeding programme of freshwater pearl mussel in the Czech Republic // Wasserwirtschaftsamt Hof & Albert-Ludwigs Universitдt Freiburg. Die Flussperlmuschel in Europa – Bestandssituation und Schutzmassnahmen. Ergebnisse des Kongresses vom 16–18.10.2000 in Hof. 2001. P. 69–75.

Israel W. Biologie der europäischen Susswassermuscheln. Stuttgart: K. G. Lutz, 1913. 95 S.

Larsen B. M., Aspholm P. E., Berger H. M., Hersaker K., Karlsen L. R., Mager J., Sandaas K., Simonsen J. H. Monitoring the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Norway. Universität Bayreuth: Pearl mussels in Upper Franconia and Europe – 3rd workshop. Bayreuth, December 2007 [Poster].

Lundstedt L., Wennberg M. Flodpärlmusslan i Norrbotten // Länsstyrelsen i Norrbotten / Miljöenheten. 1995. N 1. P. 1–48.

Machordom A., Araujo R., Erpenbeck, Ramos M.-A. Phylogeography and conservation genetics of endangered European Margaritiferidae (Bivalvia: Unionoidea) // Biological Journal of the Linnean Society. 2003. Vol. 78. Issue 2. P. 235–252.

Makhrov A., Bespalaya J., Bolotov I., Vikhrev I., Gofarov M., Alekseeva Y., Zotin A. Historical geography and current status of populations of the freshwater pearl mussel Margaritifera margaritifera (L.) in Northwestern Russia // Hydrobiologia. 2013. DOI 10.1007/s10750-013-1546-1.

Moorkens E. A. Conservation Management of the Freshwater Pearl Mussel Margaritifera margaritifera. Part 1: Biology of the species and its present situation in Ireland // Irish Wildlife Manuals. 1999. N 8. 34 p.

Österling M. Ecology of freshwater mussels in disturbed environments. Dissertation, Karlstad University studies, 2006. Vol. 53. 31 p.

Ostrovsky A., Popov I. Rediscovery of the largest population of the European pearl-mussel in the Leningrad oblast (North-west Russia) // Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems. 2011. Vol. 21. P. 113–121.

Popov I. Yu., Ostrovsky A. N. Survival and extinction of the southern populations of freshwater pearl mussel Margaritifera margaritifera in Russia (Leningradskaya and Novgorodskaya oblast) // Hydrobiologia. 2013. DOI 10.1007/s10750-013-1640-4.

Prozorova L. A. Pearl mussels of the genus *Margaritifera* (Mollusca, Bivalvia, Margaritiferidae): specific content, distribution and shell morphology // Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History. Abstracts of the conference. Vladivostok, 2004. P. 110–113.

Reinig W. F. Elimination und Selection. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1938. VIII. 146 S.

Roberge J.-M., Angelsam A. Usefullness of the umbrella species concept as a conservation tool // Conservation biology. 2004. Vol. 18. P. 76–85.

Rosa D. de L'Ologénèse. Nouvelle théorie de l'évolution et de la distribution géografique des êtres vivants. P.: Libraire Félix Alcan, 1931. 368 p.

Söderberg H., Norrgrann O., Törnblom J., Andersson K., Henrikson L., Degerman E. Vilka faktorer ger svaga bestend av flodpärlmussla? En studie av 111 vattendrag i Västernorrland. Länsstyrelsen i Västernorrland, Kultur- och Naturavdelningen. 2008. Vol. 8. P. 1–28.

Turesson G. The species and the variety as ecological units // Hereditas. 1922. Vol. 3. P. 100–113.

Van Damme D. Unio crassus. 2011. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org> (дата обращения: 06.01.2013).

Wegener A. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane (4 ed.). Braunschweig: Friedrich Vieweg & Sohn, 1929. 231 S.

Willis J. C. The course of evolution by differentiation or divergent mutation rather than by selection. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1940. 207 p.

White Ch. A. The ancestral origin of the North American Unionidæ, or fresh-water mussels. Washington, Smithsonian Institution, 1905. Smithsonian miscellaneous collections. Vol. XLVIII. P. 75–88.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Попов Игорь Юрьевич
ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет,
биологический факультет, кафедра прикладной экологии
16 линия ВО, д. 29, Санкт-Петербург, Россия, 199034
эл. почта: igorioshapopov@mail.ru
тел.: + 79117368402

Popov, Igor
Faculty of Biology, Applied Ecology Department,
St. Petersburg State University
29 16th Liniya V.O., 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: igorioshapopov@mail.ru
tel.: + 79117368402

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 140–146

УДК 574.587

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА ОСНОВНЫХ БИОТОПОВ ОЗЕРА СЯМОЗЕРО (ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)

С. А. Павловский

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучено состояние макрозообентоса основных биотопов Сямозера: затишной зарослевой и прибойной песчаной литорали, илов профундали и каменистых луд. Состав макрозообентоса оз. Сямозеро включает 182 таксона беспозвоночных, относящихся к 7 типам, 10 классам, 19 отрядам и 66 семействам. Наибольшим разнообразием (52 вида и рода) отличается сем. Chironomidae. Максимальные биомассы макрозообентоса характерны для затишной зарослевой литорали (8,7 г/м^2) и илов профундали (7,3 г/м^2). Меньшие биомассы отмечены для камней каменисто-песчаных луд (5,7 г/м^2) и песчаной прибойной литорали (2,8 г/м^2). Амплитуда многолетних колебаний (1954–1993 гг.) средней биомассы макрозообентоса на мягких грунтах Сямозера по осенним показателям изменялась от 0,9 до 5,4 г/м^2. По структуре и величине биомассы макрозообентоса Сямозеро относится к мезогумозным мезотрофным озерам хирономидной группы или, по «шкале трофности», – к α-мезотрофным.

Ключевые слова: макрозообентос, мониторинг, структура, биомасса, численность, биотоп, продукция.

S. A. Pavlovsky. COMPARATIVE CHARACTERISTICS AND LONG-TERM CHANGES OF MACROZOOBENTHOS IN MAJOR BIOTOPES OF LAKE SYAMOZERO (SOUTHERN KARELIA)

The structure of macrozoobenthos of Lake Syamozero was determined and updated through long-term studies. It comprises 182 taxa of invertebrates (7 types, 10 classes, 19 orders and 66 families). The Chironomidae family stood out for the greatest diversity (52 species and genera). The state of the main macrozoobenthos habitats in Lake Syamozero was studied. The highest biomass values were found in quiet overgrown littoral zones (8.7 g/m^2) and profundal silts (7.3 g/m^2); the lowest biomass values – in stony-sandy shallow zones (5.7 g/m^2) and sandy littoral zones (2.8 g/m^2). The amplitude of long-term fluctuations of macrozoobenthos average biomass on soft substrates of Lake Syamozero in autumn varied from 0.9 to 5.4 g/m^2. In terms of macrozoobenthos structure and biomass Lake Syamozero is a mesohumic mesotrophic lake of the chironomid group or, if placed on the trophic status scale – an α-mesotrophic lake.

Key words: macrozoobenthos, monitoring, structure, biomass, abundance, habitat, production.

Введение

Организмы зообентоса – удобный объект для мониторинга пресноводных водоемов. Донные беспозвоночные характеризуются широким экологическим спектром, крупными размерами, приуроченностью к конкретному местообитанию и достаточной продолжительностью жизни, позволяющей им аккумулировать загрязняющие вещества [Баканов, 1997].

В Карелии донную фауну изучали в озерах, имеющих важное рыбопромысловое значение [Герд, 1947, 1949, 1965; Александров, 1966; Соколова, 1962, 1977]. К числу таких водоемов относится и оз. Сямозеро, на котором проводятся многолетние наблюдения (с 1932 г.) за динамикой абиотических составляющих водной среды и состоянием основных элементов его экосистемы (фитопланктона, макрофитов, зоопланктона, бентоса и рыб). С 1954 по 1982 гг. в озере произошли изменения [Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002]. Увеличение потока биогенов привело к более интенсивному цветению воды в водоеме и снижению прозрачности, что отразилось, в частности, на структуре и количественных характеристиках зоопланктона.

Начало работ по изучению бентоса на Сямозере положено в 1933 г. С. В. Гердом [1947], который определил видовой состав и количественные показатели донных животных. В 1954–1961 и 1973–1974 гг. (период начальной стадии ускорения темпов эвтрофирования водоема) исследования продолжены В. А. Соколовой с группой систематиков [1962, 1977]. Отсутствие с 1974 г. данных о состоянии макрозообентоса Сямозера при мониторинге других элементов экосистемы определило актуальность его изучения. Автором в рамках многолетнего мониторинга (с 1982 по 1993 год) проведены исследования макрозообентоса Сямозера в условиях увеличения интенсивности антропогенного воздействия.

Цель работы заключалась в оценке состояния и исследовании многолетней динамики макрозообентоса Сямозера в указанных условиях.

Материалы и методы

Сеть гидробиологических станций охватывала фактически всю акваторию водоема, и число станций зависело от площади дна, которая соответствует определенной глубине и степени изменчивости условий обитания для донных беспозвоночных. Для отбора количественных проб использовали дночерпатели Экмана-Берджа (площадь захвата 1/44 м^2) и ДАК-250 (модификация дночерпателя Экмана-Берджа, площадь захвата 1/40 м^2). Отобранный грунт промывали через сито из капронового газа с размером ячеи 0,4 мм и фиксировали 8%-м раствором формальдегида. На первоначальном этапе работ (1982 г.) для изучения таксономического состава, распределения по глубинам и сезонной динамики биомассы и численности донных беспозвоночных пробы отбирали весной на 60 станциях, летом – на 86 и осенью – на 34. Для сравнительного анализа макрозообентоса, в частности оценки величины продукции, выделено три типичных для озера биотопа: затишная зарослевая литораль, прибойная песчаная литораль, илы профундали (мягкие грунты) и камни каменисто-песчаных луд (мелководий). Для изучения многолетней динамики количественных показателей макрозообентоса использованы данные осенних (октябрьских) съемок с 1982 по 1993 год, характеризующие обилие зообентоса к концу вегетационного сезона. Привлекались данные архива Карельского научного центра РАН за 1954–1961 и 1973–1974 гг. Осенние пробы отбирали на постоянных станциях, расположенных в тех районах, где в 1950–70-х годах В. А. Соколовой собран материал по бентосу. Всего за период исследований (1982–1993 гг.) собрано и обработано 558 количественных проб.

При расчете продукции (*P*) использовали средние значения биомассы (*B*) макрозообентоса для трех станций биотопов мягких грунтов, на которых отбирали пробы с июня по октябрь 1987 г. (135 сут). Для отдельных групп животных принимали усредненные (для водоемов Карелии, Ладожского озера и оз. Круглого [Алимов и др., 1986; Кузьменко, 1987]) значения *P/B*-коэффициентов: Nematoda, Oligochaeta, Hirudinea – 2,4; Acari – 5; Bivalvia – 1,8; Gastropoda – 2,5; Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera – 1,5; Chironomidae – 3,9; Heleidae – 2,4; Crustacea – 2,5. Продукцию макрозообентоса рассчитывали также по уравнению А. Ф. Алимова: $P_б = (2{,}198 \pm 0{,}496)$, где $B_{ср.}$ – средняя за вегетационный сезон биомасса [Алимов, 1989]. Для ретроспективной оценки величины продукции макрозообентоса мягких грунтов использовали значения биомасс макрозообентоса Сямозера в осенний период предыдущих лет. Материалы обрабатывали по общепринятой методике [Жадин, 1956]. Структурную организацию макрозообентоса анализировали с помощью индексов: Шеннона-Уивера $H = -\Sigma p_i \log_2 p_i$, бит/экз., выравненности $I = (H - Hmin)/(Hmax - Hmin)$, % и Симпсона $IS = \Sigma p_i^2$, ($0 \le IS \le 1$), где $p_i = n_i/N$, где n_i – число особей *i*-го вида в коллекции объемом *N* особей, *N* – общая численность [Песенко, 1982; Хазов, 2000].

Для анализа данных количественных проб макрозообентоса применяли программу автоматизированной системы обработки гидробиологических данных АСОГД [Хазов, 2000] и программные пакеты Excel и SPSS 11.0 for Windows.

Результаты и обсуждение

Структурный подход к изучению водных экосистем предполагает контроль таких показателей, как видовой состав и разнообразие, численность и биомасса отдельных видов и систематических групп. По частоте встречаемости в пробах главная роль в макрозообентосе всех биотопов принадлежала хирономидам и малощетинковым червям (табл. 1). В зарослевой литорали доминировали двустворчатые моллюски, на камнях луд – брюхоногие моллюски, личинки поденок и ручейников. Максимальная биомасса макрозообентоса наблюдалась в зарослевой литорали, максимальная численность – на камнях луд (табл. 2). Существенную долю в биомассе личинок двукрылых насекомых (Diptera) зарослевой литорали обеспечивали крупные, но малочисленные вислокрылки *Sialis sp.* Двустворчатые моллюски были представлены главным образом родом Pisidium, реже встречались *Sphaerium corneum* (Linne 1758). Наибольшее разнообразие по числу видов характерно хирономидам, из них *Tanitarsus gregarious (*Kieffer 1909), подсем. Chironominae, *Prodiamesa bathyphila* (K. 1911), *Psectrocladius dilatatus* (Van der Wulp 1874), *P. psilopterus* (K. 1906) подсем. Orthocladiinae и личинки рода *Procladius* обитают в озере повсеместно (чаще *P. ferrungineus* (K. 1919, подсем. Tanipodinae). Максимальная биомасса хирономид (7,3 г/м^2) зарегистрирована в глубоководной части озера, где дно выстилают типичные зеленовато-серые илы. Доминирование крупных личинок рода *Chironomus*, индивидуальная сырая масса тела которых достигает 60–70 мг, обеспечивала значительные биомассы в профундали. Наибольшая биомасса малощетинковых червей (в среднем за вегетационный сезон 2,2 г/м^2 при численности 1119 экз./м^2) отмечена в биотопе песчаной прибойной литорали. В диатомовых обрастаниях на камнях луд обитали мелкие олигохеты сем. Naididae. Средние биомасса и численность всех олигохет в этом биотопе составляли соответственно 0,6 г/м^2 и 2540 экз./м^2.

На камнях луд брюхоногие моллюски, представленные мелкими видами: прудовиком *Lymnaea palustris* (Müller 1774) и катушками *Anisus contortus* (L. 1758) и *A. vortex* (L. 1758), достигали биомассы 0,9 г/м^2 и численности 517 экз./м^2. Биомасса поденок родов *Heptagenia, Baetis* и вида *Leptiphlebia vespertina* (L. 1758) была невелика (0,1 г/м^2 при численности 95 экз./м^2).

Таблица 1. Таксономические группы макрозообентоса основных биотопов Сямозера и их встречаемость в пробах относительно общего числа проб, в % (вегетационный сезон 1982 г.)

Таксон	Литораль		Илы профундали	Камни луд
	затишная зарослевая	песчаная прибойная		
Nematoda	31,0	27,6	2,9	50,0
Oligochaeta	82,8	100,0	<1,0	100,0
Hirudinea	20,7	0	0	75,0
Acari	65,5	65,5	8,8	0
Bivalvia	82,8	27,6	2,9	41,7
Gastropoda	34,5	6,9	0	100,0
Ephemeroptera	58,6	13,8	0	91,7
Plecoptera	0	0	0	16,7
Trichoptera	58,6	6,9	0	100,0
Diptera	65,5	6,9	0	8,3
Chironomidae	93,1	86,2	97,1	100,0
Heleidae	72,4	100,0	0	8,3
Crustacea	51,7	0	0	66,7

Таблица 2. Структурные и количественные характеристики макрозообентоса различных биотопов Сямозера (средние величины за вегетационный сезон 1982 г.)

Показатели	Литораль		Илы профундали	Камни луд
	затишная зарослевая	песчаная прибойная		
Индекс Шеннона, бит/экз.	2,67	1,84	0,44	1,66
Индекс выравненности Пиелу, %	74	55	15	43
Индекс Симпсона ($0 \le IS \le 1$)	0,22	0,39	0,88	0,43
Численность, экз./м^2	3094 ± 474	1986 ± 256	181 ± 2 4	9878 ±148
Биомасса, г/м^2	8,7 ± 1,1	2,8 ± 0,3	7,3 ± 0,9	5,7 ± 1,0

Список ручейников в Сямозере включал 11 видов и родов. На нижней стороне камней часто встречались *Polycentropus flavomaculatus* (Pictet 1834) и *Cyrnus flavidus* (McLachlan 1864), изредка – представители рода *Apatania*. Личинки *Atripsodes annulicornis* (Stephens 1836), *A. cinereus* (Curtis 1834) и *Tinodes waeneri* (L. 1758) ранее для Сямозера не отмечались. Биомасса ручейников на камнях луд достигала 1,3 г/м^2 при численности 690 экз./м^2.

Анализ структурной организации и обилия макрозообентоса различных биотопов озера показал, что наиболее сложной структурой и наибольшими количественными показателями отличался макрозообентос зарослевой затишной литорали. Здесь зарегистрированы максимальные

значения биомассы, индексов Шеннона-Уивера и выравненности при минимальной величине индекса Симпсона (см. табл. 2). Наиболее примитивно по структурным характеристикам сообщество макрозообентоса илов глубинной части озера. Сообщество макрозообентоса каменисто-песчаных луд по сложности структурной организации находится на одном уровне с таковым песчаной прибойной литорали, но превосходит его по биомассе и лидирует по численности среди сообществ других биотопов.

Таблица 3. Средние показатели за вегетационный сезон структурных и количественных характеристик макрозообентоса на биотопах мягких грунтов Сямозера в разные годы

Показатель	Годы				
	1955	1961	1973	1974	1982
Индекс Шеннона, бит/экз.	1.75	1.69	1.35	1.44	2.07
Индекс выравненности Пиелу %	48	50	39	38	52
Индекс Симпсона ($0 \leq IS \leq 1$)	0.41	0.39	0.54	0.55	0.28
Численность (экз./м^2)	689 ± 67	230 ± 38	154 ± 18	281 ± 30	2820 ± 327
Биомасса (г/м^2)	3,3 ± 0,3	1,7 ± 0,2	1,3 ± 0,2	1,5 ± 0,2	2,4 ± 0,2

Исследования многолетней динамики макрозообентоса выявили незначительные колебания средней за вегетационный сезон биомассы с 1955 по 1982 г. (табл. 3). Динамика многолетней осенней биомассы макрозообентоса Сямозера характеризуется значительными колебаниями при отсутствии тренда (табл. 4), что отмечено и для ряда других озер [Балушкина, 1987; Драбкова и др., 1996].

Главную роль в формировании количественных показателей макрозообентоса в Сямозере во все годы играли, как и во многих озерах [Беляков, 1983; Тодераш, 1984; Балушкина, 1987], личинки хирономид. В 30–50-е годы XX столетия субдоминантами выступали двустворчатые моллюски, в 70–90-е годы – олигохеты [Соколова, 1962], что, по данным автора, характерно для отдельных заливов, но не для озера в целом.

Функциональным показателем, позволяющим оценить скорость образования органического вещества (биомассы) донными сообществами за определенный промежуток времени, служит продукция, которая прямо пропорциональна их биомассе за то же время. Продукция макрозообентоса мягких грунтов за вегетационный сезон (135 сут) 1987 г. (рис. 1), вычисленная по натурным данным и *P/B*-коэффициентам, составила 11,2 г/м^2, определенная расчетным методом по уравнению [Алимов, 1989] – 13,5 г/м^2.

Если принять осеннюю биомассу макрозообентоса (5 г/м^2 в октябре 1987 г.) за величину, близкую к среднегодовой, то величина продукции по осенней биомассе фактически равна рассчитанной по *P/B*-коэффициентам. Исходя из полученных результатов, автор считает приемлемым использовать многолетнюю динамику осенней биомассы макрозообентоса Сямозера для ретроспективной оценки продукции за предыдущие годы (рис. 2).

Таблица 4. Биомасса и численность макрозообентоса озера Сямозеро в разные годы (осенний период)

	Биомасса в г/м^2 и в % от общей биомассы							Численность в экз./м^2 и в % от общей численности						
Годы	Ch.	%	Ol.	%	Biv.	%	Total	Ch.	%	Ol.	%	Biv.	%	Total
1954	1,85	45	1,40	34	0,24	6	4,12 ± 1,45	493	49	416	41	73	7	1004 ± 393
1955	3,27	76	0,50	12	0,30	7	5,42 ± 1,28	422	60	157	22	60	9	702 ± 157
1961	1,54	81	0,10	5	0,20	11	1,91 ± 0,39	134	74	28	17	13	8	177 ± 36
1973	0,64	71	0,13	15	0,01	2	0,90 ± 0,18	156	63	60	25	10	4	248 ± 41
1974	2,41	92	0,09	4	0,05	2	2,60 ± 0,77	168	67	54	22	21	9	249 ± 45
1982	2,70	74	0,56	15	0,17	5	3,65 ± 0,69	854	36	844	36	119	5	2362 ± 618
1983	2,35	75	0,40	13	0,11	4	3,13 ± 0,83	1269	49	640	25	95	4	2570 ± 659
1984	2,95	89	0,10	3	0,04	1	3,30 ± 0,74	707	61	140	12	51	4	1165 ± 375
1985	2,00	55	0,49	14	0,21	14	3,66 ± 1,15	2620	62	795	19	197	5	4242 ± 1289
1986	3,61	71	0,38	7	0,36	9	5,08 ± 0,78	1085	60	231	13	139	10	1806 ± 361
1987	4,09	82	0,24	5	0,30	6	5,00 ± 1,54	339	40	216	25	62	7	858 ± 235
1988	2,10	73	0,23	8	0,31	15	2,86 ± 0,62	740	46	200	13	124	8	1606 ± 595
1989	1,94	68	0,32	11	0,28	11	2,83 ± 0,77	795	48	263	16	48	3	1642 ± 756
1990	3,29	85	0,34	9	0,04	1	3,85 ± 0,95	739	40	262	14	91	5	1920 ± 751
1991	2,59	86	0,21	7	0,06	3	3,00 ± 0,77	1262	57	250	11	95	5	2237 ± 907
1993	1,24	71	0,26	15	0,11	7	1,74 ± 0,36	706	62	253	22	103	9	1143 ± 453

Примечание. Ch. – хирономиды, Ol. – Олигохеты, Biv. – двустворчатые моллюски. Total – общая биомасса и численность всего макрозообентоса. 1954–1974 – результаты расчетов по архивным данным В. А. Соколовой.

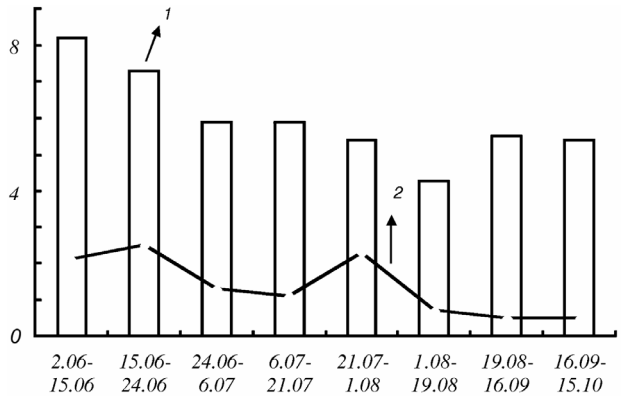


Рис. 1. Динамика биомассы (*1*) и продукции (*2*) макрозообентоса биотопов мягких грунтов Сямозера за вегетационный сезон 1987 г.

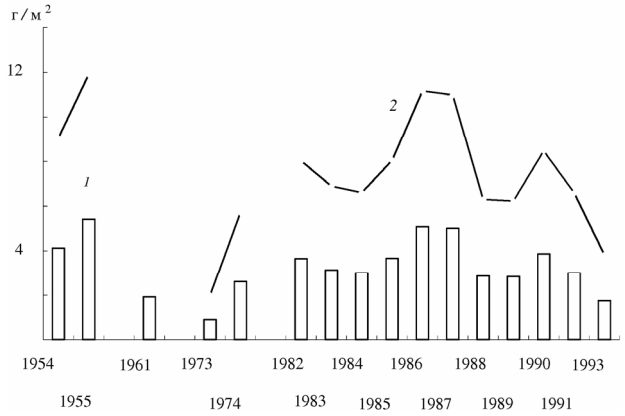


Рис. 2. Многолетняя динамика биомассы (*1*) и продукции (*2*) макрозообентоса биотопов мягких грунтов Сямозера

Диапазон колебаний величины среднегодовой продукции с 1954 по 1993 г. составил от 2 до 12 г/м^2. Первичная продукция за вегетационный сезон в 1980-е годы достигала 757 г/м^2 [Клюкина, 1977], т. е. продукция макрозообентоса, рассчитанная автором для мягких грунтов за вегетационный сезон 1987 г. (см. рис. 1), составила 1,5 % от продукции фитопланктона.

Уровень продуктивности водных экосистем влияет на величину средней массы обитающих в ней организмов [Алимов, 1989, 2000; Алимов и др., 1997]. Характер многолетних изменений индивидуальной средней массы тела беспозвоночных макрозообентоса исследован на примере сообщества донных животных литорали в Курмойльском заливе, наиболее продуктивном в Сямозере [Соколова, 1962]. Результаты свидетельствуют об изменении соотношения видов в семействе хирономид в сторону увеличения численности более мелких форм (рис. 3).

Индивидуальная средняя масса тела личинок хирономид за период с 1982 по 1993 г. уменьшилась в 3 раза относительно таковой для 1954–1974 гг. Таким образом, для макрозообентоса Сямозера, в частности хирономид, справедливо предположение об увеличении численности мелких форм организмов при повышении трофности водоема [Алимов, 2000; Павловский, 1999, 2007].

Рис. 3. Динамика индивидуальной средней массы личинок хирономид для осени разных лет на литорали Курмойльского залива (сглаженные данные – результаты дисперсионного анализа при P = 0,99)

Заключение

На основе количественных характеристик исследованные биотопы озера Сямозеро ранжированы в следующем порядке: по биомассе (г/м^2) – затишная зарослевая литораль (8,7), илы профундали (7,3), каменисто-песчаные луды (5,7), песчаная прибойная литораль (2,8); по численности (экз./м^2) – каменисто-песчаные луды (9878), затишная зарослевая литораль (3094), песчаная прибойная литораль (1986), илы профундали (181). Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что наиболее сложной структурой и наибольшей биомассой отличается макрозообентос зарослевой литорали.

Значительный размах колебаний в ряду многолетних (1954–1993 гг.) наблюдений величин биомассы (0,9–5,4 г/м^2), численности (250–4200 экз./м^2) и среднегодовой продукции (2–12 г/м^2) подтверждает тезис об увеличении амплитуды количественных показателей макрозообентоса при повышении трофического статуса водоема [Беляков, 1983; Балушкина, 1987] и высокой чувствительности северных экосистем к изменениям окружающей среды [Яковлев, 1996].

По структуре и величине биомассы макрозообентоса (данные 1980–90-х годов) Сямозеро следует отнести к мезогумозным с чертами

мезотрофного водоема озерам хирономидной группы по классификации С. В. Герда [1949] или, по «шкале трофности» С. П. Китаева [1984], – к α-мезотрофным.

Работа выполнена при финансовой поддержке программ ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий», Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Минобрнауки РФ (НШ-1410.2014.4; Соглашение 8101), гранта РФФИ №12-04-00022а, с использованием оборудования ЦКП ИБ КарНЦ РАН.

Литература

Александров Б. М. Донная фауна озер Карелии и ее кормовое значение для рыб // Докл. по мат-лам опубликованных работ, представленных к защите дис. ... канд. биол. наук. Л.: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1966. 17 с.

Алимов А. Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макрозообентоса в континентальных водоемах СССР (обзор) // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18, № 2. С. 7–18

Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. 150 с.

Алимов А. Ф. Связь территориальности водных животных с их размерами // Проблемы гидроэкологии на рубеже веков: тез. международ. конф. СПб., 2000. С. 6–7.

Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 146 с.

Алимов А. Ф., Ленченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Мониторинг биоразнообразия. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН, 1997. С. 8–25.

Алимов А. Ф., Финогенова Н. П. Энергетический баланс бентоса озер Кривого и Круглого // Биологическая продуктивность Северных озер. Л.: Наука, 1975. С. 194–196.

Алимов А. Ф., Финогенова Н. П., Балушкина Е. В., Аракелова Е. С. Продуктивность зообентоса // Исследование взаимодействия кормовой базы и рыбопродуктивности. Л.: Наука, 1986. С. 87–124.

Баканов А. И. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН, 1997. С. 278–283.

Балушкина Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 179 с.

Беляков В. П. Видовой состав, численность и биомасса зообентоса // Реакция экосистем озер на хозяйственное преобразование их водосбора. Л.: Наука, 1983. С. 116–129.

Богданов В. Д. Эмбриональное развитие обского чира в естественных условиях // Морфология, структура и проблемы рационального использования лососевидных рыб: тез. докл. координационного совещ. по лососевидным рыбам. Л., 1983. С. 16–17.

Герд С. В. Кормовые ресурсы озер Карело-Финской ССР // Тр. первой науч.-техн. конф. по рыбной промышленности Карело-Финской ССР. Петрозаводск, 1947. С. 102–108.

Герд С. В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии // Тр. Карело-Финск. гос. ун-та. Петрозаводск, 1949. 194 с.

Герд С. В. Фауна озер Карелии. М.; Л.: Наука, 1965. 333 с.

Драбкова В. Г., Беляков Е. С., Макарцева В. В. и др. Изменение биотических связей в планктонных и бентосных сообществах при антропогенном воздействии на озера // Рус. гидробиол. журн. СПб., 1996. № 1. С. 35–43.

Жадин В. И. Методика изучения донной фауны и экологии донных беспозвоночных // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л.: Наука, 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 279–382.

Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. С. 134–135.

Клюкина Е. А. Высшая водная растительность // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карельск. фил. АН СССР, 1977. С. 43–54.

Кузьменко К. Н. Продукционные характеристики бентических беспозвоночных // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л.: Наука, 1987. С. 137–140

Павловский С. А. Донная фауна нерестилищ и ее влияние на выживание икры сямозерского сига // Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. х-ва НПО по промышленному и тепловодному рыбоводству. 1987. № 263. С. 99–105.

Павловский С. А. Многолетние наблюдения за макрозообентосом Сямозера // Опер.-инф. мат-лы. КарНЦ РАН, 1999. С. 35–38.

Павловский С. А. Структура и динамика макрозообентоса Сямозера: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2007. 23 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 283 с.

Решетников Ю. С., Попова О. П., Стерлигова О. П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 246 с.

Сабылина А. А. Химический состав вод среднего участка реки Шуи // Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН, 1998. С. 139–140.

Смирнов А. Ф. Рыболовство на Сямозере // Тр. Карельск. пед. ин-та. Петрозаводск, 1939. № 1. С. 127–168.

Соколов В. Е., Решетников Ю. С. Мониторинг биоразнообразия в России // Мониторинг биоразнообразия. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН, 1997. С. 8–14.

Соколова В. А. Кормовые ресурсы бентоса Сямозера / Тр. Сямозер. комплексной экспедиции. Петрозаводск: Карельск. фил. АН СССР, 1962. Т. 2. С. 36–55.

Соколова В. А. Зообентос и его кормовое значение // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карельск. фил. АН СССР, 1977. С. 93–114.

Стерлигова О. П., Павловский С. А. Экспериментальное изучение выедания икры сига *Coregonus lavaretus* L. ершом и беспозвоночными // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 6. С. 1036–1039.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В. и др. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 119 с.

Тодераш И. К. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии. Кишинев: Штиница, 1984. 171 с.

Фауна озер Карелии / Отв. ред. Ю. И. Полянский. М.; Л.: Наука, 1965. 333 с.

Фрейндлинг В. А. Гидрологическая характеристика Сямозера // Тр. Сямозер. комплексной экспедиции. Петрозаводск: Карельск. фил. АН СССР, 1959. Т. 1. С. 5–73.

Хазов А. Р. Анализ гидробиологических данных и его программная реализация. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 150 с.

Яковлев В. А. Сравнительный анализ структуры сообществ в условиях токсического воздействия и эвтрофирования субарктических лотических и лентических систем // Экологические проблемы Севера европейской территории России: тез. докл. Всерос. совещ. Апатиты, 1996. С. 132–134.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Павловский Сергей Александрович
старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
тел.: (8142) 561679

Pavlovsky, Sergey
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
tel.: (8142) 769810, 561679

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 147–154

УДК 574:502.72 (470.13)

СИСТЕМА ООПТ РЕСПУБЛИКИ КОМИ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПУТИ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ

С. В. Дегтева[1], Е. Ю. Изъюров[2], Л. Я. Огродовая[1], Т. Н. Пыстина[1]

[1] *Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН*
[2] *Государственный Совет Республики Коми*

Приведена характеристика системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Проанализированы ее сильные и слабые стороны, имеющиеся пробелы, намечены пути совершенствования.

Ключевые слова: особо охраняемые природные территории, Республика Коми.

S. V. Degteva, E. Yu. Iz'yurov, L. Ya. Ogrodovaya, T. N. Pystyna. THE SYSTEM OF PROTECTED AREAS OF THE KOMI REPUBLIC: STATE-OF-THE-ART AND WAYS TO IMPROVE

The system of protected areas (PA) of the Komi Republic is described. Results of SWOT and GAP analysis of the PA system are discussed, ways to improve it are proposed.

Keywords: protected areas, Komi Republic.

Формирование сетей особо охраняемых природных территорий (ООПТ) локального, регионального и международного значения – основное условие устойчивого развития. Внимание к этой проблеме на всех уровнях постоянно усиливается [Дурбанский аккорд..., 2004; ООПТ..., 2009, 2011]. Особую актуальность имеет создание экологического каркаса из ООПТ в северных широтах, где экосистемы отличаются повышенной уязвимостью к внешним воздействиям и в результате нерационального природопользования деградируют вплоть до полного разрушения [Арчегова и др., 2008].

В Республике Коми, располагающейся на европейском северо-востоке России, в 1930 г. организован крупный резерват – Печоро-Илычский государственный природный заповедник [Заповедник..., 1963; Житенев, Серебряный, 1988; Земля..., 2000], который на протяжении нескольких десятилетий оставался единственной особо охраняемой природной территорией данного региона. С конца 50-х годов XX века специалистами Коми филиала АН СССР (ныне Коми научный центр Уральского отделения РАН) начаты планомерные исследования, направленные на создание региональной сети ООПТ [Гладков, 1975; Кадастр..., 1993, 1995; Таскаев, Дегтева, 1999; ООПТ..., 2011]. При этом ученые исходили из необходимости сохранения в естественном состоянии уникальных и типичных объектов живой и неживой природы, мест обитания и произрастания редких видов, обеспечения удовлетворения потребности населения в отдыхе на природе. Наиболее активно происходило формирование природно-заповедного фонда в 1970–80-х годах (табл. 1). К 1993 г.

региональная система ООПТ включала в себя 287, к 2000 г. – 302 объекта [Кадастр…, 1993, 1995; Геологическое наследие…, 2008; ООПТ…, 2011]. Два из них – Печоро-Илычский заповедник и национальный парк «Югыд ва» – имели федеральное значение, остальные, относящиеся к категориям заказников и памятников природы, – республиканское. С 2002 г. началась реструктуризация сети ООПТ для приведения ее в соответствие с положениями Федерального закона от 14 марта 1995 г. № 33-ФЗ «Об особо охраняемых природных территориях». Сегодня, после упразднения ряда ООПТ, которые полностью или частично накладывались на другие резерваты (прежде всего заказников и памятников природы, расположенных в границах заповедника и национального парка), в ее составе насчитывается 240 единиц. Общая площадь природно-заповедного фонда, согласно уточненным данным, составляет 5 430 605,3 га – примерно 13 % от общей площади республики (табл. 2).

Таблица 1. Динамика изменения числа особо охраняемых природных территорий федерального и регионального значения в Республике Коми

Год	Число ООПТ		
	Образовано	Упразднено	Функционирует
1930	1		1
1964	1		2
1967	15		17
1973	20		37
1975	1		38
1978	99		137
1984	62		199
1988		2	197
1989	89		286
1990	1		287
1993	15		302
2002		36	266
2003		1	265
2004		10	255
2006		2	253
2008		11	242
2009		2	240
2010		1	239
2012	1		240
ИТОГО	**305**	**65**	**240**

По сведениям органов исполнительной власти Республики Коми, в регионе имеются еще 42 ООПТ, которые созданы решениями органов местного самоуправления. Среди них 19 заказников, 15 памятников природы, 6 объектов культурного пользования и два генетических резервата [Некипелова и др., 2011]. Но на сегодняшний день, согласно Федеральному закону «Об особо охраняемых природных территориях», функционирование заказников и памятников природы в статусе ООПТ местного значения не предусмотрено. В связи с этим необходимо решить вопрос о придании 34 ООПТ местного значения республиканского статуса или их переводе в иные категории ООПТ, устанавливаемые решениями Правительства Республики Коми. Принятию управленческих решений должно предшествовать натурное обследование ООПТ местного значения, выполненное специалистами с целью определения ценности природных комплексов и уровня требований к их охране.

Таблица 2. Особо охраняемые природные территории Республики Коми

Категория ООПТ, профиль/охраняемые объекты	Число ООПТ	Площадь, га
Заповедник	**1**	**721 322**
Национальный парк	**1**	**1 894 133**
Заказники	**164**	**2 808 645,3**
в том числе:		
комплексные (ландшафтные)	32	1 270 700
гидрологические (болотные)	94	419 626
геологические	1	380,3
биологические, в том числе:	37	1 117 939
собственно биологические	1	139 445
ботанические	11	29 064
ихтиологические	12	927 546
лесные	7	13 152
кедровые	5	8 232
луговые	*1*	*500*
Памятники природы	**73**	**6 497,6**
в том числе:		
болотные	16	1 466
водные	9	809,2
геологические	18	599,4
ботанические, в том числе:	30	3 623
собственно ботанические	*14*	*764*
лесные	*1*	*95*
кедровые	*13*	*2 731*
луговые	*2*	33
Охраняемый природный ландшафт	**1**	**7,39**
ИТОГО	**240**	**5 430 605,29**

Примечание. Данные о площадях ООПТ приведены по состоянию на 01.01.2014 г.

Обращаясь к краткой характеристике природно-заповедного фонда республики, отметим, что наибольшую ценность на региональном, федеральном и международном уровнях имеют природные комплексы, располагающиеся в границах национального парка «Югыд ва» и Печоро-Илычского заповедника. В 1995 г. данные резерваты включены в Список Всемирного наследия природы под общим названием «Девственные леса Коми» [Таскаев, Дегтева, 1999; Земля…, 2000]. Территория, вошедшая в состав объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО, вытянута в меридиональном направлении почти на 400 км и занимает положение на стыке Русской равнины и горной страны Урал. Основные зоны, на которые подразделяются ее ландшафты, – равнинная, предгорная (увалистая) и горная –

контрастны по геоморфологическому строению, климатическим условиям и, как следствие, характеризуются своеобразием растительности и почвенного покрова.

Растительный покров здесь имеет сложную организацию и весьма разнообразен. Основные типы растительности – леса равнинных пространств, предгорий и склонов гор Приполярного и Северного Урала, а также горные тундры. В меньшей степени распространены болота (низинные, ключевые, аапа, переходные и верховые). В поймах рек и долинах ручьев развиты луга и заросли кустарников (преимущественно ивняки). Сообщества, образованные кустарниками (*Salix glauca*, *S. lanata, S. lapponum*, *Juniperus sibirica*, *Betula nana*, *Duschekia fruticosa*), встречаются и в горах выше границы леса. Особую ценность представляют лесные экосистемы, которые в течение многих сотен лет развиваются в режиме спонтанной динамики, в основе которой лежит непрерывный процесс отпада-восстановления. Наиболее характерная черта ценопопуляций *Picea obovata, Abies sibirica* и *Larix sibirica*, чаще всего формирующих древостои, – абсолютная (онтогенетическая) разновозрастность. В них насчитывается не менее 4–6 поколений, охватывающих интервал от I до IX–XII классов возраста. Естественный ход сукцессий нарушается лишь природными экзогенными факторами – воздействием ветра, вызывающего явления ветровала и бурелома, а также пожарами. Наряду с типичными для европейского северо-востока России растительными сообществами здесь распространены редкие в регионе фитоценозы. К их числу относятся леса из *Pinus sibirica*. Экосистемы, сосредоточенные на территории объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО, выполняют роль ключевых местообитаний для многих редких, эндемичных и реликтовых видов растений и животных, охраняемых на локальном, региональном и международном уровнях.

Лесная и болотная растительность определяет облик ландшафтов Республики Коми в целом и большинства территорий, находящихся под особой охраной. Для сохранения уникальных и типичных лесных экосистем в различных подзонах тайги созданы 11 заказников и 15 памятников природы [Кадастр..., 1993, 1995; Козубов и др., 1999], площадь которых составляет около 24,2 тыс. га. Особую ценность среди них представляют ООПТ, организованные для сохранения популяций *Pinus sibirica* на западной границе ареала. На большей части региона местонахождения данного вида – островные, чистые древостои он образует редко. С конца 1950-х годов охрана и восстановление его популяций в регионе рассматривается как одна из самых важных задач. Для сохранения мест произрастания *Pinus sibirica* на территории республики организованы и функционируют 5 заказников и 13 памятников природы [Непомилуева, 1974; Непомилуева, Лащенкова, 1993].

Физико-географические условия региона (избыточная влажность, преимущественно равнинный рельеф) способствуют развитию болот. Площадь торфяного фонда республики составляет 3,2 млн. га, или около 7,7 % ее территории [Алексеева, 2009]. Процессы, протекающие в болотных экосистемах, тесно взаимосвязаны и взаимообусловлены, поэтому любая хозяйственная деятельность оказывает на них пагубное воздействие. Наиболее существенными антропогенными факторами, негативно влияющими на болота, являются осушительная мелиорация и добыча торфа. Отрицательно сказываются на состоянии болотных экосистем вытаптывание, которое тесно связано с посещением болот человеком для сбора ягод, а также строительство линейных сооружений: дорог, газо- и нефтепроводов, линий электропередачи. Особенно актуальной была задача сохранения болотных комплексов с 70-х до начала 90-х годов прошлого столетия, когда происходило постоянное нарастание объемов мелиоративных работ в бассейнах рек Вычегда и Печора. В этот период на основании предложений ученых, поддержанных органами государственной власти, в республике организованы 110 гидрологических (болотных) заказников и болотных памятников природы. Еще два болота, в том числе одна из наиболее крупных болотных систем европейского северо-востока России – болото Усинское, целенаправленно сохраняются в заказниках комплексного профиля. Среди особо охраняемых болотных экосистем 17 имеют научную ценность (эталоны болотных комплексов различных географических подзон), остальные – болота-ягодники [Кадастр..., 1993, 1995; Алексеева, 2009]. Общая площадь охраняемых болот составляет около 559,6 тыс. га, или 17,5 % от всей площади, занимаемой болотными экосистемами [Дегтева, Гончарова, 2012].

Списки редких растений Республики Коми, закрепленные в региональной Красной книге [2009], насчитывают 236 видов сосудистых растений, 71 вид мохообразных и 4 вида водорослей. Кроме того, охраняются 82 вида лишайников и 42 вида грибов. Основные места произрастания редких видов (в том числе эндемичных и реликтовых) сосредоточены в Приуралье, горах Урала и на возвышенностях Тиманского кряжа, где особенности исторического генезиса фло-

ры и растительности и современные экологические условия обусловили их естественное сохранение. Основную роль в поддержании этой наиболее хрупкой составляющей флористического разнообразия выполняют Печоро-Илычский заповедник, национальный парк «Югыд ва» и ландшафтные (комплексные) заказники. Кроме того, целенаправленно созданы и успешно функционируют 28 ботанических (в том числе луговых) заказников и памятников природы, где сохраняются природные ценопопуляции редких растений, таких как *Calypso bulbosa*, *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis atrorubens*, *Gypsophila uralensis*, *Iris sibirica*, *Paeonia anomala*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Pulsatilla patens*, *Rhodiola rosea* и многих других. Всего на особо охраняемых природных территориях республики сосредоточены места произрастания 76,3 % от общего числа редких видов сосудистых растений, 66,2 % видов мохообразных, 75 % водорослей, 86,6 % лишайников и 73,8 % настоящих грибов [Красная книга..., 2009; Дегтева и др., 2011]. Состояние ценопопуляций большинства редких видов растений на объектах природно-заповедного фонда оценено как стабильное [Комплексный ландшафтный заказник..., 2007; Биологическое разнообразие..., 2009; Тетерюк и др., 2009; Кириллова (Плотникова), 2010].

Прогрессирующее освоение ландшафтов, нерациональное использование ресурсов животного мира могут привести к необратимым изменениям фаунистических комплексов, снижению численности и даже утрате отдельных видов. Существующая в регионе сеть ООПТ способствует поддержанию популяций позвоночных и беспозвоночных животных, в том числе 75 из 100 таксонов, занесенных в Красную книгу Республики Коми [2009]. Местообитания редких представителей фауны сохраняются преимущественно в заповеднике и национальном парке, а также в комплексных и биологических заказниках [Дегтева и др., 2011].

Реки республики, берущие начало на возвышенностях Тиманского кряжа и в горах Урала, обеспечивают поддержание гидрологического и гидрохимического режимов в магистральном русле Печоры, одной из крупнейших рек Европы. В их водах обитают ценные виды промысловых рыб: пелядь, хариус сибирский, нельма, чир, сиг, голец арктический, нерестится семга (лосось атлантический). Ухудшение качества вод в результате промышленного освоения территории, нерациональное использование рыбных ресурсов в минувшем столетии стали все более явно отрицательно сказываться на численности популяций ценных промысловых видов. В целях снижения антропогенной нагрузки на ихтиофауну 12 рек, имеющих особо важное рыбохозяйственное значение, объявлены ихтиологическими заказниками. Общая площадь заказников этого профиля – более 900 тыс. га. Кроме того, для сохранения гидрологического режима водных объектов созданы 9 памятников природы, занимающие площадь около 810 га [Кадастр..., 1993].

Около 20 % территории Республики Коми занято древними горными сооружениями Уральской системы и Тиманского кряжа. Здесь широко распространены останцы выветривания, живописные скалы, представляющие собой эстетическую ценность, обнажения, документирующие геологическую историю региона, пещеры, в которых сохранились объекты, важные с точки зрения палеонтологии и археологии. Для сохранения наиболее интересных в научном отношении и уникальных монументов неживой природы на основании предложений специалистов Института геологии Коми НЦ УрО РАН созданы 18 памятников природы и один заказник геологического профиля [Геологическое наследие..., 2008].

В 2008 г. в регионе начата реализация проекта ПРООН/ГЭФ «Укрепление системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в целях сохранения биоразнообразия первичных лесов в районе верховий реки Печора». Его основная цель – репрезентативная и эффективно управляемая сеть особо охраняемых природных территорий, обеспечивающая сохранение экосистем коренных лесов в Республике Коми. Проведенный нами в рамках проекта GAP-анализ показал, что сформированная к настоящему моменту региональная сеть особо охраняемых объектов не может быть признана в полной мере соответствующей требованиям, предъявляемым к сетям ООПТ на международном уровне [ООПТ..., 2011]. Она нуждается в реструктуризации с целью более эффективного сохранения ландшафтов, биологического разнообразия на разных уровнях его организации, генофонда редких растений, животных и грибов, объектов геологического наследия, повышения эффективности охраны и управления ООПТ.

Установлено, что в системе объектов природно-заповедного фонда не в полной мере представлено разнообразие ландшафтов [Атлас..., 1964], характерное для территории Республики Коми. 7 из 32 типов ландшафтов на ООПТ не встречаются. К их числу относятся: пологоувалистые тундровые равнины Предуралья; пологоувалистые лесотундровые равнины Предуралья и Кряжа Чернышова; низменные моренные лесотундровые равнины; зандровые

и озерно-аллювиальные песчаные лесотундровые равнины; безлесные тундровые лощины и долины мелких рек в крайнесеверной тайге; наиболее высокие участки Тимана, приуроченные к выходам метаморфических пород; моренные равнины с плащом пылеватых покровных суглинков в подзоне южной тайги. В подзонах южных гипоарктических тундр, северной и южной лесотундры в настоящее время в статусе ООПТ охраняются только крупнобугристые и, в меньшей степени, плоскобугристые болота. Не в полной мере сохраняется разнообразие ландшафтов подзоны крайнесеверной тайги с крупными урочищами лесотундры. В подзоне северной тайги типичные ландшафты достаточно хорошо обеспечены охраной, однако заказники и памятники природы размещены здесь неравномерно. В частности, практически нет ООПТ в ландшафтах обширной центральной части Ижмо-Печорского междуречья. Отсутствуют ООПТ, которые могут способствовать сохранению разнообразия ландшафтов в подзоне южной тайги [ООПТ..., 2011].

Из азональных ландшафтов хорошо представлены на ООПТ поймы северных и южных рек, массивы лиственничных лесов Тимана. Болота, включенные в систему ООПТ Республики Коми, сосредоточены преимущественно в подзонах крайнесеверной и средней тайги [Дегтева, Гончарова, 2012]. В тундровой зоне, полосе лесотундры, подзоне северной тайги охраняемые болотные массивы и системы немногочисленны и распределены неравномерно (табл. 3). Эталонные болотные экосистемы подзоны южной тайги не включены в состав объектов природно-заповедного фонда республики. Сохранение ландшафтов предгорий Полярного Урала (в пределах лесотундры и тундры) и верхней части предгорной полосы Приполярного Урала в региональной системе ООПТ обеспечено не в полной мере и значительно слабее в сравнении с ландшафтами предгорий и гор Северного Урала и гор Приполярного Урала [Природное наследие..., 2012].

Таблица 3. Распределение особо охраняемых болот по природным зонам (подзонам) Республики Коми

Природная зона (подзона)	Число ООПТ	Площадь, га	Доля (%) от общей площади охраняемых болот
Тундра	1	1000	0,2
Притундровые леса	2	3100	0,6
Тайга	110	556637	99,2
крайнесеверная	8	350142	62,4
северная	13	20370	3,6
средняя	89	184970	33,2
южная	0	0	0
Итого	113	559582	100

Таблица 4. Полнота представленности классов растительности Республики Коми [Атлас..., 1964] в региональной системе ООПТ

Типы растительности	Подтипы растительности	Формации
Тундры	Южные гипоарктические тундры	Равнинные моховые и мохово-лишайниковые тундры
		Равнинные ерниковые тундры
Леса и редколесья	Мелколиственные леса, редколесья и криволесья	Березовые мелкотравные кустарничково-зеленомошные (притундровые)
	Темнохвойные леса	Еловые и пихтово-еловые травяно-кустарничковые и травяные с мозаичным зеленомошным покровом и участием неморальных элементов (южнотаежные)
	Вторичные мелколиственные леса (березняки и осинники)	Березовые и осиновые леса подзоны южной тайги
Экодинамические ряды пойменных сообществ	Лугово-болотно-кустарниковые пойменные ряды	Лугово-болотно-кустарниковый ряд с участием ивняково-ерниковых тундр

Недостаточная представленность ландшафтного разнообразия в границах объектов природно-заповедного фонда закономерно сказывается на репрезентативности в системе ООПТ разнообразия растительного покрова региона [ООПТ..., 2011]. На территориях резерватов федерального и регионального (республиканского) значения отсутствуют сообщества южных тундр, фитоценозы лугово-болотно-кустарникового ряда с участием ивняково-ерниковых тундр, притундровых березовых мелкотравных кустарничково-зеленомошных редколесий (табл. 4). К настоящему времени в региональной системе ООПТ достаточно хорошо представлены лишь два из одиннадцати крупных массивов малонарушенных лесных территорий, выявленных в Республике Коми [Ярошенко и др., 2001, 2008]. В частности, не в полной мере защищены массивы темнохвойных лесов, приуроченные к полосам экотонов подзон северной и средней, средней и южной тайги. Необходимо принять более действенные меры, направленные на улучшение эффективности охраны ненарушенных массивов темнохвойной удорской тайги, пройденной сплошными концентрированными рубками в 1970–80-х годах. В подзоне южной тайги охраняемых эталонных лесных массивов нет совсем. Недостаточно полно представлены в существующей системе ООПТ бугристые и плоскобугристые болота тундры и лесотундры, а также низинные болота

[Дегтева, Гончарова, 2012]. Достаточно остро стоит проблема сохранения фитоценотического разнообразия на Полярном Урале, где функционируют лишь один ландшафтный заказник, два заказника и три памятника природы ботанического профиля регионального значения, природные комплексы которых в последнее время испытывают все более интенсивное воздействие антропогенного пресса [Кадастр..., 1993; Дегтева и др., 2010; Кулюгина, Патова, 2011].

Как уже было отмечено, региональная сеть ООПТ играет важную роль в решении проблемы сохранения генофонда редких видов растений, животных и грибов [Дегтева и др., 2011]. Более эффективному самоподдержанию популяций редких таксонов может способствовать организация новых резерватов в северных (подзоны тундры и лесотундры) и юго-западных районах республики, а также в ландшафтах Урала и Тиманского кряжа.

Высокая степень заболоченности территории Республики Коми и хорошая сохранность ее ландшафтов обусловливают наличие здесь значительного числа водно-болотных угодий (ВБУ), которые важны для миграции птиц не только в российском, но и в международном масштабе. В настоящее время лишь три из них – болота Океан, Усинское и Мартюшевское – имеют статус особо охраняемых объектов [Водно-болотные угодья..., 1998, 1999, 2000]. В связи с этим необходимо продолжение работ, направленных на введение ключевых ВБУ в региональную систему ООПТ.

Среди особо охраняемых объектов геологического наследия, представленных в Республике Коми, практически отсутствуют вещественно-минеральные (или породно-минеральные) объекты ледникового и водно-ледникового рельефа, подземные источники, слабо представлены места геологических открытий и пионерских горных промыслов. Не в полной мере представлены в системе ООПТ палеобиосферно-стратиграфические объекты [Геологическое наследие..., 2008].

В 2000 г. специалистами Института биологии и Института геологии Коми НЦ УрО РАН по заказу и при финансовой поддержке Минприроды Республики Коми начата целенаправленная работа по инвентаризации объектов природно-заповедного фонда региона. С 2008 г. исследования биологического разнообразия ООПТ нашли логическое продолжение в рамках проекта ПРООН/ГЭФ. К началу 2014 г. обследование резерватов регионального значения было полностью завершено. Одновременно с ним проводили полевые поисковые работы по выявлению участков первичных лесов и других объектов и природных комплексов, перспективных для включения в состав республиканской системы ООПТ. При этом специалисты исходили из того, что для организации новых резерватов необходим поиск ландшафтов и экосистем, не представленных (или недостаточно представленных) в составе природно-заповедного фонда.

Сотрудниками Института биологии обоснованы, сформулированы и переданы в Минприроды Республики Коми рекомендации об организации девяти заказников биологического профиля, в том числе шести ООПТ для сохранения мест произрастания редких видов растений и трех ООПТ для сохранения мест обитания и воспроизводства объектов животного мира (в числе которых две ООПТ орнитологического профиля в тундровой зоне и подзоне средней тайги); шести ландшафтных заказников (в зоне тундры, полосе притундровых лесов, в районах Полярного и Приполярного Урала); двух гидрологических заказников для сохранения болот ключевого питания в полосе экотона подзон средней и южной тайги. Учеными Института геологии предложено организовать охрану шести уникальных объектов неживой природы. Целенаправленные поисковые исследования, опирающиеся на результаты GAP-анализа сети ООПТ, будут продолжены.

Проводят работу, направленную на решение проблемы сохранения природных комплексов региона, неправительственные организации. Для совершенствования системы федеральных ООПТ специалистами WWF России рекомендовано организовать в Республике Коми восемь природоохранных объектов федерального статуса: два заповедника и шесть заказников [ООПТ..., 2009]. Часть из них в настоящее время сохраняется на региональном уровне. Сотрудниками Коми регионального некоммерческого фонда «Серебряная тайга» подготовлены предложения по укрупнению уже существующих ООПТ с целью сохранения массивов малонарушенных лесов в Удорском районе Республики Коми. Совместно с учеными Института биологии Коми НЦ УрО РАН они выполнили натурное обследование территории, зарезервированной для организации в подзоне южной тайги национального парка «Койгородский». Ухтинское отделение общественной организации «Комитет спасения Печоры» выступило с предложением о создании нового резервата на территории, включающей водоразделы рек Черь Вычегодская, Розь и Воль, Южная Мылва и Северная Мылва, Сойва, которая отличается уникальными нетронутыми ландшафтами и играет важную роль в поддержании запасов чистых пресных вод.

Таким образом, Республика Коми обладает развитым природно-заповедным фондом. В течение последних лет учеными, сотрудниками правительственных и неправительственных организаций внесен весомый вклад в оптимизацию региональной сети ООПТ. Проведенный нами SWOT-анализ показал, что при наличии у системы ООПТ Республики Коми значительного числа сильных сторон и преимуществ имеются социально-экономические, юридические, политические и экологические угрозы, которые могут дестабилизировать ее функционирование. Снижению их остроты в настоящее время способствуют большая площадь территории республики, низкая плотность населения, отсутствие развитой инфраструктуры. Абсолютное большинство ООПТ расположено в труднодоступных районах, что благоприятствует сохранению целостности природных комплексов даже при отсутствии хорошо налаженной системы охраны. При усилении антропогенного пресса на природные комплексы угрозы ООПТ неизбежно будут возрастать. Поэтому актуальной задачей остается принятие действенных мер, направленных на совершенствование охраны и управления структурными звеньями природно-заповедного фонда, имеющими региональное подчинение. Ее решению будет способствовать стабильное функционирование Центра по ООПТ Республики Коми, созданного в 2012 г.

На основании обобщения данных многолетних мониторинговых исследований можно заключить, что абсолютное большинство ООПТ Республики Коми в полной мере выполняет функции сохранения эталонных и уникальных экосистем, возобновляемых природных ресурсов, ключевых биотопов редких видов грибов, растений и животных, уникальных памятников неживой природы. Установлено, что на территориях комплексных заказников «Белая Кедва», «Пижемский», «Уньинский», «Адак», «Хребтовый», «Удорский», «Сэбысь», «Вежавожский», «Усинский комплексный», биологического заказника «Сынинский», ботанических заказников «Сойвинский», «Светлый», «Номбургский», «Сыктывкарский» сосредоточено значительное разнообразие ключевых местообитаний. Это, прежде всего, старовозрастные таежные леса, болота, выходы известняков, верховья и устьевые участки рек. В экосистемах перечисленных ООПТ зарегистрировано большое число редких видов растений (от 20 до 95). Наибольшая их концентрация характерна для резерватов («Адак», «Верхне-Цилемский», «Светлый», «Пижемский», «Белая Кедва», «Сойвинский», «Уньинский» и др.), в которых сосредоточены выходы известняков, расположенные по берегам рек. Данные местообитания, характеризующиеся сформировавшимися реликтовыми флористическими комплексами, имеют в регионе ограниченное распространение (приурочены к возвышенностям Тиманского кряжа и предгорьям Урала) и отличаются очень высокой ценностью и потребностью в охране не только на региональном, но и на федеральном уровне. Необходимо их включение, наряду с Печоро-Илычским заповедником и национальным парком «Югыд ва», в качестве основных звеньев в экологический каркас Северо-Западного региона России.

Литература

Арчегова И. Б., *Дегтева С. В.*, *Таскаев А. И.* Концепция рационального природопользования и практические подходы к ее реализации на примере Республики Коми // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2008. № 6 (102). С. 52–56.

Алексеева Р. Н. Болотные заказники бассейна Средней Печоры. Сыктывкар, 2009. 148 с. (Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми; Вып. 4).

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Биологическое разнообразие уральского Припечорья / Ред. В. И. Пономарев и Т. Н. Пыстина. Сыктывкар, 2009. 264 с.

Водно-болотные угодья России. Т. 1. Водно-болотные угодья международного значения. М., 1998. 255 с.

Водно-болотные угодья России. Т. 2. Ценные болота. М., 1999. 87 с.

Водно-болотные угодья России. Т. 3. Водно-болотные угодья, внесенные в Перспективный список Рамсарской конвенции. М., 2000. 490 с.

Геологическое наследие Республики Коми (Россия). Сыктывкар, 2008. 350 с.

Гладков В. П. Сохранение и использование естественных ландшафтов Коми АССР. Современное состояние и перспективы // Проблемы рационального использования естественных ресурсов и охраны природы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. С. 121–126.

Дегтева С. В., *Гончарова Н. Н.* Проблемы охраны болот Республики Коми // Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2012. № 2 (10). С. 29–35.

Дегтева С. В., Демина И. В., Бришкайте Р., Жангуров Е. В., Колесникова А. А., Кочанов С. К., Кулакова О. И., Кулюгина Е. Е., Лоскутова О. А., Мелехина Е. Н., Патова Е. Н., Полетаева И. И., Пономарев В. И., Порошин Е. А., Пыстина Т. Н., Сивков М. Д., Таскаева А. А., Татаринов А. Г. Природные комплексы заказника «Хребтовый» // Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 7. Сыктывкар, 2010. 141 с.

Дегтева С. В., *Полетаева И. И.*, *Пыстина Т. Н.* Роль системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в сохранении редких видов // Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2011. № 4. С. 35–41.

Дурбанский аккорд: материалы Пятого всемирного конгресса по особо охраняемым территориям / Пер. с англ. М., 2004. 272 с.

Житенев Д. В., *Серебряный М. М.* Печоро-Илычский заповедник // Заповедники Европейской части РСФСР. М., 1988. Т. 1. С. 224–247.

Заповедник на Печоре. Сыктывкар, 1963. 116 с.

Земля девственных лесов. Сыктывкар, 2000. 159 с.

Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Ч. I. Сыктывкар, 1993. 190 с.

Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Ч. II. Сыктывкар, 1995. 60 с.

Кириллова (*Плотникова*) *И. А.* Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.

Козубов Г. М., Таскаев А. И., Дегтева С. В., Мартыненко В. А., Забоева И. В., Бобкова К. С., Галенко Э. П. Леса Республики Коми / Под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М., 1999. 332 с.

Комплексный ландшафтный заказник «Белая Кедва» // Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4, ч. II. Сыктывкар, 2007. 208 с.

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 791 с.

Кулюгина Е. Е., *Патова Е. Н.* Перспективы развития ООПТ на западном макросклоне Полярного Урала // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала: матер. докл. Всерос. науч.-практич. конф. (Сыктывкар, 8–12 ноября 2010 г.). Сыктывкар, 2011. С. 197–199.

Некипелова М. В., *Изъюров Е. Ю.*, *Огродовая Л. Я.* Актуальные проблемы управления особо охраняемыми природными территориями регионального (республиканского) и местного значения в Республике Коми // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала: матер. докл. Всерос. науч.-практич. конф. (Сыктывкар, 8–12 ноября 2010 г.). Сыктывкар, 2011. С. 4–7.

Непомилуева Н. И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на северо-востоке Европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. 184 с.

Непомилуева Н. И., *Лащенкова А. Н.* Таежные эталоны Европейского северо-востока (охраняемые территории и генетические резерваты). Сыктывкар, 1993. 147 с.

Особо охраняемые природные территории России: современное состояние и проблемы развития. М., 2009. 455 с. (В тексте – ООПТ).

Особо охраняемые природные территории Республики Коми: итоги анализа пробелов и перспективы развития. Сыктывкар, 2011. 256 с. (В тексте – ООПТ).

Природное наследие Урала. Разработка концепции регионального атласа. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 480 с.

Таскаев А. И., *Дегтева С. В.* Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми: история формирования и перспективы развития // Урал: наука, экология. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. С. 78–98.

Тетерюк Л. В., *Плотникова И. А.*, *Орловская Н. В.* Биология и экология редких растений Республики Коми. Вып. 2. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 184 с.

Ярошенко А., Карпачевский М., Аксенов Д., Крейндлин М., Луговая Д., Яницкая Т. Малонарушенные лесные территории России – важнейшая категория ЛВПЦ // Леса высокой природоохранной ценности в России: опыт выявления и охраны. М., 2008. С. 21–28.

Ярошенко А. Ю., *Потапов П. В.*, *Турубанова С. А.* Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М., 2001. 75 с.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Дегтева Светлана Владимировна
директор, старший научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, г. Сыктывкар, Россия, 167982
эл. почта: degteva@ib.komisc.ru
тел.: (8212) 241736

Изъюров Евгений Юрьевич
начальник отдела по обеспечению деятельности
Комитет Государственного Совета Республики Коми по природным ресурсам, природопользованию и экологии
ул. Коммунистическая, 9, г. Сыктывкар, Россия, 167000
эл. почта: izyurov@mail.ru

Огродовая Людмила Якимовна
младший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера
Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, г. Сыктывкар, Россия, 167982
эл. почта: vegark1@rambler.ru

Пыстина Татьяна Николаевна
старший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера
Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, г. Сыктывкар, Россия, 167982
эл. почта: pystyna@ib.komisc.ru

Degteva, Svetlana
Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Division, Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia
e-mail: degteva@ib.komisc.ru
tel.: (8212) 241736

Iz'yurov, Evgeny
State Council of the Komi Republic on Natural Resources, Nature Use and Environment
9 Kommunisticheskaya St., 167000 Syktyvkar, Komi Republic, Russia
e-mail: izyurov@mail.ru

Ogrodovaya, Lyudmila
Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Division, Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia
e-mail: vegark1@rambler.ru

Pystina, Tatyana
Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Division, Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia
e-mail: pystyna@ib.komisc.ru

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 155–159

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (470.21)

НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

В. А. Костина[1], Е. А. Боровичев[1, 2]

[1]*Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН*
[2]*Институт Проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН*

Представлены результаты мониторинговых работ по редким охраняемым растениям на территории Печенгского района Мурманской области. Подтверждено произрастание пяти видов сосудистых растений из числа занесенных в ККМуО [2003], ранее уже указывавшихся для этой территории: *Asplenium viride* Huds., *Draba norvegica* Gunn., *Gentianopsis detonsa* (Rottb.) Ma, *Leucorchis albida* (L.) E. Mey., *Ranunculus nivalis* L. Выявлены новые местонахождения «краснокнижных» видов сосудистых растений *Cassiope tetragon*a (L.) D. Don, *Potentilla kuznetzowii* Govor., *Draba fladnizensis* Wulf., *D. lactea* Adams, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Находки двух последних видов существенно расширяют представление об их распространении не только в области, но и в Фенноскандии в целом.

К л ю ч е в ы е с л о в а: сосудистые растения, редкие виды, Красная книга, Мурманская область.

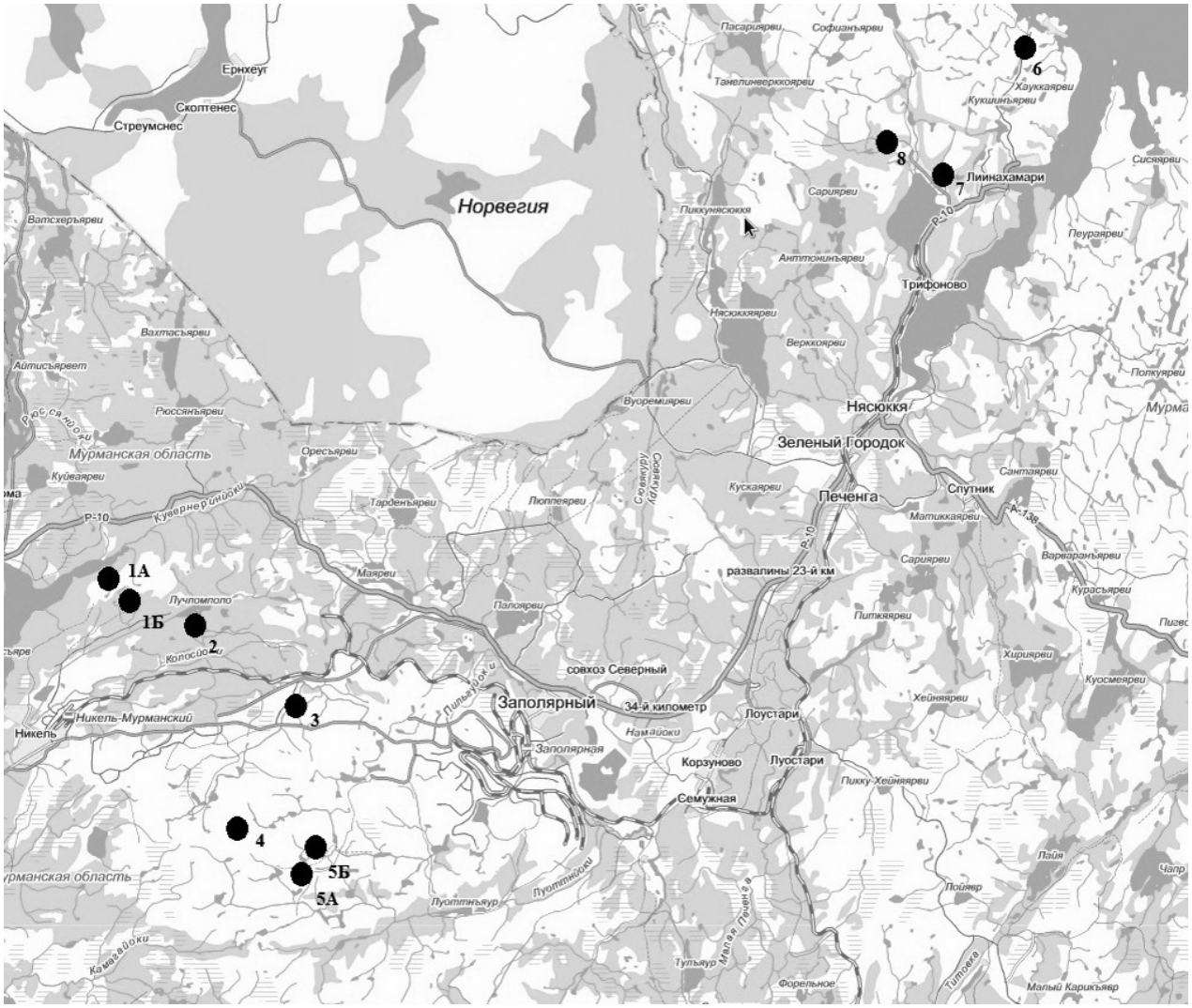
V. A. Kostina, E. A. Borovichev. NEW RECORDS OF RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS IN THE MURMANSK REGION

The results of monitoring of rare vascular plants in the Pechenga District of the Murmansk Region are presented. Occurrence of five rare species – *Asplenium viride* Huds., *Draba norvegica* Gunn., *Gentianopsis detonsa* (Rottb.) Ma, *Leucorchis albida* (L.) E. Mey., *Ranunculus nivalis* L., previously noted from the area, was confirmed. Five species were found for the first time in the Pechenga District – *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Potentilla kuznetzowii* Govor., *Draba fladnizensis* Wulf., *D. lactea* Adams, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch.

K e y w o r d s: vascular plants, rare species, Red Data Book, Murmansk Region.

Введение

В последние годы ведутся активные работы по подготовке второго, обновленного издания Красной книги Мурманской области. Согласно Положению о Красной книге региона [2003] мероприятия по ее ведению должны включать не столько переиздание раз в десять лет «бумаж-



Карта-схема пунктов исследований в Печенгском районе

ной книги», сколько целый комплекс практических работ, в частности, мониторинг состояния видов, внесенных в Красную книгу, подтверждение их «исторических» находок и поиск новых местонахождений. В июне 2013 года проведена экспедиция в Печенгский район Мурманской области с целью подтверждения произрастания редких «краснокнижных» видов. Выбор района объясняется следующими соображениями: Печенгский район характеризуется, с одной стороны, большим числом указаний на наличие в нем редких видов [Hultén, 1971; Раменская, 1983; Красная книга..., 2003; Разнообразие..., 2009], не подтвержденных современными исследованиями, и огромной степенью антропогенной нарушенности этой территории вследствие воздействия комбината «Печенганикель», с другой [Доклад..., 2012]. В настоящее время процесс антропогенных изменений естественных природных комплексов сопровождается многими нежелательными последствиями: вымиранием ряда видов растений, общим обеднением флоры, уменьшением генетического разнообразия отдельных видов и т. д. [Горчаковский, 1984]. Наиболее уязвимыми элементами обычно оказываются охраняемые виды растений.

Материалы и методы

С 19 июня по 1 июля 2013 года в Печенгском районе проведена оценка состояния популяций отдельных видов, занесенных в Красную книгу Мурманской области [2003]. В ходе полевых исследований были собраны образцы сосудистых растений. Выполнены краткие описания участков растительности и детально описаны местообитания видов. Координаты мест сбора определены при помощи GPS. Цитируемые гербарные образцы хранятся в гербарии сосудистых растений ПАБСИ (KPABG). Названия видов приводятся по сводке С. К. Черепанова [1995].

Пункты сбора (рис.): **(1а)** в 1 км от оз. Куэтсъярви, склон горы Оршоайви, мезотрофное склоновое болото (69°28' 07" с. ш., 30°22' 14" в. д., 280 м над уровнем моря); **(1б)** гора Оршоайви, скальные стены северо-западной экспозиции (69°28' 44" с. ш., 30°18' 39" в. д., 165 м н. у. м.); (**2**) оз. Лучломпола (69°27' 58" с. ш., 30°23' 25" в. д., 140 м н. у. м.); (**3**) в 10 км от г. Никель (в сторону г. Заполярного), река Соукерйоки (69°25' 27" с. ш., 30°31' 42" в. д., 283 м н. у. м.); (**4**) в 1 км к востоку от горы Куорпукас, северо-западный склон (69°22' 59" с. ш., 30°29' 49" в. д., 414 м н. у. м.); **(5а)** седловина горы Каевксамос (69°21' 49" с. ш., 30°30' 50" в. д., 514 м н. у. м.); **(5б)** в 1 км северо-восточнее горы Каевксамос, скалы возле реки (69°21' 50" с. ш., 30°34' 22" в. д., 430 м н. у. м.); **(6)** окр. пос. Лиинахамари, мыс Немецкий, оз. Кантеярви (69°41' 22" с. ш., 31°16' 34" в. д., 118 м н. у. м.); **(7)** окр. пос. Лиинахамари, оз. Трифоноярви (69°38' 05" с. ш., 31°16' 34" в. д., 33 м н. у. м.); **(8)** окр. пос. Лиинахамари, седловина между горами Тюрнистунтури и Пататунтури (69°39' 02" с. ш., 31°13' 05" в. д., 108 м н. у. м.).

Результаты

Новые находки видов, внесенных в Красную книгу Мурманской области [2003]:

Cassiope tetragona (L.) D. Don – **6:** заросший злаками уступ влажной скалы, среди камней, несколько побегов в самом начале вегетации, 25.VI.2013. ККМуО: 3 – редкий вид. Циркумполярный арктогорно-тундровый вид, достаточно обычный в Хибинских и несколько реже встречающийся в Ловозерских горах. Отмечено одно местонахождение в Монче-тундре [Hulten, 1971; Раменская, 1983; Берлина, Костина, 2012]. Находка *Cassiope tetragona* в долине оз. Кантеярви на сегодняшний день является единственной в приморской полосе тундровой зоны региона и, возможно, Фенноскандии в целом. Вид тяготеет к щелочным породам, богатым калием и фосфором, но в данном случае произрастание растения обеспечено, скорее всего, повышенным содержанием кальция в почве. Распространение вида в области нуждается в специальном исследовании.

Draba fladnizensis Wulf. – **8:** сухие скалы, на хорошо прогреваемых уступах, единичная небольшая дернинка с цветущими и плодоносящими особями, 29.VI.2013. ККМуО: 4 – неопределенный статус (редкие малоизученные виды). Евроазиатский арктоальпийский вид, известный в Мурманской области из Хибинских и Ловозерских гор [Раменская, 1983; Белкина и др., 1991]. Предпочитает субстраты, богатые легкодоступными для растений солями кальция.

Draba lactea Adams. – **6:** заросший злаками уступ влажной скалы, небольшая дернинка с цветущими и плодоносящими особями, 25.VI.2013. ККМуО: 2 – уязвимый вид. Циркумполярный арктогорно-тундровый вид, нередкий в горах Северной Норвегии, но для Мурманской области долгое время известный лишь из Хибин [Hulten, 1971; Раменская, 1983], где предпочитает влажные скалы и осыпи в поясе горных тундр. Распространение *Draba lactea* связано с наличием горных пород, достаточно богатых легкодоступными для растений солями кальция. Скалы в долине оз. Кантеярви, вероятно, вполне соответствуют экологическим требованиям вида.

Potentilla kuznetzowii Govor. (= *P. schamissonis* Hult.) – **8:** сухие скалы, на хорошо прогреваемых уступах, цветущие растения, 29.VI.2013. ККМуО: 3 – редкий вид. Арктический амфиатлантический вид, требовательный к богатству почвогрунтов доступными солями кальция. Отмечен в горно-тундровом поясе в Хибинах [Раменская, 1983], Ловозерских горах [Белкина и др., 1991], Монче-тундре [Костина, Боровичев, 2010], на юго-западе области – в районе пос. Алакуртти и мысе Турьем (как [*P. mischkinii* Juz.]) [Раменская, 1983]. Hulten [1950, 1971] указывал на произрастание *P. schamissonis* [*P. kuznetzowii*] на побережье вершины губы Малая Волоковая, однако эта точка не была учтена при подготовке Красной книги области [2003]. Находка растения в окрестностях пос. Лиинахамари свидетельствует об относительно нередкой его встречаемости на западе Мурманской области, в том числе и в приморской полосе тундры.

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. – **6:** основание скалы, заросшее разнотравьем, на небольшом уступе на влажной почве среди валунов, растения в фазе вегетации, 25.VI.2013. ККМуО: 2 – уязвимый вид. Евроазиатский арктический вид, распространенный на востоке и юго-востоке области по морскому побережью от низовьев р. Иоканьга до устья р. Пялица. Имеется указание на сбор из окр. г. Мурманска [Цвелев, 1987]. Местонахождение *Tanacetum bipinnatum* в долине оз. Кантеярви сильно изолировано от основных мест концентрации вида в Мурманской области. Не встречается вид и в Скандинавии. Но полагать адвентивный характер находки, кажется, нет оснований: несмотря

на глубокие антропогенные преобразования местности, освоенный растениями биотоп (уступ в основании скалы) расположен в существенном отдалении от дорог, и влияние человека здесь маловероятно. Необходимо провести более подробные исследования в приморской полосе для уточнения распространения вида.

Кроме новых находок видов из числа включенных в Красную книгу Мурманской области [2003] в ходе проведенных работ удалось подтвердить прежние находки редких видов:

Asplenium viride Huds. – **5а:** в трещине у самого основания скалы, единственное растение, 21.VI.2013. ККМуО: 2 – уязвимый вид.

Draba norvegica Gunn. – **4:** сухие скалы, на хорошо прогреваемых уступах, небольшая дернинка с цветущими и плодоносящими особями, 21.VI.2013. ККМуО: 2 – уязвимый вид.

Gentianopsis detonsa (Rottb.) Ma – **6:** влажные скалы, обращенный к морю склон, на уступах, единичные растения, 25.VI.2013. ККМуО: 1б – вид, находящийся под угрозой исчезновения.

Leucorchis albida (L.) E. Mey. – **3:** заболоченная осоковая группировка в кустарничковой тундре, единичные растения, 20.VI.2013. ККМуО: 2 – уязвимый вид.

Ranunculus nivalis L. – **1а:** влажный берег ручья, среди разнотравья, 20.VI.2013; **2:** по берегу озера, на отмели, 21.VI.2013; **3:** влажная каменистая моховая тундра, под навесами валунов, 22.VI.2013. Во всех местонахождениях единичные экземпляры. ККМуО: 2 – уязвимый вид.

И, наконец, кроме редких видов, нуждающихся в охране в регионе, обнаружены спорадически встречающиеся виды, планируемые к исключению из второго издания Красной книги Мурманской области:

Polypodium vulgare L. – **1б, 4, 5а, 6, 8:** по трещинам сухих скал, на хорошо прогреваемых уступах, везде единичные экземпляры. ККМуО: бионадзор.

Dactyloriza maculata (L.) Soó – **1а, 1б, 2, 5а, 5б, 6, 7, 8:** по берегам ручьев и озер, влажные березовые леса, окрайки болот, по переувлажненным тропам и обочинам дорог, многочисленные популяции в цветущем состоянии, нередко. ККМуО: бионадзор.

Diapensia lapponica L. – **3, 4, 5б, 6:** кустарничково-лишайниковые тундры, скалы, отдельными подушками, в цветущем состоянии, нередко. ККМуО: бионадзор.

Заключение

Полученные данные подтвердили настоятельную необходимость регулярных мониторинговых работ по оценке состояния и уточнения распространения редких охраняемых видов. Нами подтверждено произрастание пяти видов сосудистых растений из числа занесенных в ККМуО [2003], ранее указывавшихся для этого района: *Asplenium viride* Huds., *Draba norvegica* Gunn., *Gentianopsis detonsa* (Rottb.) Ma, *Leucorchis albida* (L.) E. Mey., *Ranunculus nivalis* L. Кроме того, выявлены новые местонахождения «краснокнижных» видов сосудистых растений *Cassiope tetragon*a (L.) D. Don, *Potentilla kuznetzowii* Govor., *Draba fladnizensis* Wulf., *D. lactea* Adams, *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch., не отмечавшихся ранее в этом районе. Находки двух последних видов существенно расширяют представление об их распространении не только в области, но и в Фенноскандии в целом.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства природных ресурсов и экологии Мурманской области (Государственный контракт № 25 от 21.06.2013).

Литература

Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор: сосудистые и мохообразные. СПб.: Наука, 1991. 206 с.

Берлина Н. Г., Костина В. А. Флора сосудистых растений Лапландского заповедника (аннотированный список) // Труды Лапландского государственного природного биосферного заповедника. Вып. VI. М.: Перо, 2012. С. 112–198.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. № 5. С. 3–16.

Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2011 году. Мурманск: Ростсервис, 2012. 152 с.

Костина В. А., Боровичев Е. А. Новые виды сосудистых растений для флоры Лапландского заповедника (Мурманская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115, вып. 6. С. 68.

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

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Разнообразие растений, лишайников и цианопрокариот Мурманской области: итоги изучения и перспективы охраны. СПб.: Северо-западный печатный двор, 2009. 120 с.

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

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

Цвелев Н. Н. Род *Tanacetum* L. – Пижма // Арктическая флора СССР. Вып. X. Семейства Rubiaceae – Compositae. Л.: Наука, 1987. С. 120–125.

Hultén E. Atlas över växternas utbrending I Norden. Stockholm, 1971. 531 s.

Hultén E. Atlas of the distribution of vascular plants in NW Europe. Stockgolm. 1950. 512 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Костина Валентина Андреевна
научный сотрудник лаб. флоры и растительных ресурсов
Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН
г. Кировск, Мурманская область, Россия, 184256
эл. почта: borovichyok@mail.ru
тел.: (81531) 52742, +79113058284

Боровичев Евгений Александрович
младший научный сотрудник лаб. флоры
и растительных ресурсов, к. б. н.
Полярно-альпийский ботанический сад-институт
им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН
г. Кировск, Мурманская область, Россия, 184256;
и. о. младшего научного сотрудника лаб. наземных экосистем
Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН
эл. почта: borovichyok@mail.ru
тел.: (81531) 52742, +79210470070

Kostina, Valentina
Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Science Centre,
Russian Academy of Sciences
184256 Kirovsk, Murmansk Region, Russia
e-mail: borovichyok@mail.ru
tel.: (81531) 52742, +79113058284

Borovichev, Evgeny
Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Science Centre,
Russian Academy of Sciences
184256 Kirovsk, Murmansk Region, Russia
Institute of the North Industrial Ecology Problems,
Kola Science Centre,
Russian Academy of Sciences
e-mail: borovichyok@mail.ru
tel.: (81531) 52742

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 160–164

УДК 581.9 (470.22)

НОВЫЕ ДЛЯ КАРЕЛИИ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

А. В. Кравченко[1], О. Л. Кузнецов[2], В. В. Тимофеева[1], М. А. Фадеева[1], А. А. Бобров[3], В. Л. Миронов[2], Е. В. Чемерис[3]

[1] *Институт леса Карельского научного центра РАН*
[2] *Институт биологии Карельского научного центра РАН*
[3] *Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН*

Сообщается о четырех аборигенных и семи случайно занесенных или дичающих видах сосудистых растений, ранее для Карелии не указывавшихся.

Ключевые слова: сосудистые растения, новые виды, Республика Карелия.

A. V. Kravchenko, O. L. Kuznetsov, V. V. Timofeeva, M. A. Fadeeva, A. A. Bobrov, V. L. Mironov, E. V. Chemeris. VASCULAR PLANT SPECIES NEW FOR KARELIA

Four native and seven adventitious or wilding vascular plant species previously not recorded from Karelia are reported.

Key words: vascular plants, new species, Republic of Karelia.

При обследовании территории Карелии, а также ревизии сборов, хранящихся в гербариях Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск (PTZ), и Хельсинкского университета (H), были выявлены таксоны сосудистых растений, которые ранее для республики не указывались. Ниже приводится аннотированный список таких таксонов с цитированием этикетки и указанием места хранения образца. Для большинства видов пункты сбора являются наиболее северными в европейской части России. Четыре вида являются аборигенными, семь – занесенные непреднамеренно или «беглецы» из культуры.

Аборигенные виды

Polygonum humifusum Merk. ex K. Koch – Сортавальский р-н, о. Мякисало в Ладожском озере, юго-восточный берег, песчано-валунный пляж, среди валунов, 27.VI.1997, Кравченко, PTZ, опр. О. В. Юрцева в 2004 г. Восточноевропейско-азиатско-западноамериканский гипоарктический аллювиально-эрозиофильный вид [Юрцев и др., 2010], в Европе доходящий на западе до Белого моря [Петровский, 1966; Цвелев, 1996]. Проникновение данного вида еще западнее и южнее – в бассейн Ладожского озера – можно связать с тем временем, когда озеро являлось частью обширного солоноводного приледникового водоема. По его берегам расселялись и сохранились в качестве реликтов этого времени, например, такие восточные прибрежные псаммофиты, как *Rumex graminifolius* Lamb. и *Polemonium boreale* Adams (которые на запад далее Онежского озера не продвинулись), не говоря уже о более широко распространенных галофитах *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Honckenya peploides* (L.) Ehrh., *Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed. и т. п.

Utricularia ochroleuca R. Hartman – Суоярвский р-н, ЛЗ [ландшафтный заказник] «Толвоярви», около 1,5 км к югу от д. Толвоярви, в мочажине на мезотрофном болоте, 18.VIII. 2001, Кузнецов, Кравченко, PTZ, опр. Кравченко в 2010 г. Очень редкий в России вид, приводившийся для всего Карело-Мурманского региона по старым сборам только для оз. Имандра, причем в связи с отсутствием цветков принадлежность образцов к данному виду вызвала у Н. Н. Цвелева сомнения [Цвелев, 1981. С. 341]. Впоследствии хранящиеся в LE образцы из оз. Имандра были отнесены нами к близкому виду *U. stygia* G. Thor [Кравченко, Кузнецов, 2010].

Lemna gibba L. – Беломорский р-н, д. Сумский Посад, придорожная канава, 11.VII.1998, Кравченко, № 6329а, PTZ, опр. В. Г. Папченков в 2008 г.; г. Кондопога, побережье оз. Нигозера вблизи ж.-д. вокзала, в луже между ж.-д. насыпью и берегом озера, 19.VIII.2010, Тимофеева, № 1674, IBIW, PTZ, опр. Кравченко в 2013 г., подтв. А. А. Бобров и В. Г. Папченков. Редкий в Фенноскандии вид, встречающийся на самом юге Финляндии и Швеции, а также в Дании [Hultén, 1971; Retkeilykasvio, 1998; Mossberg, Stenberg, 2003; Lampinen, Lahti, 2013]. К югу от Карелии ближайшее местонахождение вида указано в Ленинградской обл. на Карельском перешейке в окрестностях пос. Кузнечное [Цвелев, 2000]. Место сбора в Беломорском р-не – самое северное в Европе. Судя по местообитаниям и находкам только последнего времени, является, вероятно, аборигенным видом с прогрессирующим ареалом; появление в регионе связано, скорее всего, с заносом диаспор перелетными водоплавающими птицами.

Potamogeton × *fluitans* Roth (*P. lucens* L. × *P. natans* L.) – Пудожский р-н, р. Колода ниже пос. Приречный, стремнина, 30.VII.2007, Бобров, Чемерис, IBIW. Предварительное сообщение об этой находке опубликовано ранее без каких-либо деталей [Кравченко, 2007]. Находка этого гибрида очень примечательна, поскольку он редок, особенно на северных территориях. Ранее *P.* × *fluitans* приводился для нескольких регионов северо-западной, северной и центральной частей европейской России и везде по единичным или немногочисленным сборам [Бобров, Чемерис, 2006, 2009]. Отметим, что указания этого гибрида для Архангельской обл. и Республики Коми в региональных публикациях, скорее всего, относятся к другому морфологически сходному гибриду *P.* × *sparganiifolius* Laest. ex Fries. С учетом этого находка *P.* × *fluitans* в Карелии является на сегодняшний день самой северной в европейской части страны. Гибрид встречается на участках с довольно быстрым течением, как и в большинстве известных местонахождений, на значительных глубинах (до 1–1,5 м) и песчано-каменистых грунтах. Обнаруженные растения очень крупные, до 3–4 м длины.

Непреднамеренно занесенные или дичающие из культуры виды

Atocion armeria (L.) Fourr. (*Silene armeria* L.) – г. Петрозаводск, ул. Владимирская, разъезженный пустырь, 2 экз., 14.VII.2004, Тимофеева, PTZ, опр. Г. Ю. Конечная в 2008 г. Данный западноевропейский вид изредка культивируется в Карелии как декоративное растение.

Veronica filiformis Smith – Прионежский р-н, северо-западный берег оз. Лососинное, санаторий «Онежец», на клумбе, 24.VI.2004, Кузнецов, PTZ, опр. Кузнецов в 2008 г.; пос. Лучевое-1, дачный кооператив «Кончезерский», олуговелые участки между грядками, под плодово-ягодными кустарниками, вдоль дорожек, в массе на одном из дачных участков, 12.VI. 2008, Кравченко, № 20480, PTZ, там же, в массе на том же участке, а также на олуговелой обочине через дорогу от участка, 28.V.2013, Кравченко, № 25185, PTZ; г. Петрозаводск, пр. Ленина, клумба у кафе «Кивач», 10.VI.2011, Кузнецов, PTZ, там же, м/р «Древлянка», бул. Интернационалистов, в палисаднике, в массе под различными видами древесных, 2.VI.2013, Кравченко, № 25193, PTZ. Малоазиатско-кавказский лесо-опушечный вид, широко расселившийся в Европе как одичавшее или заносное растение. В Карелии, вероятно, вид культивировался как декоративное растение и одичал, хотя не исключен занос с саженцами древесных интродуцентов.

Artemisia dubia Wall. (*A. umbrosa* (Bess.) Turcz. ex DC.) – г. Петрозаводск, вдоль бетонной стены к северу от ж.-д. вокзала у ж.-д. путей, 12.XI.2008, Н. Г. Ильминских, И. В. Кузьмин, PTZ, опр. Кравченко, подтв. А. А. Коробков. Постепенно распространяющийся по европейской части России восточноазиатский вид [Маевский, 2006; Майоров и др., 2012 и др.].

Bidens frondosa L. – г. Петрозаводск, ул. Калинина, рынок, между ларьками на слое смытого на асфальт грунта с газона, 1 вег. экз., 12.IX.2011, Тимофеева, PTZ. Занос произошел, скорее всего, с тарой для транспортировки овощей и фруктов либо с грунтом на овощах. Инвазивный североамериканский вид, активно расселяющийся в средней поло-

се России; ближайший известный пункт заноса находится в Ленинградской обл. в г. Кронштадте [Глазкова, 2005].

Picris rigida Ledeb. ex Spreng. – г. Костомукша, к северу от вокзала, склад стройматериалов, среди ж.-д. путей, 3 экз., 02.VIII. 1994, Кравченко, PTZ; г. Петрозаводск, пустырь, на котором в 2002–2003 гг. находилась плодовоовощная мелкооптово-розничная база, 1 экз., 19.VII.2005, Кравченко, Фадеева, № 15836, PTZ, оба образца определил Кравченко в 2013 г. и тогда же определение подтвердил Д. В. Гельтман. Вероятно, к данному виду относится также собранное с неразвитыми репродуктивными органами растение: г. Петрозаводск, м/р Перевалка, рынок, на нарушенном грунте у овощного ларька, 1 экз., 25.IX.2013, Тимофеева, PTZ, опр. Кравченко. Наиболее северным пунктом заноса данного преимущественно восточноевропейско-кавказского степного вида была Тверская обл. [Нотов, 2009]. Для г. Костомукши ошибочно приводился как «*P. hieracioides* L.» [Кравченко и др., 2003].

Juncus atratus Krock. – Кемский р-н, пос. Рабочеостровск, по сырой обочине дороги (у ручья), соединяющей порт и вышку МТС, 2 экз., 2.VIII.2006, Миронов, PTZ, подтв. И. В. Татанов. Европейско-западноазиатский плюризональный, преимущественно лесостепной и степной вид [Куликов, 2005]. Способы столь дальнего заноса остались неясными.

Psathyrostachys juncea (Fisch.) Nevski – г. Медвежьегорск, свалка на берегу Онежского озера у дороги в сторону города, (17).VIII. 1942 (?), O. J. Koskinen, H, опр. М. Н. Кожин в 2011 г. Вопрос относительно года сбора, а также приблизительный день сбора образца в отпечатанной на пишущей машинке этикетке поставлены, почти наверняка, коллектором, так как фамилия и инициалы написаны от руки лично им. Относительно места сбора растения (Медвежьегорск) сомнений у коллектора, вероятно, не было. У нас это особых сомнений также не вызывает, так как в Медвежьегорске им впервые в Карелии были собраны многие редчайшие (наряду с более обычными) заносные виды, в том числе *Chaerophyllum aureum* L., *Marrubium leonuroides* Pers., *Veronica teucrium* L., *Geranium sibiricum* L., *Rumex stenophyllus* Ledeb. и др. [см.: Кравченко, Уотила, 1995], некоторые из них более в республике не собирались [Кравченко, 2007]. Личная коллекция O. J. Koskinen поступила в Гербарий университета г. Хельсинки и обрабатывалась там в 1980-е годы, поэтому ценная информация о флоре Карелии по понятным причинам не была учтена, например, при подготовке «Атласа распространения видов в Северной Европе» [Hultén, 1971]. Указанный образец хранился в отдельной рубашке с не определенными до вида представителями рода *Koeleria* и, похоже, ничьего внимания вплоть до последнего времени не привлек. Вероятно, единственный зафиксированный случай заноса вида в Фенноскандию и вообще на Север Европы [Цвелев, 1974, 2000; Kurtto, Lahti, 1987; Lid, Lid, 1994; Karlsson, 1997; Retkeilykasvio, 1998; Mossberg, Stenberg, 2003]. Юговосточноевропейско-западноазиатский степной [Цвелев, 1974; Куликов, 2005] вид.

Авторы выражают искреннюю признательность коллегам, определившим или подтвердившим правильность определения цитируемых образцов: Н. Н. Цвелеву, Д. В. Гельтману, Г. Ю. Конечной, А. А. Коробкову и И. В. Татанову (LE), М. Н. Кожину и О. В. Юрцевой (MW), В. Г. Папченкову (IBIW), а также коллегам, предоставившим авторам свои сборы.

Литература

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Заметки о речных рдестах (*Potamogeton*, Potamogetonaceae) Верхнего Поволжья // Нов. сист. высш. раст. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. Т. 38. С. 23–65.

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Рдесты (*Potamogeton*, Potamogetonaceae) в речных экосистемах на севере европейской России // Докл. РАН. 2009. Т. 425, № 5. С. 705–708.

Глазкова Е. А. Bidens frondosa (Asteraceae) – новый адвентивный вид флоры Северо-Запада России и история его расселения в Восточной Европе // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 10. С. 1525–1540.

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

Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Основные тенденции формирования флоры молодого таежного города (на примере г. Костомукши, Республика Карелия) // Труды КарНЦ РАН. Вып. 4. Биогеография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Петрозаводск, 2003. С. 59–74.

Кравченко А. В., Кузнецов О. Л. О малоизвестном водном виде пузырчатке стигийской (*Utricularia stygia*) // Гидроботаника 2010: матер. I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам (пос. Борок, 9–13 октября 2010 г.). Ярославль: Принт Хаус, 2010. С. 162–164.

Кравченко А. В., Уотила П. Новые для Карелии виды сосудистых растений из коллекции Ботанического музея Хельсинкского университета (Финляндия) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 10. С. 91–94.

Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. 600 с.

Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 412 + 120 (цв.) с.

Нотов А. А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: Динамика состава и структуры. Тверь: Изд. ТвГУ, 2009. 473 с.

Петровский В. В. Род *Polygonum* – Горец, гречиха // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. V. С. 163–179.

Цвелев Н. Н. Сем. Poaceae (Gramineae Juss. nom. altern.) – Злаки // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 117–368.

Цвелев Н. Н. Сем. Lentibulariaceae Rich. – Пузырчатковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. Т. 5. С. 336–341.

Цвелев Н. Н. Сем. Polygonaceae Juss. – Гречишные // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья-95, 1996. Т. 9. С. 98–157.

Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПФХА, 2000. 781 с.

Юрцев Б. А., Королева Т. М., Петровский В. В., Полозова Т. Г., Жукова П. Г., Катенин А. Е. Конспект флоры Чукотской тундры. СПб.: ВВМ, 2010. 628 С.

Hultén E. Atlas över växternas utbredning i Norden. Stockholm: Generalstabens litografiska anstalts förlag, 1971. (2-nd ed.) 56+531 s.

Karlsson T. Förteckning över svenska kärlväxter // Svensk Bot. Tidskr. 1997. Vol. 91, h. 5. S. 241–560.

Kurtto A., Lahti T. Suomen putkilokasvien luettelo // Pamphl. Bot. Muz. Univ. Helsinki. Helsinki, 1987. T. 11. I–IV + 163 s.

Lampinen R., Lahti T. Kasviatlas 2012. Helsinki: Helsingin Yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Levinneisyyskartat osoitteessa, 2013. [Electronic resourse]. Mode of access: http://www.luomus.fi/kasviatlas (дата обращения: 22.01.2014).

Lid J., Lid D. T. Norsk flora (6-th ed., revised by R. Elven). Oslo: Det norske samlaget, 1994. 1014 p.

Mossberg B., Stenberg L. Den nya Nordiska floran. Tangen: Wahlström & Widstrand, 2003. 928 s.

Retkeilykasvio. Helsinki: Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo, 1998. 656 s.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кравченко Алексей Васильевич
ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: alex.kravchen@mail.ru
тел.: (8142) 768160

Кузнецов Олег Леонидович
зав. лаб. болотных экосистем, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: kuznetsov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Тимофеева Вера Владимировна
научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: timofeevavera2010@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

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

Бобров Александр Андреевич
ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742
эл. почта: lsd@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24486

Kravchenko, Alexey
Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: alex.kravchen@mail.ru
tel.: (8142) 768160

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

Timofeeva, Vera
Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: timofeevavera2010@yandex.ru
tel.: (8142) 768160

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

Bobrov, Alexandr
Papanin Institute of Inland Waters Biology, Russian Academy of Sciences,
152742 Borok Vil., Nekouzskiy District, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24486

Миронов Виктор Леонидович
ведущий биолог, аспирант
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: vict.mironoff@yandex.ru
тел.: 89212229112

Чемерис Елена Валентиновна
ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742
эл. почта: lechem@ibiw.yaroslavl.ru
тел.: (48547) 24486

Mironov, Viktor
Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: vict.mironoff@yandex.ru
tel.: 89212229112

Chemeris, Elena
Papanin Institute of Inland Waters Biology, Russian Academy of Sciences,
152742 Borok Vil., Nekouzskiy District, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: lechem@ibiw.yaroslavl.ru
tel.: (48547) 24486

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 165–167

УДК 582.29 (470.21)

НОВЫЕ НАХОДКИ В РОССИИ *CLADONIA ALBONIGRA* BRODO & AHTI (*CLADONIACEAE*, *ASCOMYCOTA*) ИЗ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Г. П. Урбанавичюс[1], С. А. Кутенков[2], М. А. Фадеева[3]

[1] *Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН*
[2] *Институт биологии Карельского научного центра РАН*
[3] *Институт леса Карельского научного центра РАН*

Представлены сведения о новых находках редкого североевропейско-североамериканского вида *Cladonia albonigra* из заповедника «Пасвик» и ближайших окрестностей (Мурманская обл.), ранее известного в России только с о. Гогланд в Финском заливе Балтийского моря.

Ключевые слова: флористические находки, лишайники, заповедник «Пасвик», Мурманская область, Россия, *Cladonia albonigra*.

G. P. Urbanavichus, S. A. Kutenkov, M. A. Fadeeva. NEW FINDINGS IN RUSSIA OF *CLADONIA ALBONIGRA* BRODO & AHTI (*CLADONIACEAE, ASCOMYCOTA*) FROM THE MURMANSK REGION

Information is presented about new findings of the rare North European – North American species *Cladonia albonigra* from the Pasvik strict nature reserve and its immediate surroundings (Murmansk Region). The species had been previously known in Russia only from the Gogland Island of the Gulf of Finland, Baltic Sea.

Key words: flora findings, lichens, Pasvik strict nature reserve, Murmansk Region, Russia, *Cladonia albonigra*.

Cladonia albonigra Brodo & Ahti относится к группе видов *Cladonia chlorophaea* s.l. и наиболее близок к *C. merochlorophaea* Asahina, от которого морфологически отличается отчетливо-черным основанием подециев и пролификациями по краям или, что гораздо реже, из центров сциф. *Cladonia albonigra* был описан сравнительно недавно с о. Грэй, входящего в состав о-вов Королевы Шарлотты, тихоокеанского побережья канадской провинции Британская Колумбия [Brodo, Ahti, 1996]. В Европе вид был впервые обнаружен в Норвегии только в 2005 г., и автор при этом предполагал, что данный лишайник можно отнести к высокоокеаническим видам [Holien, 2005]. В настоящее время *Cladonia albonigra* известен в Северной Америке из США, где встречается от Аляски до штата Вашингтон, канадских провинций Британская Колумбия, Новая Шотландия и Ньюфаундленд и Лабрадор (о. Ньюфаундленд) [Ahti, Stenroos, 2013]. В Европе *Cladonia albonigra* распространен по океаническим побережьям Норвегии, особенно в фюльке (округе) Нурланн, а также на о. Шпицберген [Øvstedal et al., 2009; Ahti, Stenroos, 2013]. В Швеции вид встречается в самой северной биогеографической провинции Турне Лапландия. В России *Cladonia albonigra* только недавно был выявлен на о. Гогланд (Ленинградская область, Кингисеппский р-н) в Финском заливе Балтийского моря [Ahti, Stenroos, 2013].

Cladonia albonigra обитает на влажных и замшелых прибрежных скалах, часто встречается на валунах вблизи ручьев. По сообщению T. Ahti (in litt.), *Cladonia albonigra* является океаническим видом, хотя диапазон экологических условий его обитания (экологическая валентность вида) выявлен недостаточно.

В заповеднике «Пасвик» и его окрестностях *Cladonia albonigra* был обнаружен в лихенологическом материале, собранном О. Л. Кузнецовым и С. А. Кутенковым в 2013 г. в ходе полевых геоботанических описаний болотных сообществ. *Cladonia albonigra* был собран дважды, в обоих случаях на верховых болотах небольшими вкраплениями в составе сфагново-лишайникового ковра – один раз на территории заповедника (о. Меникка), другой сбор был сделан в планируемой охранной (буферной) зоне заповедника – у подножия г. Каскама.

Государственный природный заповедник «Пасвик» расположен на крайнем северо-западе Мурманской области в долине р. Паз, являющейся пограничной с Норвегией. На территории заповедника произрастают самые северные в Европе старовозрастные сосновые леса. Существование этого уникального массива светлохвойной тайги делает возможным заходящая в Баренцево море Нордкапская ветвь теплого атлантического течения Гольфстрим, обеспечивающего сравнительно мягкий климат в зимний период и прохладное лето, высокую влажность воздуха, большое количество дней с осадками, частую и быструю смену погоды при изменении направления ветра, что характерно для океанических побережий. В целом климат характеризуется как переходный от морского к континентальному, относящийся к атлантико-арктической области субарктического и умеренного поясов [Алисов, 1969].

«Пасвик» является лесным заповедником, 52 % его территории составляют лесные земли, на болота приходится 23 %, водоемы – 20 %, горные тундры и каменистые россыпи на вершинах невысоких гор – тунтури, такие как Калкупя, – менее 5 %. В заповеднике встречаются болота нескольких типов – от низинных до верховых. Наиболее крупные системы верховых болот приурочены к морской равнине на о. Меникка [Кузнецов и др., 2012].

Лихенофлора заповедника Пасвик изучается на протяжении уже почти 150 лет. Первые сборы лишайников в долине р. Паз были сделаны в середине XIX в. финскими ботаниками. Наибольший вклад в изучение лишайников этой территории внес V. Räsänen, исследовавший в 1921 и 1931 гг. лихенофлору биогеографической провинции Печенгская Лапландия (Lapponia petsamoénsis), куда входит территория заповедника, и опубликовавший монографию «Лихенофлора Печенги» («Petsamon jäkäläkasvisto») [Räsänen, 1943]. В настоящее время результаты исторических и современных исследований обобщены в каталоге лишайников «Пасвика» и дополнениях к нему [Фадеева и др., 2011, 2013; Урбанавичюс, Фадеева, 2013], в общей сложности выявлено 393 вида лишайников и близкородственных грибов для заповедника и ближайших окрестностей, в том числе 324 вида для заповедной территории.

Найденный в заповеднике «Пасвик» и на границе с ним *Cladonia albonigra* является новым для Мурманской области. Ниже приводятся точные сведения о местонахождениях:

1) 69°24'10,2" с. ш., 29°51'48" в. д., заповедник «Пасвик», о. Меникка, обширное верховое грядово-мочажинно-озерковое болото, краевая часть между грядово-мочажинным комплексом и транзитной топью, кустарничково-лишайниково-сфагновый участок с редкой сосной, микрорельеф кочковато-западинный с преобладанием кочек, на низкой деградирующей кочке с моховолишайниковым покровом из *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. stygia* (Fr.) Ruoss, *C. amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. crispata* (Ach.) Flot., *C. decorticata* (Flörke) Spreng., *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. и *S. balticum* (Russow) C.E.O.Jensen. 08.08.2013, coll. С. А. Кутенков, det. Г. П. Урбанавичюс, confirm. T. Ahti (гербарий КарНЦ РАН, PTZ, № 8605; гербарий Ботанического института Музея естественной истории Университета г. Хельсинки, H; гербарий Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, INEP, № 0020*а*; гербарий заповедника «Пасвик», № 0020*б*).

2) 69°15' 38,9" с. ш., 29°27' 37,7" в. д., планируемая к организации охранная территория заповедника «Пасвик», комплексное болото в ложбине у дороги между горами Кораблекк и Каскама, в 700 м восточнее выхода ложбины с болотом к автодороге Никель – Раякоски. Сосняк кустарничково-лишайниково-сфагновый с высотой древостоя 4–6 м и сомкнутостью 0,2, в моховолишайниковом ковре из *Sphagnum fuscum*, *Cladonia arbuscula*, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, *C. stygia*, *Cladonia deformis* (L.) Hoffm., *C. maxima* (Asahina) Ahti. 10.08.2013. Coll. С. А. Кутенков, О. Л. Кузнецов, det. Г. П. Урбанавичюс (гербарий Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, INEP, № 0021).

Ближайшие местонахождения *Cladonia albonigra* к выявленным нами в заповеднике «Пасвик» расположены в нескольких десятках километров в северной провинции Финнмарк

в Норвегии [Holien, 2005]. Вполне вероятно, что этот вид может быть обнаружен и в других прибрежных районах Восточной Фенноскандии, например, на побережье Белого моря в Карелии и Мурманской области.

Работы проводились при финансовой поддержке заповедника «Пасвик». Авторы также глубоко признательны T. Ahti (Ботанический институт Музея естественной истории Университета г. Хельсинки) за проверку образца Cladonia albonigra и комментарии к виду и О. Л. Кузнецову (Институт биологии КарНЦ РАН) за полезное обсуждение статьи.

Литература

Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Высшая школа, 1969. 104 с.

Кузнецов О. Л., Кутенков С. А., Талбонен Е. Л. Стратиграфия и динамика болот заповедника «Пасвик» // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием. Апатиты, 2–5 октября 2012. ФГБУН ИППЭС КНЦ РАН. С. 126–130.

Урбанавичюс Г. П., Фадеева М. А. Дополнение к лихенофлоре заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. «Биология и экология». 2013. Вып. 30, № 7. С. 77–84.

Фадеева М. А., Дудорева Т. А., Урбанавичюс Г. П., Ахти Т. Лишайники заповедника «Пасвик» (Аннотированный список видов). Апатиты: КНЦ РАН, 2011. 80 с.

Фадеева М. А., Урбанавичюс Г. П., Ахти Т. Дополнение к флоре лишайников заповедника «Пасвик» // Труды КарНЦ РАН. № 2. Серия «Биогеография». Вып. 14. 2013. С. 101–104.

Ahti T., Stenroos S. Cladonia / T. Ahti, S. Stenroos, R. Moberg (eds.) // Nordic Lichen Flora. 2013. Vol. 5. P. 8–87.

Brodo I. M., Ahti T. Lichens and lichenicolous fungi of the Queen Charlotte Islands, British Columbia, Canada. 2. The *Cladoniaceae* // Canad. J. Bot. 1996. Vol. 74, N 7. P. 1147–1180.

Holien H. Additions to the Norwegian flora of lichens and lichenicolous fungi III // Graphis Scripta. 2005. Vol. 17, N 2. P. 62–64.

Øvstedal D. O., Tønsberg T., Elvebakk A. The lichen flora of Svalbard // Sommerfeltia. 2009. Vol. 33. P. 1 –393.

Räsänen V. Petsamon jäkäläkasvisto // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1943. T. 18, N 1. P. 1–110.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Урбанавичюс Геннадий Пранасович
старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская обл.,
Россия, 184209
эл. почта: g.urban@mail.ru
тел.: (81555) 79696

Urbanavichus, Guennady
Institute of the North Industrial Ecology Problems,
Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences
14a, Akademgorodok, 184209, Apatity,
Murmansk Region, Russia
e-mail: g.urban@mail.ru
tel.: (81555) 79696

Кутенков Станислав Анатольевич
старший научный сотрудник
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия , 185910
эл. почта: effort@krc.karelia.ru
тел.: +79114012678

Kutenkov, Stanislav
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11, Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: effort@krc.karelia.ru
tel.: +79114012678

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

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

Труды Карельского научного центра РАН
№ 2. 2014. С. 168–170

УДК 591.9; 595.771

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *LIMONIA BADIA* WALKER AND *GNOPHOMYIA ACHERON* ALEXANDER (DIPTERA, LIMONIIDAE) IN EASTERN FENNOSCANDIA

A. Polevoi[1], J. Salmela[2]

[1]*Forest Research Institute Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk*
[2]*Natural Heritage Services (Metsähallitus), Rovaniemi, Finland*

First records of *Limonia badia* Walker and *Gnophomyia acheron* Alexander (Diptera, Limoniidae) in the Republic Karelia are reported. The biology and threat status are briefly discussed.

K e y w o r d s: Limoniidae, distribution, Russia, Karelia, Fennoscandia.

А. Полевой, Ю. Салмела. НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *LIMONIA BADIA* WALKER И *GNOPHOMYIA ACHERON* ALEXANDER (DIPTERA, LIMONIIDAE) В ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

Приводятся данные о новых находках *Limonia badia* Walker и *Gnophomyia acheron* Alexander (Diptera, Limoniidae) в Восточной Фенноскандии (Республика Карелия). Оба вида впервые отмечаются на европейской части России. Кратко рассматриваются их биология и природоохранный статус.

К л ю ч е в ы е с л о в а: Limoniidae, распространение, Россия, Карелия, Фенноскандия.

Introduction

Recent faunistic studies in Republic Karelia have revealed many remarkable species from different taxonomic groups of Diptera. These include not only new regional records [Grichanov, Polevoi, 2004; Humala, Polevoi, 2009], but also species new to Russia [Pilipenko, 2011] and new to science [Jakovlev, Polevoi, 2009; Jaschhof, Jaschhof, 2009; Polevoi, Jakovlev, 2011; Polevoi, 2013]. Among the others, two remarkable species of crane flies (family Limoniidae) have also been recognized. Both were lately discovered in Finland, but recorded for the first time from European part of Russia. Materials are stored in Forest Research Institute, Petrozavodsk (FRIP) and private collection of Jukka Salmela (JES). Location coordinates are given according to WGS84 coordinate reference system (EPSG:4326).

Gnophomyia acheron Alexander 1950

Material. Russia, Karelia: 7♂♂, *Kon*: Kivach Nature Reserve (62,25°N 33,96°E), 7–8.VI.2011, A. Polevoi leg. (FRIP).

Remarks. This species was described and, until recently, known from the East Palaearctic [Savchenko, 1989; Pilipenko, Sidorenko, 2006; Krivosheina, 2008; Pilipenko, 2009]. First European record originates from Finland [Starý, Salmela, 2004]. Finnish records were discussed in more details by E. Hancock [2008], who also

provided genitalia figures and a key to European species of the genus *Gnophomyia.* Larval morphology was studied by M. Krivosheina [2008]. In Fennoscandian scale *G. acheron* is considered to be an eastern taiga species [Salmela, 2012] and that is also supported by the new findings.

Limonia badia (Walker 1848)

= *Limonia indigenoides* (Alexander 1920)

Material. Russia, Karelia: 5 ♂♂, 1 ♀, *Kon*: Tipinitsy (62,17°N 35,35°E), 27.VIII.2013, A.Polevoi leg. (FRIP). 1 ♂, *Крос*: Kostomuksha (64,59°N 30,31°E), 21–27.IX.2005 (*ex larva*, on aspen trunk, reared in a laboratory), G. Varkonyi leg. (JES). 1 ♂, *Крос*: Kostomuksha (64,57°N 30,27°E), 28.VIII.2006 (an adult, under bark of aspen trunk), G. Varkonyi leg. (JES).

Remarks. This poorly known species was described from North America. First European record (from Finland) was published by J. Starý and J. Salmela [2004], along with species redescription and male genitalia figures. Earlier Karelian record (from Kostomuksha) is mentioned in the Catalogue of Crane Flies of the World [Oosterbroek, 2013] but was not officially published.

Discussion

According to M. Krivosheina [2008], larvae of *G. acheron* develop in the phloem of dying trunks of different deciduous trees (*Populus, Maackia, Phellodendron, Juglans*). In Finland they were found under the bark of aspen [Hancock, 2008]. Finnish specimens of *L. badia* were initially collected with window traps, set on dead aspens and it was suggested that larvae may live in decaying aspen wood [Starý, Salmela, 2004]. Later this species was registered in emergence traps put on decaying aspen logs [Halme et al., 2013]. Karelian specimens of *G. acheron* and *L. badia* were collected in comparatively old (over 100 years old) herb-rich spruce forests with high ratio of aspen. Available data show that both species are obligate xylobionts, and probably specialists of old-growth forests. In Finland *G. acheron* estimated as "Vulnerable" and *L. badia* – as "Near Threatened" [Rassi et al., 2010]. Both species are evidently rather rare in Russian Karelia as well, however their threat status has not been estimated yet.

This study was supported by the Presidium of the Russian Academy of Sciences: Program "Living Nature: Modern State and Development Problems" and RFBR grant 13-04-98821. Gergely Varkonyi (Kuhmo, Finland) provided samples from Kostomuksha.

References

Grichanov I. Y., Polevoi A. V. Dolichopodidae of Russian Karelia // Zoosystematica Rossica. 2004. Vol. 12, N 2. P. 271–275.

Halme P., Vartija N., Salmela J., Penttinen J., Norros V. High within- and between-trunk variation in the nematoceran (Diptera) community and its physical environment in decaying aspen trunks // Insect Conservation and Diversity. 2013. Vol. 6. P. 502–512.

Hancock E. G. Larval habitat preferences in Palaearctic *Gnophomyia* (Diptera, Limoniidae) with a key to adults // Sahlbergia. 2008. Vol. 14. P. 13–16.

Humala A. E., Polevoi A. V. [*Хумала А. Э., Полевой А. В.*] On the insects fauna of South-East Karelia [К фауне насекомых Юго-Востока Карелии] // Transactions of the Karelian Research Centre of RAS. Series Biogeography. 2009. N 4. P. 53–75. (In Russian).

Jakovlev E. B., Polevoi A. V. Two new species of the genus *Phronia* Winnertz (Diptera: Mycetophilidae) from Finland and Russian Karelia // Entomol. Fennica. 2009. Vol. 19. P. 199–206.

Jaschhof M., Jaschhof C. The Wood Midges (Diptera: Cecidomyiidae: Lestremiinae) of Fennoscandia and Denmark // Studia dipterologica. Supplement 2009. Vol. 18. P. 1–333.

Krivosheina M. G. Biology of Xylobiont larvae of Limoniid flies of the genus *Gnophomyia* (Diptera, Limoniidae) with description of immature stages // Entomological Review. 2008. Vol. 88, N 7. P. 793–807.

Oosterbroek P. Catalogue of the Craneflies of the World (Diptera, Tipuloidea: Pediciidae, Limoniidae, Cylindrotomidae, Tipulidae) // 2013. URL: http://nlbif.eti.uva.nl/ccw (дата обращения: 23.10.2013).

Pilipenko V. E. [*Пилипенко В. Э.*] Family Limoniidae [Семейство Limoniidae – комары-лимонииды] // Insects of Lazovsky nature Reserve [Насекомые Лазовского заповедника]. Vladivostok: Dalnauka. 2009. P. 331–335. (In Russian).

Pilipenko V. E. [*Пилипенко В. Э.*] New records of the cranefly *Tipula* (*Savtshenkia*) *confusa* (Diptera, Tipulidae) from NW Russia [Новые данные о распространении комара-долгоножки *Tipula (Savtshenkia) confusa* (Diptera, Tipulidae) на северо-западе Российской Федерации] // Transactions of the Karelian Research Centre of RAS. Series Biogeography. 2011. N 2. P. 140–141. (In Russian).

Pilipenko V. E., Sidorenko, V. S. [*Пилипенко В. Э., Сидоренко В. С.*] Crane-flies (Diptera: Pediciidae, Limoniidae) of Kedrovaya Pad Nature Reserve [Типулоидные двукрылые (Diptera: Pediciidae, Limoniidae) заповедника «Кедровая Падь»] // Flora and fauna of Kedrovaya Pad Nature Reserve [Флора и фауна заповедника «Кедровая Падь»]. Vladivostok: Dalnauka. 2006. P. 140–151. (In Russian).

Polevoi A. V. On the systematics and distribution of some poorly known species of *Boletina* (Diptera: Mycetophilidae) in northern Europe, with the description of a new species // Zoosystematica Rossica. 2013. Vol. 22, N 1. P. 114–122.

Polevoi A. V., Jakovlev E. B. A review of the European species of the genus *Tetragoneura* Winnertz (Diptera: Mycetophilidae) // Zootaxa. 2011. Vol. 3062. P. 1–12.

Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A., Mannerkoski I. The 2010 Red List of Finnish Species. Helsinki: Ministry of the Environment and Finnish Environment Institute. 2010. 685 p.

Salmela J. Biogeographic patterns of Finnish crane flies (Diptera, Tipuloidea) // Psyche. 2012. T. 2012. P. 1–19.

Savchenko E. N. [*Савченко Е. Н.*] Limoniidae fauna of the USSR: Determination tables of superspecies taxa with catalogue survey of species [Комары-лимонииды фауны СССР: Определитель надвидовых таксонов с каталогизированным обзором видов]. Kiev: Naukova dumka. 1989. 380 p. (In Russian).

Starý J., Salmela J. Redescription and biology of *Limonia badia* (Walker) (Diptera: Limoniidae) // Entomologica Fennica. 2004. Vol. 15, N 1. P. 41–47.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

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

Салмела Юкка
специалист по природоохранной биологии
Служба природного наследия
Управления лесов Финляндии
Рованиеми, Финляндия
эл. почта: jukka.salmela@metsa.fi

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

Salmela, Jukka
Natural Heritage Services (Metsähallitus)
P.O. Box 8016 (Ounasjoentie 6), 96101 Rovaniemi, Finland
e-mail: jukka.salmela@metsa.fi

ПРИЛОЖЕНИЕ

http://transactions.krc.karelia.ru

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 завершенных 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. Редколлегии серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляют 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 «Анкеты» и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед сдачей в печать авторам 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) 762018.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также 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.

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.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде, в формате MS Word, желательно версии 2003, лично в редакцию или по e-mail: trudy@krc.karelia.ru. Также к подаваемой рукописи желательно прилагать два экземпляра, напечатанных на одной стороне листа формата А4 в одну колонку.

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. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ); благодарности; список литературы (с новой страницы); таблицы (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (страна, город) на русском и английском языке; 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, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем 10–15 предложений. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ. Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга запятой, в конце фразы ставится точка. Слова, фигурирующие в заголовке статьи, ключевыми являться не могут.

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. 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 вклейках (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 (*.TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовой файл на отдельных страницах. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки из текста статьи должны быть убраны и представлены в виде отдельных файлов. Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указанием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью — латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L. 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicits* (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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило[1], М. И. Сысоева[1], Г. Н. Алексейчук[2], Е. Ф. Марковская[1]

[1]Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН
[2]Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; кратковременное снижение температуры; устойчивость.

E. G. SHERUDILO, M. I. SYSOEVA, G. N. ALEKSEICHUK, E. F. MARKOVSKAYA. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Key words: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Частота встречаемости видов нематод в исследованных биотопах

Биотоп (площадка)	Кол-во видов	Встречаемость видов нематод в 5 повторностях				
		100 %	80 %	60 %	40 %	20 %
1Н	26	8	4	1	5	8
2Н	13	2	1	1	0	9
3Н	34	13	6	3	6	6
4Н	28	10	5	2	2	9
5Н	37	4	10	4	7	12

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: биотоп 1Н – территория, заливаемая в сильные приливы; 2Н – постоянно заливаемый луг; 3Н – редко заливаемый луг; 4Н – незаливаемая территория; 5Н – периодически заливаемый луг.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Илиел Э. Стереохимия соединений углерода / пер. с англ. М.: Мир, 1965. 210 с.

Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 285 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisides 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 онлайновых сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/ (дата обращения: 25.11.2006).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999–2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия/Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

TABLE OF CONTENTS

L. V. Filimonova. VEGETATION HISTORY IN THE TOLVAJARVI NATURE RESERVE IN THE LATE GLACIAL AND HOLOCENE 3

I. B. Kucherov. TRUE MOSS (BILBERRY) PINE FORESTS IN NORTHERN AND MIDDLE TAIGA OF EUROPEAN RUSSIA: AN OVERVIEW OF PHYTOCOENOTIC DIVERSITY 14

N. V. Genikova, E. P. Gnatyuk, A. M. Kryshen', N. I. Ryzhkova. FORMATION OF THE COMPOSITION OF PLANT COMMUNITIES IN AN ANTHROPOGENICALLY FRAGMENTED LANDSCAPE AT THE SOUTHERN/MIDDLE TAIGA INTERFACE 27

O. M. Fedorenko, M. V. Zaretskaya, O. N. Lebedeva, A. F. Titov. GENETIC DIVERSITY OF *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) NATURAL POPULATIONS IN THE NORTHERN PART OF THE SPECIES RANGE 36

S. F. Komulainen. PHYTOPERIPHYTON IN SOME SMALL WATER BODIES OF THE CYTI OF PETROZAVODSK (REPUBLIC OF KARELIA) 43

S. I. Genkal, T. A. Chekryzheva. NEW DATA ON THE FLORA OF BACILLARIOPHYTA IN LAKES OF THE KENTI RIVER BASIN (REPUBLIC OF KARELIA) 51

D. A. Davydov. CYANOPROKARYOTES OF ZONAL AND ALPINE TUNDRAS OF THE MURMANSK REGION 66

O. N. Ezhov. COMPLEXES OF SPRUCE-ASSOCIATED APHYLLOPHOROID FUNGI IN THE NORTH OF THE RUSSIAN PLAIN (ARKHANGELSK REGION AND ADJACENT AREAS) 77

S. V. Sazonov. SUMMER DISTRIBUTION AND ABUNDANCES OF GROUSE IN KARELIA. 1. GENERAL DISTRIBUTION BY ZONES AND LANDSCAPES 86

N. P. Iovchenko. THE BLACK-NECKED GREBE *PODICEPS NIGRICOLLIS* C. L. BREHM IN THE LENINGRAD REGION: HISTORY OF EXPANSION AND FIRST BREEDING RECORD 101

A. V. Stes'ko. SPATIAL DISTRIBUTION AND SOME SPECIFIC BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF COMMON DAB (*LIMANDA LIMANDA*, L. 1758) IN THE BARENTS SEA 108

S. V. Bugmyrin, L. A. Bespyatova, R. S. Mart'yanov. DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF TICKS (ACARI: IXODIDAE) ON THE ISLANDS OF KIZHI ARCHIPELAGO 119

I. Yu. Popov. "LAKE RULE" AND OTHER REGULARITIES IN THE DISTRIBUTION OF THE FRESHWATER PEARL MUSSEL *MARGARITIFERA MARGARITIFERA* 126

S. A. Pavlovsky. COMPARATIVE CHARACTERISTICS AND LONG-TERM CHANGES OF MACROZOOBENTHOS IN MAJOR BIOTOPES OF LAKE SYAMOZERO (SOUTHERN KARELIA) . . . 140

S. V. Degteva, E. Yu. Iz'yurov, L. Ya. Ogrodovaya, T. N. Pystyna. THE SYSTEM OF PROTECTED AREAS OF THE KOMI REPUBLIC: STATE-OF-THE-ART AND WAYS TO IMPROVE 147

SHORT COMMUNICATIONS

V. A. Kostina, E. A. Borovichev. NEW RECORDS OF RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS IN MURMANSK PROVINCE 155

A. V. Kravchenko, O. L. Kuznetsov, V. V. Timofeeva, M. A. Fadeeva, A. A. Bobrov, V. L. Mironov, E. V. Chemeris. VASCULAR PLANT SPECIES NEW FOR KARELIA 160

G. P. Urbanavichus, S. A. Kutenkov, M. A. Fadeeva. NEW FINDINGS IN RUSSIA OF *CLADONIA ALBONIGRA* BRODO & AHTI (*CLADONIACEAE, ASCOMYCOTA*) FROM THE MURMANSK REGION 165

A. Polevoi, J. Salmela. NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *LIMONIA BADIA* WALKER AND *GNOPHOMYIA ACHERON* ALEXANDER (DIPTERA, LIMONIIDAE) IN EASTERN FENNOSCANDIA 168

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS 171

Научное издание

Труды Карельского научного центра
Российской академии наук
№ 2, 2014

Серия БИОГЕОГРАФИЯ

Печатается по решению
Президиума Карельского научного центра РАН

Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77-48848 от 02.03.2012 г.
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Редактор А. И. Мокеева
Оригинал-макет Н. Н. Сабанцева

Подписано в печать 14.04.2014. Формат 60x84 1/8.
Гарнитура Pragmatica. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 19,96. Усл. печ. л. 20,46.
Тираж 500 экз. Изд. № 442. Заказ 203.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50