ISSN 1998-5053

Министерство образования и науки
Российской Федерации

Научный журнал

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

(продолжение журнала 1947–1975 гг.)

№ 6 (159). Сентябрь, 2016

Биологические науки

Главный редактор
А. В. Воронин, доктор технических наук, профессор

Зам. главного редактора
С. Г. Веригин, доктор исторических наук, профессор
Э. В. Ивантер, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН
В. С. Сюнёв, доктор технических наук, профессор

Ответственный секретарь журнала
Н. В. Ровенко, кандидат филологических наук

Перепечатка материалов, опубликованных в журнале, без разрешения редакции запрещена.
Статьи журнала рецензируются

Адрес редакции журнала
185910, Республика Карелия,
г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33.
Тел. (8142) 76-97-11
E-mail: uchzap@mail.ru

uchzap.petrsu.ru

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет (ПетрГУ)», 2016

Редакционный совет

В. Н. БОЛЬШАКОВ
доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Екатеринбург)

И. П. ДУДАНОВ
доктор медицинских наук,
профессор, член-корреспондент РАН
(Петрозаводск)

В. Н. ЗАХАРОВ
доктор филологических наук,
профессор (Москва)

Ю. ИНОУЭ
профессор (Токио, Япония)

А. С. ИСАЕВ
доктор биологических наук,
профессор, академик РАН (Москва)

М. ВОХОЗКА
доктор экономических наук
(Чешские Будейовицы, Чешская Республика)

В. М. ЛЕВИН
доктор физико-математических наук,
профессор (Мехико, Мексика)

Т. П. ЛЁННГРЕН
доктор философии (Тромсё, Норвегия)

В. И. МАЕВСКИЙ
доктор экономических наук, профессор,
академик РАН (Москва)

Н. Н. МЕЛЬНИКОВ
доктор технических наук,
профессор, академик РАН (Апатиты)

И. И. МУЛЛОНЕН
доктор филологических наук,
профессор (Петрозаводск)

В. П. ОРФИНСКИЙ
доктор архитектуры, профессор,
действительный член Российской академии архитектуры
и строительных наук (Петрозаводск)

П. ПЕЛКОНЕН
доктор технических наук,
профессор (Йоэнсуу, Финляндия)

И. В. РОМАНОВСКИЙ
доктор физико-математических наук,
профессор (Санкт-Петербург)

Е. С. СЕНЯВСКАЯ
доктор исторических наук, профессор (Москва)

К. СКВАРСКА
доктор философии (Прага, Чешская Республика)

А. Ф. ТИТОВ
доктор биологических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Петрозаводск)

Р. М. ЮСУПОВ
доктор технических наук, профессор,
член-корреспондент РАН (Санкт-Петербург)

Редакционная коллегия

А. Е. БОЛГОВ
доктор сельскохозяйственных наук, профессор
(Петрозаводск)

Г. Г. БОРИСОВА
доктор географических наук, профессор
(Екатеринбург)

В. В. ВАПИРОВ
доктор химических наук, профессор
(Петрозаводск)

Н. В. ВАСИЛЕВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор
(Мурманск)

Т. О. ВОЛКОВА
доктор биологических наук (Петрозаводск)

Е. Ф. МАРКОВСКАЯ
доктор биологических наук, профессор
(Петрозаводск)

С. П. МАСЛОВА
доктор биологических наук (Сыктывкар)

А. Ю. МЕЙГАЛ
доктор медицинских наук, профессор
(Петрозаводск)

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

Е. И. РАТЬКОВА
кандидат технических наук,
ответственный секретарь серии
(Петрозаводск)

А. А. РОГОВ
доктор технических наук, профессор
(Петрозаводск)

Г. Б. СТЕФАНОВИЧ
доктор физико-математических наук,
профессор (Петрозаводск)

В. В. ЩИПЦОВ
доктор геолого-минералогических наук,
профессор (Петрозаводск)

ISSN 1998-5053

Ministry of Education and Science
of the Russian Federation

Scientific Journal

PROCEEDINGS
OF PETROZAVODSK STATE UNIVERSITY

(following up 1947–1975)

№ 6 (159). September, 2016

Biological Sciences

Chief Editor
Anatoly V. Voronin, Doctor of Technical Sciences, Professor

Chief Deputy Editor
Sergey G. Verigin, Doctor of Historical Sciences, Professor
Ernest V. Ivanter, Doctor of Biological Sciences, Professor,
The RAS Corresponding Member
Vladimir S. Syunev, Doctor of Technical Sciences, Professor

Executive Secretary
Nadezhda V. Rovenko, Candidate of Philological Sciences

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

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

uchzap.petrsu.ru

© FBSEI «Petrozavodsk State University (PetrSU)», 2016

Editorial Council

V. BOL'SHAKOV
Doctor of Biological Sciences,
Professor, the RAS Member (Ekaterinburg)

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

V. ZAKHAROV
Doctor of Philological Sciences, Professor (Moscow)

Y. INOUE
Professor (Tokyo, Japan)

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

M. VOCHOZKA
Doctor of Economic Sciences
(Ceske Budejovice, Czech Republic)

V. LEVIN
Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (Mexico, Mexica)

T. LÖNNGREN
Doctor of Philosophy (Tromsø, Norway)

V. MAEVSKIY
Doctor of Economic Sciences, Professor (Moscow)

N. MEL'NIKOV
Doctor of Technical Sciences,
Professor, the RAS Member (Apatity)

I. MULLONEN
Doctor of Philological Sciences, Professor (Petrozavodsk)

V. ORPHINSKIY
Doctor of Archtecture, Professor,
Full Member of Russian Academy of Architectural Sciences
(Petrozavodsk)

P. PELKONEN
Doctor of Technical Sciences,
Professor (Joensuu, Finland)

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

E. SENYAVSKAYA
Doctor of Historical Sciences,
Professor (Moscow)

K. SKWARSKA
Doctor of Philosophy
(Praha, Czech Republic)

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

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

Editorial Board

A. BOLGOV
Doctor of Agricultural Sciences, Professor
(Petrozavodsk)

G. BORISOVA
Doctor of Geographical Sciences, Professor
(Ekaterinburg)

V. VAPIROV
Doctor of Chemistry, Professor
(Petrozavodsk)

N. VASILEVSKAYA
Doctor of Biological Sciences, Professor
(Murmansk)

T. VOLKOVA
Doctor of Biological Sciences (Petrozavodsk)

E. MARKOVSKAYA
Doctor of Biological Sciences, Professor
(Petrozavodsk)

S. MASLOVA
Doctor of Biological Sciences (Syktyvkar)

A. MEYGAL
Doctor of Medical Sciences, Professor
Petrozavodsk)

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

E. RAT'KOVA
Candidate of Technical Sciences,
Series Executive Secretary
(Petrozavodsk)

A. ROGOV
Doctor of Technical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

G. STEFANOVICH
Doctor of Physical-Mathematical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

V. SHCHIPTSOV
Doctor of Geological-Mineralogical Sciences,
Professor (Petrozavodsk)

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Ивантер Э. В., Курхинен Ю. П., Моисеева Е. А.
О воздействии антропогенной трансформации таежных экосистем на население лесных мышевидных грызунов **7**

Антипина Г. С.
Урбанофлора Петрозаводска: почвенные водоросли лесных участков при антропогенном воздействии **27**

Вдовиченко В. А., Бахмет О. Н., Ткаченко Ю. Н.
Начальные этапы восстановления почв на коренных горных породах после рубок сосновых древостоев **37**

Голубева О. А., Тимейко Л. В., Холопцева Е. С., Евстратова Л. П.
Многолетние растения семейства Бобовые (*Fabaceae* или *Leguminosae*) в агрофитоценозах Карелии **42**

Гончаров Д. О., Саловаров В. О., Кузнецова Д. В.
Распределение поведенческих актов в брачный период у длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) в Приангарских лесостепях **49**

Горбач В. В.
Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Papilionoidea) Карельского региона: II. Аннотированный список Nymphalidae **57**

Наквасина Е. Н., Копылова М. В., Паринова Т. А., Попова А. А.
Свойства почв при трансформации сельскохозяйственных земель в пойме Северной Двины **63**

Чукина Н. В., Филимонова Е. И., Файрузова А. И., Борисова Г. Г.
Морфофизиологические особенности листьев *Betula pendula* Roth на золоотвалах Среднего Урала **68**

Царев А. П., Царева Р. П.
Исследование роста и сохранности черных пирамидальных тополей в Центральном Черноземье **76**

Лябзина С. Н., Приходько А. Н., Лаврукова О. С., Сиккиля Н. С.
Эколого-биологические особенности мухи мертвых (*Cynomya mortuorum*) в Карелии и применение этих данных в судебно-медицинской практике **82**

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

Кивер Е. Н., Кирилина В. М., Федин А. Н., Кривченко А. И.
Влияние гистаминовых Н2- и Н3-рецепторов на гладкую мышцу нижних дыхательных путей крысы **87**

Андреев В. П., Соболев П. С., Зачиняева А. В.
Нуклеофильность n-донорных соединений в хлороформе, воде и газовой фазе **92**

Петрова К. А., Майорова А. С., Болгов А. Е.
Биологическое обоснование, разработка рецептур и экспериментальных образцов новых функциональных продуктов на основе натуральных ингредиентов. **100**

Сивцева С. В., Охлопкова Ж. М.
Фунгистатическая активность экстрактов из некоторых дикорастущих растений Якутии **106**

Дискуссии

Гапанович С. О.
К вопросу о биологических аспектах проблематики пола **114**

Contents **118**

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

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

Журнал включен в Реферативный журнал и Базы данных ВИНИТИ РАН

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

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

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

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

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

Учредитель: ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

Редактор С. Л. Смирнова. Корректор И. Н. Дьячкова. Переводчик Н. К. Дмитриева. Верстка С. П. Ивановой

Дата выхода в свет 30.09.2016. Формат 60×90 1/8. Бумага офсетная. Печать офсетная.
10 уч.-изд. л. Тираж 500 экз. (1-й завод – 85 экз.). Изд. № 139

Индекс 66093. Цена свободная.
Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС77–37987
от 2 ноября 2009 г. выд. Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Отпечатано в типографии Издательства Петрозаводского государственного университета
Адрес редакции, издателя и типографии:
185910, Республика Карелия,
г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 7–26 **Общая биология** **2016**

УДК 599.33:591.5

ЭРНЕСТ ВИКТОРОВИЧ ИВАНТЕР
доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой зоологии и экологии, декан эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ivanter@petrsu.ru

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

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

О ВОЗДЕЙСТВИИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА НАСЕЛЕНИЕ ЛЕСНЫХ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ*

В итоге многолетних (1958–2015 годы) стационарных и экспедиционных исследований, выполнявшихся на территории Восточной Фенноскандии, выявлены характерные изменения структуры и численности населения лесных мышевидных грызунов под влиянием интенсивных рубок леса. Анализируются общие закономерности воздействия промышленной лесоэксплуатации на структуру местообитаний, численность, территориальное распределение и экологические особенности мелких грызунов региона. Установлено, что для большинства видов реакции на концентрированные рубки сводятся к снижению общей численности популяций, переходу на неритмичную, с резкими непродолжительными подъемами и глубокими длительными депрессиями, популяционную динамику и образованию нестойкого мозаичного пространственного размещения, а также к нарушению темпов и снижению интенсивности репродукции и воспроизводства популяций.

Ключевые слова: мышевидные грызуны, популяция, динамика численности, трансформация среды, биотоп, лесовозобновление, организация и плотность населения, типы вырубок, сукцессии

К числу наиболее важных факторов, воздействующих на таежные экосистемы Северной Евразии, относятся интенсивные рубки леса. Их активное влияние на природные комплексы началось уже довольно давно: в Скандинавских странах и Финляндии – во второй половине XIX века, в Карелии – в 1930-е годы. Промышленное освоение лесных ресурсов с применением тяжелой техники достигло пика в середине XX века. Все это не могло пройти мимо профессионального внимания экологов, однако оно было сосредоточено преимущественно на явлении трансформации самих лесных древостоев, тогда как судьба обитающих здесь животных, и в частности мелких лесных грызунов (а они всегда были и остаются весьма существенными компонентами лесного биоценоза), подчас не входила в их поле зрения.

Исследования в этом направлении проводились, были и публикации [4], [13], [15], [20], [30], [31], [32], [34], но все же вопросов оставалось не меньше, чем ответов. Это и определило главную цель настоящей работы – восполнить образовавшийся пробел по крайней мере в отношении изучения мелких лесных грызунов, и прежде всего рыжих (представителей рода *Cletrionomys*) и серых (*Microtus*) полевок, тем более что эти зверьки вместе с землеройками-бурозубками (*Sorex*) представляют основу животного населения любого лесного ландшафта, а изучены совершенно недостаточно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящем сообщении рассматриваются итоги многолетних (1958–2015) исследований, выполнявшихся по неоднократно описанной нами методике [7], [8], [12], [18], сочетавшей работу на полевых стационарах (Ладожский, Гомсельгский, Кончезерский, Картешский, Каскеснаволок, Агробаза, заповедники «Кивач» и «Костомукшский») с широкими экспедиционными обследованиями, охватившими значительную часть так называемой Восточной Фенноскандии. К этой территории мы относим восточную часть Балтийского кристаллического щита: Кольский

© Ивантер Э. В., Курхинен Ю. П., Моисеева Е. А., 2016

п-ов, Финляндию, Карелию и Карельский перешеек Ленинградской области.

Учеты зверьков проводили двумя основными методами: ловушко-линиями и ловчими канавками. Первый заключался в расстановке параллельных, на расстоянии 25 м друг от друга, линий давилок (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой. Их равномерно распределяли по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам), действовали они по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченного в растительном масле ржаного хлеба. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за сутки работы в 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове давилками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками осуществляли с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, что их верхний край находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток), и относительное количество зверьков данного вида, выраженное в процентах от общего числа добытых (индекс доминирования, %). Общий объем проведенных учетов превысил за период исследований 470 000 ловушко-суток и 8500 канавко-суток, а общее число добытых и учтенных грызунов составило более 8900 экз.

Кроме того, в одном из наиболее исследованных в экологическом отношении Кондопожском районе Карелии (на территории Гомсельгского стационара), в пределах ландшафта одного типа (сельговый среднезаболоченный с преобладанием сосняков) было выделено 4 категории коренных сосновых лесов в соответствии со степенью их фрагментации: крупные массивы (25–30 га), относительно небольшие участки (6–7 га) и совсем мелкие (по 1–2 га) островки соснового леса. Для сравнения использовались данные учетов зверьков, полученные в крупных массивах нефрагментированных сосняков заповедника «Кивач» (общей площадью около 3 тыс. га). На всех этих участках работы велись одновременно, в равных объемах и по единой методике, а сравниваемые территории разделяли всего 20 км. При этом все фрагменты сосняков обладали здесь близкими характеристиками рельефа, почв, исходного типа растительности и были окружены сходными по структуре экосистемами (производные лиственные и смешанные насаждения). Это позволило осуществить достаточно корректный сравнительный анализ данных за большой временной ряд (более 30 лет) синхронных наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рыжая полевка (***Clethrionomys glareolus* Shreb.)** – один из наиболее распространенных и многочисленных видов в населении мелких млекопитающих региона, а среди лесных грызунов и вовсе абсолютный доминант. Средний многолетний показатель его учета (табл. 1) составил за весь период наблюдений 1,54 экз. на 100 ловушко-суток (с долей уловов от всех мелких млекопитающих, равной 39,6 %, а в группе грызунов – 79,2 %). В отловах же канавками рыжая полевка значительно уступает по численности лидирующей там обыкновенной бурозубке (1,1 против 5,6 на 10 канавко-суток, с индексом доминирования 9,1 % против 46 % у бурозубки), сохраняя при этом доминирующее положение среди грызунов. Кстати, в отловах канавками ее обгоняют и другие виды землероек – средняя и малая, что объясняется, как известно, характерными особенностями разных методов учета: если ловушечный отражает в основном уровень численности зверьков, а также реакцию зверьков на приманку, то канавочный – их подвижность и характер перемещений.

Таблица 1

Сводные данные о численности и соотношении видов лесных мышевидных грызунов в Приладожье (1966–2014 годы)

Вид	Учеты ловушко-линиями			Учеты ловчими канавками		
	абсолютное число, экз.	экз. на 100 ловушко-суток	доля вида в уловах, %	абсолютное число, экз.	экз. на 10 канавко-суток	доля вида в уловах, %
Рыжая полевка	5845	1,55	79,5	871	1,1	44,0
Красная полевка	180	0,05	2,5	17	0,02	0,9
Темная полевка	1123	0,31	15,3	298	0,38	15,0
Полевка-экономка	65	0,02	0,9	41	0,05	2,0
Лесной лемминг	7	0,002	0,1	162	0,21	8,2
Лесная мышовка	131	0,03	1,7	589	0,75	29,9
Всего	7357	1,962	100,0	1978	2,51	100,0

Что же касается реакции рыжей полевки на концентрированные рубки хвойных лесов, то в целом она сугубо отрицательная. На свежих лесосеках возрастом до 1 года численность этой полевки сокращается в 5 раз. Правда, в первые 3–4 года после рубки показатель учета заметно возрастает, однако продолжает (причем в 1,5 раза) уступать таковому в старовозрастных хвойных лесах. Тем не менее через 5–6 лет после рубки численность вида восстанавливается (табл. 2). Очень сильные изменения происходят с индексом доминирования рыжей полевки, особенно при

Таблица 2

Изменение численности и соотношения фоновых видов мышевидных грызунов в коренных и трансформированных рубками леса биотопах

Биотоп	Рыжая полевка			Темная полевка			Полевка-экономка		
	I	II	III	I	II	III	I	II	II
А. Учеты на ловушко-линиях									
Сосняки зеленомошные, спелые	2,8	60	94	0,14	2,5	5	0	0	0
Ельники зеленомошные, спелые	2,8	62	98	0,02	0,4	0,7	0	0	0
Открытые вырубки	1,9	22	37	2,3	26	45	0,8	8	16
Молодняки 6–20 лет	2,9	39	66	10	14	23	0,4	5	9,1
21–40 лет	2,0	72	100	0	0	0	0	0	0
Вторичные древостои 50–70 лет	2,1	43	92	0,06	1	2,6	0,1	3	4,4
Семенные куртины	2,3	58	96	0,1	2	4,2	0	0	0
Недорубы	3,8	55	89	0,4	5	9,4	0	0	0
Экотоны (лес – вырубка)	4,7	39	55	2,9	25	34	0,9	8	10,6
В. Учеты ловчими конусами									
Сосняки зеленомошные, спелые	2,2	40	95	0,6	10	26	0	0	0
Ельники зеленомошные, спелые	1,0	27	100	0	0	0	0	0	0
Открытые вырубки	0,1	2	5	1,4	32	76	0,1	3	5,4
Молодняки 6–20 лет	0,5	9	40,6	0,6	14	49	0	0	0
20–30 лет (смешанные)	2,0	45	77	0,6	10	23	0	0	0
30–40 лет (хвойные)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Вторичные древостои 50–70 лет	1,1	24	50	0	0	0	0,2	4	9,1
Семенные куртины	1,6	23	59	0,8	14	29,6	0	0	0
Недорубы	0,7	12	70	0,2	3	20	0	0	0

Примечания. I – численность (экз. на 100 ловушко-суток – А, на 10 конусо-суток – В); II – % от улова мелких млекопитающих; III – % от улова мышевидных грызунов.

расчетах этого показателя в уловах мышевидных грызунов. Наблюдения за динамикой численности видов в биотопах сукцессионного ряда с различной давностью рубки (от 1 до 25 лет) доказали позитивную связь между этим показателем и индексом доминирования вида (коэффициент корреляции +0,95, $p = 0,05$). Учитывая высокую численность рыжей полевки в недорубах и опушечных зонах, можно констатировать, что трансформация коренных лесов и формирование мозаичного антропогенного ландшафта в целом позитивно сказываются на состоянии ее популяции.

В антропогенном ландшафте пики и депрессии численности рыжей полевки не столь четко выражены, как на заповедной территории. Здесь обычно наблюдается более быстрый рост ее поголовья в начале лета, но резкое снижение ближе к осени. Полученные данные показывают, что этот вид сравнительно легко переносит такие последствия рубок, как фрагментации хвойных лесов. Более того, в массивах сосняков экспериментальной территории (слабая степень фрагментации) численность рыжей полевки в среднем оказалась несколько выше, а коэффициент вариации – ниже, чем в нефрагментированных лесах (рис. 1). Сильная степень фрагментации (до мелких массивов) сокращает численность зверьков и нарушает ее стабильность (рост CV). Тем не менее в мелких участках сосняков (семенные куртины), даже окруженных молодняками и зарастающими вырубками с высокой долей участия других полевок, рыжая полевка абсолютно доминирует.

Реакция рыжей полевки на концентрированную рубку хвойных лесов зависит также от породного состава вырубаемого древостоя (типа леса) и характера последующей сукцессии растительности. В средней тайге (Южная Карелия) при рубке высокопроизводительных сосняков и ельников и формировании злаковых типов вырубок происходит значительное снижение численности и индекса доминирования рыжей полевки. Близкий тип изменений численности рыжей полевки характерен также для вырубок в северной тайге Карелии. Он также преобладает при рубках хвойных лесов в таежных регионах к востоку от Карелии.

На чисто злаковых очищенных вырубках (вейниково-луговиковые) обилие и индекс доминирования рыжей полевки значительно ниже, чем на заболоченных или кустарничково-злаковых лесосеках. При этом имеет значение даже способ и степень очистки лесосек. На плохо очищенных

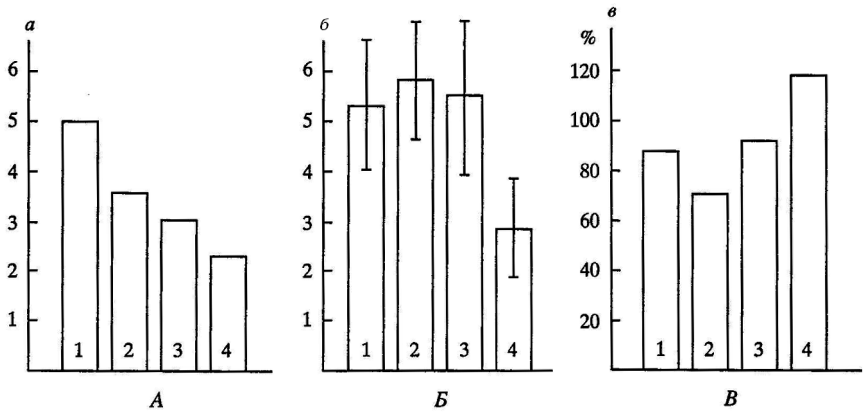


Рис. 1. Численность рыжей полевки и ее динамика в сосняках различной степени фрагментации:
А – суммарная, *Б* – среднестатистическая численность, *В* – коэффициент вариации. По осям *а, б* и *в* дана численность, экз. на 100 ловушко-суток. 1 – заповедные территории, 2 – крупные массивы (>30 га), 3 – небольшие массивы (6–7 га), 4 – мелкие выделы до 2 га

вырубках численность этого вида и представленность его в уловах зверьков выше.

Большое значение имеет также близость стены леса и наличие недорубов и семенных куртин. Заселение вырубок рыжей полевкой идет в первую очередь из недорубов, даже маленьких по площади. И в дальнейшем эти участки захламленного хвойного леса служат своеобразным «резерватом», гарантирующим сохранение популяции зверьков, особенно в годы с резкими изменениями погодных условий, увеличивающими гибель полевок в открытых стациях.

При анализе данных по изменениям численности рыжей полевки во время трехлетнего эксперимента (рис. 2) прослеживаются некоторые ее особенности, связанные с рубкой леса. Прежде всего, уровень численности вида на открытых и зарастающих лесосеках все эти годы был ниже, чем на контроле (в коренном лесу) и участках на более поздних стадиях сукцессии. При этом амплитуда многолетних колебаний численности зверьков в молодняках и недорубах, как правило, была более резко выражена, чем в зрелых сосняках. Промежуточное положение между контролем и опытом занимают 40–50-летние древостои.

Сезонная динамика численности рыжей полевки в бесснежный период в молодняках (рис. 3) характеризуется более резким, чем в контроле, нарастанием численности зверьков к июлю – августу и высоким ее уровнем в середине лета. К осени показатель учета рыжей полевки в молодняках оказывается ниже, чем в сосняке-зеленомошнике. Снижение же численности зверьков в молодняках в период межсезонья, возможно, связано с ухудшением экологических условий в этом биотопе в переходные периоды.

На открытой злаковой вырубке рыжие полевки отсутствовали в начале сезона, но в небольшом количестве появлялись к осени (молодые расселяющиеся животные).

Анализ возрастной структуры населения показывает, что с увеличением давности рубки доля зимовавших особей возрастает от 0 на вырубках до 33 % в сомкнутых молодняках (что, возможно, связано со снижением здесь зимней смертности зверьков). Сомкнутые древостои вообще характеризуются более высокой долей зимовавших рыжих полевок (17,2–33,3 %), чем открытые вырубки

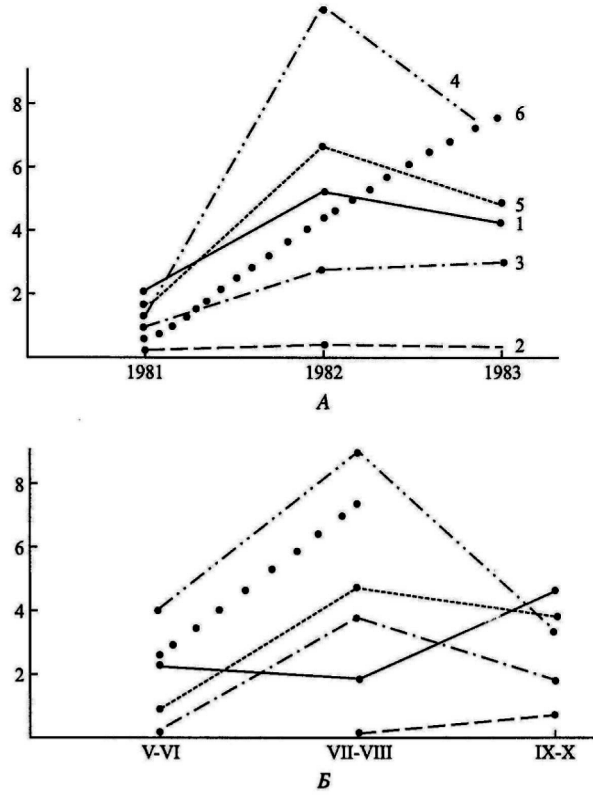


Рис. 2. Изменение численности рыжей полевки, экз. на 100 ловушко-суток (ось ординат) в различных биотопах по годам (*А*) и в течение бесснежного периода (*Б*): 1 – сосняк зеленомошный, 2 – открытая вырубка, 3 – молодняк 6–15 лет, 4 – молодняк 16–20 лет, 5 – древостой 50–70 лет, 6 – недорубы и семенные куртины

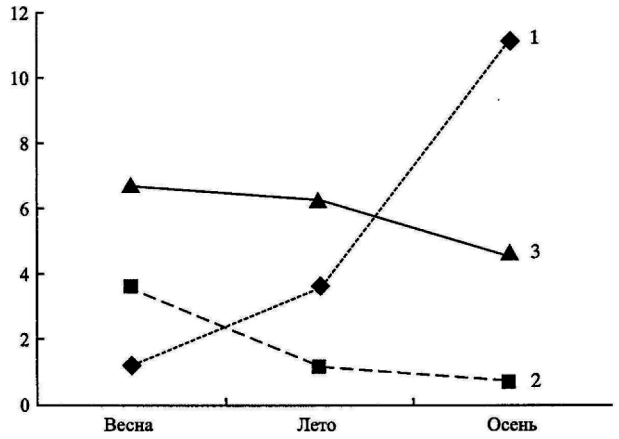


Рис. 3. Сезонные изменения численности (в экз. на 100 ловушко-суток) фоновых видов полевок на одной из вырубок (средние многолетние данные): 1 – рыжая полевка, 2 – темная полевка, 3 – полевка-экономка

и молодняки 5–10 лет (0–7,6 %). Доля участвующих в размножении самок (из числа прибылых ранних выводков) в молодняках выше, но снижение численности вида к концу сезона может указывать на повышенную смертность зверьков или перемещение части животных в коренные хвойные леса.

Статистически достоверное преобладание самцов среди прибылых зверьков отмечено только в недорубах и семенных куртинах. Очевидно, это связано с тем, что именно в эти биотопы мигрирует наиболее подвижная часть популяции, тем более, что среди взрослых особей (составляющих почти 30 % всех отловленных в недорубах рыжих полевок) преобладают самки (около 55 %). Средняя величина выводка у рыжих полевок несколько выше в стациях с благоприятными условиями жизни – молодняки 16–20 лет, старовозрастные сосняки, вторичные древостои 40–50 лет.

Анализ данных по другим регионам показал, что сходная реакция рыжей полевки (как и большинства остальных представителей наших лесных полевок) на сплошную рубку леса наблюдается и в других частях лесной зоны Европейской России [15], [24], а также в Швеции [31] и Польше [29].

Таким образом, в первые годы после концентрированной рубки леса происходит снижение численности и доминирования рыжей полевки, особенно заметное на злаковых вырубках. В дальнейшем, по мере восстановления лесной растительности, численность вида возрастает. Лишь в жердняках (древостои возрастом 20–40 лет) отмечен минимальный показатель численности рыжей полевки при высоком индексе доминирования в отловах грызунов. Амплитуда колебаний численности вида в смежные годы, а также от весны к лету и осени в молодняках была несколько выше, чем на контроле (старовозрастные сосняки). Сохранение при рубке семенных куртин, недорубов, а также успешное лесовосстановление способствуют более быстрому заселению вырубок рыжей полевкой, особенно при формировании незлаковых типов лесосек и оставлении на них порубочных остатков.

Красная полевка (*Clethrionomys rutillus* Pall.). По нашим данным, современная область распространения этого вида, повсеместно тяготеющего к темнохвойным лесам, по-прежнему охватывает всю территорию Восточной Фенноскандии, но с начала 1970-х годов красная полевка стала здесь чрезвычайно редким видом и встречается не каждый год и главным образом спорадически. Особенно сильно сократилась численность этого вида в последние десятилетия. Если каких-то 30–40 лет назад красная полевка достаточно регулярно встречалась и в Карелии [7], и в Финляндии [33], правда, в основном в виде немногочисленных и разрозненных мозаичных поселений, то теперь сборы и вовсе ограничиваются случайными поимками единичных особей (заповедник «Кивач», дер. Гомсельга, Каскеснаволок и Карку). Аналогичная тенденция к отступлению этого вида на исходные позиции к востоку прослеживается и в Финляндии [31]. Все это позволяет однозначно подтвердить изложенное нами ранее мнение [18], согласно которому по крайней мере юг Финляндии и юго-запад Карелии уже не входят в область сплошного ареала красной полевки. Выяснена и одна из причин ее отступления на восток. У красной полевки как сибирского вида, проявляющего явное предпочтение к спелым темнохвойным лесам, она больше, чем у других видов мелких грызунов, связана с весьма характерными для нашего региона широкомасштабными промышленными рубками коренных хвойных древостоев (табл. 3).

Тем не менее главную и непосредственную причину современной крайне низкой и чрезвычайно изменчивой численности красной полевки на всей территории Восточной Фенноскандии следует искать не столько в значительном сокращении площадей коренных хвойных лесов, сколько в самой непростой истории расселения этого сибирского вида на запад, а также в его неоднозначных взаимоотношениях с доминирующим в Европе аборигеном – рыжей полевкой, о чем еще полвека назад писала Н. В. Башенина [3]. Не исключено также, что былое активное расселение вида на запад, сменившееся недавно таким же массовым отступлением к востоку, связано и с многократно описанными нами [9], [10], [11] весьма характерными популяционными процессами, протекающими на периферии видовых ареалов, приводящими к формированию там областей с минимальной плотностью дисперсно распределенного и весьма неустойчивого по годам населения животных. Так, быстрый рост численности и пространственное расширение

Таблица 3

Численность красной полевки в коренных и трансформированных сплошными рубками биотопах средней тайги Восточной Фенноскандии

Биотоп	Учеты ловушко-линиями			Учеты ловчими канавками		
	число ловушко-суток	экз. на 100 ловушко-суток	доля вида в уловах, %	число канавко-суток	экз. на 10 канавко-суток	доля вида в уловах, %
Спелые сосняки-зеленомошники	7640	–	–	58	0,2	10,0
Спелые ельники-зеленомошники	3795	0,02	0,8	13	–	–
Открытые вырубки (от 1 до 5 лет)	7030	0,01	0,2	77	0,5	32,0
Молодняки:						
6–20 лет	9551	–	–	127	0,2	14,0
20–40 лет	3004	2,0	70,0	36	0,2	10,0
Вторичные лиственные и смешанные леса	4841	–	–	18	–	–
Семенные куртины	1140	–	–	46	0,3	14,0
Недорубы	1655	0,06	0,4	35	0,06	3,0

центральных популяций политипического вида, приведшие когда-то к перенаселению и массовой эмиграции зверьков за границы ареала, могли смениться восстановлением оптимальной плотности и полной потерей стимула к выселению за границы ареала. Возможно и совместное действие названных факторов.

Переходя к вопросу о влиянии на популяции красной полевки системы интенсивного промышленного лесопользования, следует подчеркнуть, что, как уже указывалось, среди объектов нашего исследования этот вид наиболее чувствителен к воздействию промышленных рубок и, соответственно, лучше других отвечает понятию «вид – индикатор крупных массивов хвойных лесов» (см. табл. 3). Предпочитая почти исключительно коренные темнохвойные лесные массивы и избегая любых вторичных растительных формаций, красная полевка должна быть отнесена к типичному лесному виду с однозначной отрицательной реакцией на происходящие процессы.

Темная полевка (*Microtus agrestis* L.). В изученном регионе, где этот вид находится на северной периферии ареала, по численности и доминированию в населении лесных мышевидных грызунов он занимает твердое второе место,

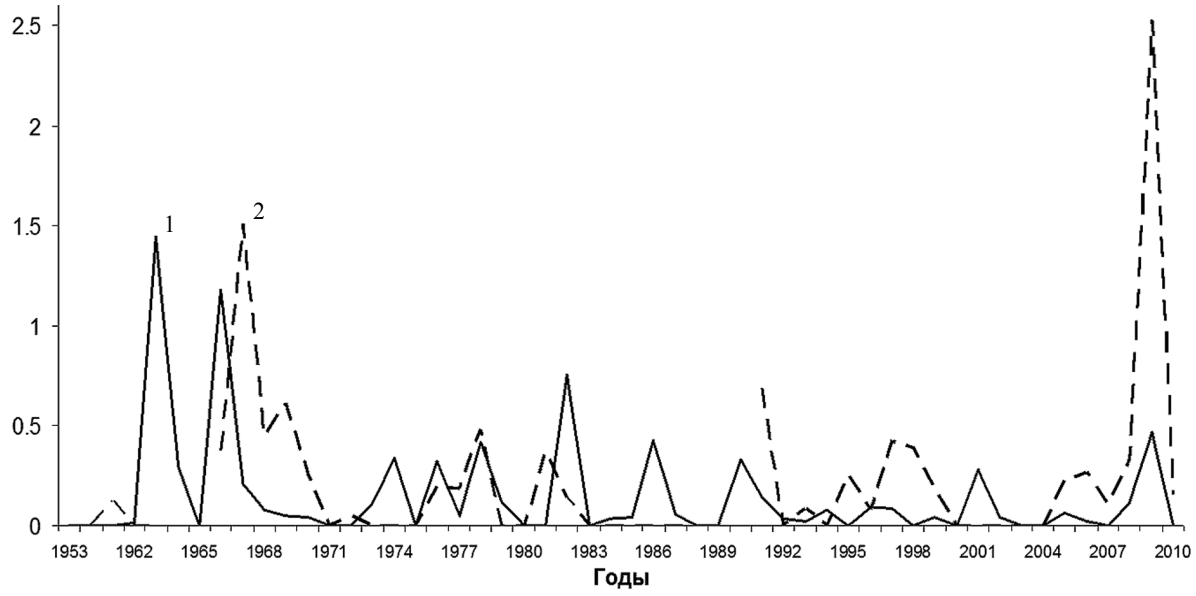


Рис. 4. Динамика численности темной полевки в Карелии по данным учетов ловушко-линиями (1; экз. на 100 ловушко-суток) и канавками (2; экз. на 10 канавко-суток)

уступая лишь рыжей полевке. Результаты учетов показали, что его численность колеблется по годам в пределах 0,01–2,0 (рис. 4) и составляет в среднем за все годы учетов (1958–2015) 0,33 экз. на 100 ловушко-суток (7,6 % в уловах ловушками) (см. табл. 1). Канавочные учеты этого вида дали средний показатель 0,38 экз. на 10 канавко-суток (индекс доминирования 3,2 %) с колебаниями от 0 до 1,6 (0–12,7 %). Сопоставление этих данных с соответствующими показателями учетов численности вида в других частях ареала [2], [5], [17], [22] позволяет говорить о сравнительно невысокой плотности населения вида, характерной для Восточной Фенноскандии, особенно в его северной части. Это можно объяснить сужением экологического ареала темной полевки вблизи северной границы распространения и, в частности, более тесной ее связью с антропогенным ландшафтом, который занимает здесь весьма ограниченные площади.

Вместе с тем рассматриваемый вид заселяет территорию региона неравномерно. Наибольшая его численность отмечена в местах, сильно затронутых хозяйственной деятельностью человека, а на севере и востоке ареала он встречается спорадически и обычно в небольшом количестве. Особенности биотопической приуроченности темной полевки отражают данные табл. 2. В исследованном регионе она наиболее многочисленна в сельскохозяйственных угодьях и по окраинам населенных пунктов, а также на зарастающих лесосеках с неубранными стволами поваленных деревьев, обрубками бревен, разбросанными порубочными остатками, хворостом и гниющими пнями. Довольно часто встречается также на сырых луговинах, по захламленным опушкам травяных хвойных и лиственных лесов, по краям болот, в лиственном и смешанном мелколесье и т. п. В пределах этих местообитаний она выбирает влажные захламленные участки с зарослями высоких травянистых растений и кустарников. В южных частях региона темная полевка распространена более равномерно и населяет многие лесные стации, хотя и с меньшей плотностью, чем луговые и полевые угодья. На севере же она более стенотопна и встречается главным образом в экотонных участках – на лесосеках, по обочинам дорог и в сельскохозяйственных угодьях, избегая закрытых стаций и особенно монотонных хвойных насаждений.

Характер стациального размещения зависит также от сезона и численности зверьков (см. рис. 3). В годы наиболее высоких пиков (1951, 1957, 1963, 1966, 1967, 1982, 1990, 2009) население полевок широко растекается и они встречаются почти во всех биотопах. В большей степени это характерно для молодых расселяющихся зверьков, тогда как зимовавшие более консервативны и придерживаются лишь наиболее благоприятных мест обитания. Совершенно иная картина наблюдается при стойких депрессиях численности (1953–1960, 1970–1972, 1979–1981, 1991–1996, 2000–2008). В этих случаях популяция состоит из отдельных разрозненных поселений, приуроченных к стациям переживания, которыми в наших условиях служат поросшие кустарником и высоким разнотравьем и сильно захламленные каменные гряды, межи и прочие «неудобные земли» на полях и сенокосах. В небольшом количестве они также сохраняются на посевах трав, опушках, лесных полянах, молодых вырубках и в понижениях, где есть заросли кустарников, высокий травостой и ягодники.

Сезонные изменения биотопического размещения темной полевки сводятся в основном к перераспределению численности. Весной и в начале лета плотность населения полевок минимальная, и зверьки концентрируются в немногих лучших местообитаниях, чаще всего в пределах антропогенного ландшафта, по травяным опушкам и лесным пожням. Летом отдельные поселения постепенно сливаются и зверьки более или менее равномерно заселяют все подходящие биотопы. Осенью эта дисперсия особенно хорошо выражена, но к зиме полевки вновь концентрируются в немногочисленных поселениях и их распространение приобретает очаговый характер. В это время они часто отлавливаются в стогах, на усадьбах и в хозяйственных постройках, безраздельно господствуя в населении мелких млекопитающих антропогенного ландшафта. Таким образом, зимой, весной и в начале лета, а также во все сезоны в годы стойких депрессий численности для темных полевок Восточной Фенноскандии характерен мозаичный тип поселений, а в июле–октябре – диффузный, равномерный. И поскольку перестройка типа поселения носит здесь как сезонный, так и годовой циклический характер при сохранении сети постоянных элементарных поселений, свойственный данной популяции тип пространственной структуры можно по классификации [25], [26] отнести к пульсирующему.

Особого внимания заслуживает вопрос о территориальных отношениях темной полевки с полевкой-экономкой. На сырых лугах, в мелколесье по берегам водоемов, на болотах и сырых участках антропогенного ландшафта их экологические ниши наиболее полно совпадают, что ведет к конкуренции. В наиболее яркой форме территориальный антагонизм, приводящий к четкой пространственной разобщенности этих двух видов, мы наблюдали в 1960–1990-х годах в окрестностях полевых стационаров в Прионежском (агробаза Института биологии КарНЦ РАН) и Питкярантском (дер. Карку) районах Карелии. В более благоприятных, влажных, с густым и сочным травостоем, местах здесь всегда количественно преобладала более крупная и сильная полевка-экономка, а в более сухих и менее кормных – темная полевка. Вместе с тем отчетливая

территориальная конкуренция и вызванное ею количественное доминирование экономки были заметны в основном лишь в годы ее высокой численности, а в остальное время зверьки обоих видов вполне мирно уживались и одинаково часто отлавливались в одних и тех же местах. К аналогичному выводу о зависимости биотопического распределения темной полевки от численности экономки как более сильного конкурента приходит по наблюдениям в Северной Финляндии и Дж. Таст [35], [36]. Так, по его данным, в годы высокой численности экономки темная полевка исчезает почти из всех антропогенных местообитаний и большинства торфяников, а во время очень высоких пиков – даже из светлых травянистых лесов. Между тем в годы низкой численности экономки темная полевка вновь занимает эти места обитания и живет бок о бок с немногочисленными особями вида-конкурента.

Согласно проведенным исследованиям [18], отношение темной полевки к сплошным концентрированным рубкам леса в целом гораздо терпимее, чем других обитателей таежных экосистем. В отдельных биотопах сукцессионного ряда (вырубки, особенно злаковых типов) она составляет до 45 % (учеты давилками) – 76 % (учеты канавками, см. табл. 2). Анализ данных многолетних учетов показывает, что на вырубках происходит заметное увеличение численности темной полевки, создающей здесь в течение нескольких лет основной фон населения мышевидных грызунов. В последующие годы по мере восстановления древесного полога и угнетения нижних ярусов растительности обилие и индекс доминирования темной полевки постепенно сокращаются. Коэффициент корреляции между давностью рубки (от 1–2 до 25 лет) и индексом доминирования вида составил –0,95 ($p < 0,05$), то есть изменения идут в противоположном по сравнению с рыжей полевкой направлении. Характер взаимоотношений темной и рыжей полевок, демонстрирующих совершенно разную реакцию на рубку леса, неоднократно обсуждался в литературе. При этом предполагалась возможность конкуренции между этими видами на ранних стадиях вторичной сукцессии лесных экосистем [31], [33]. По материалам исследований в Финляндии [35], [36], рыжая полевка может испытывать конкурентное давление со стороны темной полевки, особенно в годы высокой численности последней. Не исключая конкуренцию, определяющим фактором мы все же считаем резкое изменение экологических условий на вырубках, дающее временное преимущество темной полевке. В Карелии летом это типично зеленоядный вид, зимой в его рационе значительное место занимают кора и побеги древесных пород [7]. Увеличение фитомассы травянистых кормов и количества подроста на вырубках благоприятно сказывается на кормовой базе и, соответственно, на обилии темной полевки. Нами установлена достоверная корреляционная связь между фитомассой травяно-кустарничкового яруса растительности и численностью темной полевки (+0,89, $p < 0,01$). В дальнейшем восстановление лесной среды в процессе вторичной сукцессии растительности ведет к ухудшению экологических условий для темной полевки. В результате преимущество получает рыжая полевка, которая вновь занимает лидирующее положение среди населения лесных грызунов.

Подснежные учеты зверьков в феврале на открытой злаковой вырубке и в сосняке-зеленомошнике показали, что темная полевка в период высокой численности предпочитает селиться на открытых вырубках не только летом, но и зимой (1,3 экз. на 100 ловушко-суток, 21 % в уловах мелких млекопитающих). Однако доминирование темной полевки в отловах грызунов характерно только для территории злаковых (луговиковых, вейниково-луговиковых) вырубок. Правда, они составляют значительную часть всех вырубок региона [18].

На вырубках иных типов темная полевка может не преобладать в уловах, хотя ее обилие и индекс доминирования здесь повышаются. Очевидно, только типом растительности на вырубках и можно объяснить некоторые закономерные географические различия численности и доминирования определенных видов мелких млекопитающих в разных регионах таежной зоны России. В одних регионах доминирует темная полевка (или другие представители рода *Microtus*), в других наблюдается только рост ее численности при сохранении доминирования за лесными (рыжими) полевками. Вполне естественно, что разные исследователи выбирали в качестве контроля различные типы леса, а в качестве опыта – разные типы вырубок. Не исключено, что в пределах разных регионов может наблюдаться широкий спектр различных реакций одного и того же вида животного на рубку леса, в зависимости от характера лесного биоценоза, типа вырубки, почв, рельефа и др., как это и установлено нами в Восточной Фенноскандии.

Темная полевка хорошо приспособлена к жизни на вырубках. В годы пиков численности она активно осваивает не только оптимальные для нее злаковые (вейниково-луговиковые) вырубки, но и заболоченные, осоково-сфагновые (в том числе зимой). По нашим наблюдениям, на злаковых вырубках зимой полевки устраивают подснежные гнезда в центральной части дернины злаков, постепенно выедают живые части растений, а отмершие стебли и листья используют как теплоизолятор. Летом зверьки устраивают норы в заросших травянистой растительностью отвалах почвы из-под гусениц трелевочных тракторов. Почва здесь рыхлая, она как бы приподнята над остальной поверхностью. В условиях повышен-

ного поверхностного стока на открытых лесосеках такие норы практически не затопляются.

Численность темной полевки на вырубках испытывает не столь сильные колебания по годам, как в спелых сосняках (коэффициент вариации СУ соответственно 107 и 188 %). Летне-осенняя численность этого вида на вырубках обычно в 5–10 раз превышает весеннюю, при этом особенно быстрый рост происходит в первой половине лета (в среднем за 11 лет наблюдений – девятикратный). Впрочем, бывают и исключения из этого правила. На одном из экспериментальных участков вырубки (злаковый тип, очистка – сбор порубочных остатков в валы и кучи, есть лесные культуры ели) было зафиксировано значительное, в 4 раза, сокращение численности темной полевки от весны к осени. Однако это, скорее всего, было связано с отмеченной здесь достаточно высокой численностью других видов полевок – экономки и рыжей. При этом последняя, в отличие от темной, не только не сократила численность к концу бесснежного сезона, а напротив, увеличила ее в 8 раз. В этих условиях темная полевка смогла достичь достаточно высокой численности только на краю вырубки – на границе с лесом, что для данного вида в целом нехарактерно. Это можно объяснить не чем иным, как вытеснением темной полевки с территории вырубки другими видами полевок – экономкой и рыжей, что косвенно подтверждает вероятность обострения их конкурентных отношений при высокой численности последних.

В сомкнутых древостоях по краю вырубок (хвойные недорубы, участки частоствольных молодняков) темная полевка встречается не постоянно и в небольшом количестве, в основном лишь в годы пиков численности и ближе к осени, в периоды массового расселения молодых. Антропогенная трансформация ландшафта в целом позитивно сказывается на состоянии ее популяций, ее численность здесь значительно выше, чем в крупных массивах не затронутых рубками хвойных лесов. В среднем за 11 лет исследования превышение достигло семикратной величины, а в слабо фрагментированных сосняках – даже десятикратной. Помимо прочего, это связано и с более благоприятной для успешного воспроизводства возрастной структурой обитающего на вырубках поголовья: в период массового размножения зимовавшие и половозрелые прибылые зверьки составляли здесь до половины всего населения, тогда как в сомкнутых хвойных насаждениях их либо не было вовсе, либо их количество не превышало 10 %; остальные 90 % представляли лишь молодые расселяющиеся животные. Таким образом, в условиях периферии ареала вырубки служат для популяции темных полевок важнейшей стацией размножения. Недаром именно здесь, на вырубках, было отловлено подавляющее большинство (84 %) беременных самок этого вида.

Итак, вызванная массовыми рубками фрагментация хвойных лесов и формирование мозаичного антропогенного ландшафта, в целом, позитивный для темной полевки процесс. Особенно благоприятно сказываются на существовании этого вида формирующиеся на хорошо очищенных лесосеках злаковые вырубки, составляющие наряду с сельхозугодьями основные места его обитания в Восточной Фенноскандии. В этих условиях темная полевка проявляет себя как типичный обитатель открытых пространств, хорошо приспособленный к освоению и заселению злаковых вырубок. Выполняя важнейшую функцию первопоселенца, необходимого первичного звена в осуществлении процесса лесовосстановления, этот вид при благоприятных условиях (очистка лесосек, отсутствие конкурентов, мощный травяно-кустарничковый ярус) может достигать очень высокой численности (в отдельные годы – до 18–20 экз. на 100 ловушко-суток) и тем самым подготавливает условия для дальнейшего заселения вырубок другими видами животных, и прежде всего хищниками-миофагами – лесной куницей, горностаем, лисицей, лесным хорьком и др. В дальнейшем, по мере восстановления лесной растительности и формирования исконной таежной фауны, происходит снижение как численности, так и индекса доминирования темной полевки и на смену ей приходят новые, более характерные обитатели спелого леса: рыжие полевки, землеройки-бурозубки, а также целый ряд более крупных охотничьих видов, таких как летяга, белка, лесная куница, заяц-беляк, рысь, барсук, медведь, лось и т. д.

Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) – весьма характерный представитель мышевидных грызунов Карелии. Однако по уровню численности этот вид значительно уступает здесь большинству его популяций из других частей видового ареала. Средний многолетний (1956–2015) показатель учетов этого вида в Карелии составил 0,28 экз. на 100 ловушко-суток и 0,12 на 10 канавко-суток (см. табл. 1), тогда как в средней полосе и в южнотаежной зоне России полученные результаты учетов этого вида превышают их в 5 и даже 10 раз [14]. Лишь в Ленинградской и Свердловской областях, а также в Латвии и Белоруссии полевка-экономка столь же малочисленна, как и в Карелии [1], [19], [21].

Низкий уровень численности вида на территории таежного Северо-Запада России можно связать с ограниченным распространением подходящих биотопов и малой их кормностью. Травянистые болота и поросшие осокой берега лесных водоемов – основные места обитания полевки-экономки в таежной зоне [14] – занимают в Карелии незначительные площади (в большинстве здесь преобладают бедные травянистой

растительностью моховые болота). Сочная водно-болотная растительность, представленная в основном редкими зарослями, тянущимися узким пунктиром вдоль ручьев, таежных речек и по берегам травянистых озер, способна прокормить сравнительно небольшое поголовье зверьков. Росту их численности препятствуют также резкие перепады уровня воды, ведущие к сокращению кормности и ремизности угодий.

В условиях Карелии, как и всего ареала, полевка-экономка – один из наиболее стенотопных видов мелких грызунов. Она предпочитает увлажненные участки, приуроченные к берегам водоемов, сырые ольшаники, луга, осоково-пушициевые кочкарники, заросли кустарников по границе с моховыми болотами и, особенно, лиственное мелколесье в долинах рек и ручьев. В этих стациях она преимущественно и ловилась (табл. 4). По гидрофильности полевка-экономка близка к водяной полевке, но в отличие от нее редко селится у открытой воды и часто встречается в глубине леса, придерживаясь влажных и сильно захламленных участков. В целом же характерная черта биотопического размещения экономки – практическое отсутствие ее в сомкнутых хвойных древостоях, даже в сильно фрагментированных (см. табл. 2). Численность экономки была здесь значительно стабильнее, чем во втором по численности этого вида биотопе – несомкнутом лиственном молодняке на злаковой вырубке (коэффициент вариации 129 % против 346 % соответственно).

В дальнейшем, по мере старения вырубки, численность полевки-экономки продолжает оставаться довольно высокой (рис. 5). Этим она отличается от темной полевки, которая на данной вырубке исчезала уже через 5 лет. Более того, полевка-экономка не только быстро восстановила численность после глубокой депрессии всего населения мелких млекопитающих, но и усилила свои позиции в группе мышевидных грызунов. Одной из причин этого можно считать «подпитку» населения экономки на вырубке иммигрантами из ближайших мест – пойменных ивняков и заливного луга с мощным травяно-кустарничковым ярусом.

Таким образом, сплошные концентрированные рубки леса могут весьма позитивно сказываться на численности и распространении даже такого стенотопного вида, как полевка-экономка, особенно в тех случаях, когда свежие вырубки появляются вблизи источников расселения (пойменные луга, ивняки и др.). На таких участках численность экономок в отдельные годы достигала весьма высоких показателей (до 14 экз. на 100 ловушко-суток). При этом экономки вполне успешно выдерживают совместное обитание с другими видами лесных полевок (рыжая, темная). Учитывая, что в этих условиях экономки могут заселять вырубки довольно продолжительное время (по крайней мере 8–10 лет), можно предполагать, что промышленное освоение лесов за последние полвека увеличило размеры территории, заселенной экономкой, прежде всего за счет

Таблица 4

Биотопическое размещение лесной мышовки в Карелии

Биотоп	Число ловушко-суток / канавко-суток	Добыто зверьков	На 100 ловушко-суток / на 10 канавко-суток	% от улова	Коэффициент верности биотопу
Учет ловушками					
Сосняки лишайниковые	9390	4	0,04	3,42	+0,33
Сосняки зеленомошные	52788	22	0,04	1,69	+0,44
Ельники зеленомошные и травяно-зеленомошные	104521	24	0,02	0,78	–0,64
Лиственные и смешанные леса	96064	27	0,03	0,81	–0,18
Лиственное мелколесье	34150	2	0,01	0,15	–0,73
Зарастающие вырубки	24494	7	0,03	0,53	+0,65
Луга и другие сельскохозяйственные угодья	30916	8	0,03	0,68	–0,02
Всего	352323	94			
Учет канавками					
Сосняки лишайниковые	110	3	0,27	2,9	–0,13
Сосняки зеленомошные	3990	311	0,78	7,77	+0,05
Ельники зеленомошные и травяно-зеленомошные	1104	41	0,37	2,70	–0,5
Лиственные и смешанные леса	478	12	0,25	1,78	–0,19
Лиственное мелколесье	1670	56	0,34	3,34	–0,05
Зарастающие вырубки	86	1	0,12	2,00	–0,36
Луга и другие сельскохозяйственные угодья	402	12	0,30	2,50	–0,13
Всего	7840	436			

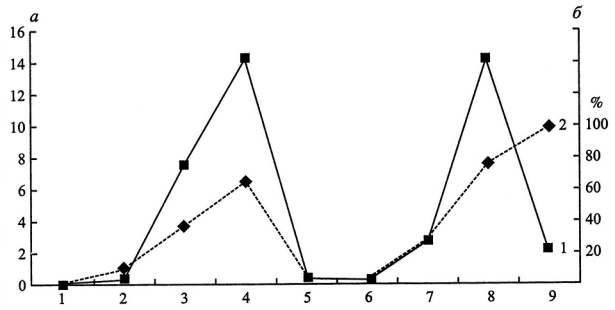


Рис. 5. Изменения численности (1) и индекс доминирования (2) полевки-экономки в связи с давностью рубки. По оси абсцисс – давность рубки, лет; по оси ординат *а* – численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат *б* – индекс доминирования, %

примыкающих к прибрежным местообитаниям открытых и зарастающих вырубок.

Сезонные и годовые изменения биотопического размещения полевки-экономки в условиях Карелии не очень значительны. Это связано с общим низким уровнем численности зверьков, сосредотачивающихся обычно в немногих оптимальных стациях переживания. Кроме того, весенние затопления, служащие во многих местах главной причиной сезонных перемещений полевки-экономки [14], [35], [36] и др., не достигают в Карелии значительных масштабов и играют второстепенную роль. Во второй половине лета экономки становятся более эвритопными и заселяют большее число стаций, а зимой и в начале вегетационного периода, как и вообще в годы низкой численности, сосредотачиваются в немногих наиболее благоприятных местах.

Особо следует сказать об отношении полевки-экономки к сельскохозяйственным и другим окультуренным участкам. Вопреки установившемуся в литературе мнению о синантропизме только сибирских экономок и отсутствии этой особенности у полевок, населяющих европейскую часть России [14], в Карелии полевки-экономки весьма охотно селятся на огородах, засеянных полях и сенокосных лугах, расположенных у водоемов, а поздней осенью и весной часто попадаются в стогах сена и различных постройках человека. По свидетельству Дж. Таста [35], [36], еще более синантропны полевки-экономки Лапландии. Здесь они являются типичными обитателями культурного ландшафта и замещают отсутствующих в местных поселках крыс и мышей. В то же время вырубок, даже сырых, они в условиях Лапландии явно избегают.

В целом для полевок-экономок Карелии характерен мозаичный тип поселений, представляющих обычно ленточные вкрапления, приуроченные к долинам рек, сырым низинам и заболоченным берегам травянистых озер. Поскольку мозаичный тип поселения в данном случае отличается стабильностью и образован устойчивыми мерусами (термин В. Е. Флинта), можно говорить об инсулярном типе пространственной структуры популяции полевок-экономок Карелии [25], [26].

Ранее мы уже указывали на характерные различия в биотопическом размещении полевки-экономки и темной полевки, обусловленные их конкурентными отношениями. В Карелии это проявляется в своеобразном разграничении сфер влияния. Полевка-экономка, как более сильный и стенотопный вид, выбирает лучшие, более влажные и захламленные, участки с богатым травяным покровом и зарослями кустарника, а темная – менее требовательная к местообитанию – расселяется значительно шире, не избегая сухих с однообразной растительностью мест, в том числе травяных лесов на водоразделах. О территориальной конкуренции этих видов в зоне березовых лесов, где их экологические ниши наиболее полно совпадают, пишет, по наблюдениям в Северной Финляндии, Дж. Таст [35], [36].

Многолетняя динамика численности полевки-экономки показана по данным двух видов учета – ловушками и канавками. При этом выявлена совершенно уникальная картина: стабильно низкая численность вида на протяжении 60-летнего периода при наличии всего одного, но зато чрезвычайно высокого ее подъема в 1963 году. В этот год величина уловов превысила средние многолетние показатели почти в 40 раз, тогда как за все остальное время колебания численности экономки не превышали 2–3-кратной величины. Напомним, что тот же 1963 год был рекордным по отловам и для многих других видов мелких млекопитающих Карелии, в том числе доминирующих по всему региону – обыкновенной бурозубки и рыжей полевки [7]. Сходство в характере популяционной динамики у полевки-экономки и рыжей полевки отмечал также А. Н. Формозов [27], однако он усматривал и существенные отличия. Такие отличия есть и в Карелии. Они касаются в основном амплитуды колебаний численности, более широкой у полевки-экономки, и количества подъемов, более частых у рыжей полевки. Еще менее синхронны изменения численности экономки и темной полевки. Так, у темной полевки наивысшая численность за все годы исследований зарегистрирована в 1968 году при полной депрессии численности полевки-экономки, а у последней – в 1963 году, когда численность темной полевки также заметно возросла. Если присовокупить к этому территориальную разобщенность двух названных видов (они занимают или разные биотопы, или разные участки биотопа), то причины описанных явлений следует искать в конкурентных отношениях между ними. Эту точку зрения одним из первых высказал А. Н. Формозов: «...очевидно, два вида лесных серых полевок, сходных по величине и привязанности к травянистым местам леса, являются антагонистами и делят между собой сход-

ные биотопы, избегая близкого соседства одна с другой» [27: 56].

Лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.) – единственный представитель надсемейства тушканчикообразных, обитающий преимущественно в таежной зоне, значительно севернее своих более теплолюбивых сородичей. Распространена лесная мышовка только в южной половине исследуемого региона, приблизительно до широты г. Беломорска (64°30'), при этом в большинстве пунктов наблюдений она немногочисленна. В среднем в наших сборах мышевидных грызунов на ее долю приходится 7,7 % (четвертое место по численности), но эта величина зависит от способа отлова: при учетах канавками она значительно возрастает (29,9 %), а при учетах давилками – падает (1,7 %). Средний многолетний показатель учета в южной Карелии – 0,03 экз. на 100 ловушко-суток и 0,75 на 10 канавко-суток (см. табл. 1). Таким образом, в Карелии, расположенной у северо-западных границ распространения лесной мышовки, численность этого вида ниже, чем в большинстве других мест ареала [16], [28].

Различается численность мышовки и в пределах изучаемого региона. Так, в северных районах Карелии в отловах ловушками этот вид вообще отсутствует, в центральных показатель его численности составляет 0,01 экз. на 100 ловушко-суток (доля в отловах мелких млекопитающих 0,2 % и 0,2 на 10 канавко-суток (1,3 %), а в южных 0,03 (0,9 %) и 0,75 (6,2 %) соответственно. Показатели обилия вида изменяются и в зависимости от ландшафтных условий района и года исследований. Например, в учетах мелких млекопитающих в северо-восточном Приладожье доля лесной мышовки колебалась в сборах канавками от 0 в 1967, 1989 и 2004 годах до 18,3, 21,4 и 34,3 % в 1980, 2000 и 2002 годах. В учетах ловушко-линиями показатель относительной численности мышовок варьировал в том же регионе от 0 до 5,9 %. В самом восточном, Пудожском, районе Карелии индекс обилия зверьков этого вида менялся при учетах канавкам от 0 до 2,7 %, ловушками – от 0 до 0,9 %. В южном, Лахденпохском, районе в июне – сентябре 1951 года сотрудник лаборатории зоологии Карельского филиала АН СССР С. А. Орлова поймала в ловушки 155 лесных мышовок, что от общего числа отловленных грызунов составило 21,8 %. Таким образом, по направлению к югу и юго-востоку Карелии плотность популяции лесной мышовки заметно увеличивается.

В условиях Восточной Фенноскандии лесная мышовка обитает в разных биотопах (см. табл. 4), но тяготеет к лиственным насаждениям, придерживаясь разреженных участков с богатым травяным ярусом и достаточным количеством убежищ в виде старых пней, куч валежника, упавших стволов и т. д. Не избегает она и хвойных, в особенности сосновых, лесов, но концентрируется здесь по опушкам, долинам ручьев и другим увлажненным участкам с богатым лиственным подлеском и хорошим травостоем. Явное предпочтение, судя по коэффициенту верности биотопу, оказывает этот вид черничным, багульниково-черничным и зеленомошным соснякам, хотя оптимальными для лесных грызунов эти биотопы не назовешь, прежде всего вследствие однообразной и неустойчивой кормовой базы. Правда, это относится к растительным кормовым ресурсам, менее важным для насекомоядных мышовок, предпочитающих животный корм, а он здесь в избытке. К тому же представители данного вида почти не сталкиваются в этих местообитаниях с пищевой конкуренцией со стороны других насекомоядных видов мелких млекопитающих (таких как землеройки-бурозубки, например), в той или иной мере избегающих биотопы данного типа.

Свежие вырубки мышовки заселяют неохотно, но со второго-третьего года по мере зарастания лиственными молодняками на лесосеках складываются более благоприятные, хотя и нестабильные защитные и кормовые условия, и эти биотопы становятся для мышовок более привлекательными. По данным наших учетов, численность мышовок на зарастающих вырубках в несколько раз превышает таковую в спелых сосняках (0,3 на 10 канавко-суток и 0,07 на 100 ловушко-суток против 0,06 и 0,03 соответственно). При этом индекс доминирования этого вида возрастает на лесосеках в 6, тогда как в коренных лесах всего в 2 раза. Как и следовало ожидать, особенно сильное увеличение численности и доли участия мышовки в уловах зафиксировано во вторичных лиственных и смешанных лесах.

Как показали исследования, лесная мышовка охотнее заселяет увлажненные участки злаковых вырубок, а также хорошо прогреваемые лесосеки на грядах (сельгах) с многочисленными выходами скальных пород, но избегает заболоченных осоково-сфагновых лесосек. Из возобновляющихся молодняков 16–20 лет она отдает предпочтение как неоднородным, смешанным насаждениям, так и монотонным лиственным и хвойным лесам. Гетерогенность биоценоза, появление осветленных участков в результате рубок ухода и собранные в кучи порубочные остатки привлекают зверьков. Таким образом, омоложение лесов в результате их интенсивной эксплуатации, как и формирование на вырубках лиственных и смешанных молодняков, способствует росту численности лесной мышовки, показатель учета которой в трансформированных рубками лесонасаждениях выше, чем в спелых хвойных лесах.

Согласно полученным данным (см. табл. 4), к лиственным и смешанным лесам, по крайней мере в условиях северной периферии ареала, мышовка достаточно индифферентна, и это несмотря на богатый травяной покров, разнообразие

растительной и животной пищи, обилие валежника и старых пней, что для других видов мелких млекопитающих делает эти формации более привлекательными, чем коренные древостои. Не привлекают мышовок и зеленомошные ельники, хотя именно этот биотоп занимает по численности других мелких млекопитающих одно из первых мест. Половина пойманных в ельниках лесных мышовок оказались сеголетками, тогда как в других типах местообитаний доля последних не превышала 30 %. И если для большинства других представителей Micromammalia зеленомошные и травяно-зеленомошные ельники вполне могут рассматриваться в качестве стаций переживания, то для лесной мышовки они служат скорее стацией расселения молодняка после периода массового размножения вида.

На лугах, пашнях и других сельскохозяйственных угодьях представители данного вида отлавливаются в основном во второй половине лета, во время массового расселения молодняка, но иногда живут здесь постоянно на участках возле межей и каменных гряд, поросших кустарником и молодыми деревцами. Тяготение лесных мышовок к зарастающим вырубкам и гарям и другим компонентам культурного ландшафта – сенокосным лугам, кустарникам с полянами трав по берегам ручьев и речек, а также к разнообразным лиственным и смешанным лесным насаждениям, где они преимущественно придерживаются разреженных участков с богатым травяным ярусом на влажной, но не слишком сырой почве, с достаточным количеством убежищ в виде старых пней, куч валежника и пр., отмечается по всему ареалу вида. Именно эти биотопы обеспечивают наилучшие для зверьков экологические условия и характеризуются более высокой и устойчивой численностью популяции.

Лесной лемминг (*Myopus shisticolor* Lill.). Этот везде малочисленный вид даже при стационарных исследованиях фиксируется в регионе не ежегодно. Средний многолетний показатель численности составляет для Карелии (см. табл. 1) 0,002 экз. на 100 ловушко-суток (0,1 % в уловах грызунов) и 0,2 экз. на 10 канавко-суток (8,2 %). В сравнении с данными из других частей ареала эти показатели выглядят невысокими. Основные местообитания – хвойные зеленомошные леса, преимущественно ельники и, несколько меньше, сосняки. При этом главную роль играет присутствие зеленых мхов и развитие моховой подушки, а сомкнутость и состав древостоя, дренированность почвы, освещенность, наличие подлеска и т. п. отступают на второй план. Менее благоприятные экологические условия находят лемминги в лиственных и смешанных лесах, зарастающих кустарником луговинах, в лиственном мелколесье. Даже в годы подъема численности они не живут здесь постоянно, а появляются только в период расселения молодняка. Совершенно не ловились лесные лемминги в лишайниковых и скальных сосняках, на открытых вырубках и по окраинам болот. В то же время в Карелии не менее важными стациями, чем ельники, служат для лесного лемминга зеленомошные сосняки, особенно с мощным моховым и кустарничковым покровом. На севере же высокая численность леммингов наблюдается в местообитаниях с полным доминированием сосняков. В сильно трансформированном рубками ландшафте лемминги ловились достаточно регулярно, причем особенно часто в сосняке черничном и даже на краях заболоченной вырубки.

Характерной чертой экологии вида, как известно, является относительно небольшая подвижность животных, стремление ограничить свою деятельность небольшим участком с оптимальными кормовыми и защитными свойствами. Отсюда кружевной характер распределения зверьков в пределах биотопа и редкая их отлавливаемость вне периода расселения. Малую подвижность лемминги компенсируют активной деятельностью в границах небольшой территории. Здесь во множестве встречаются тропинки и ходы, прогрызенные в моховой подстилке, характерные поеди и покопки, помет и т. п.

Наши исследования убедительно показывают, что сохранение малочисленной, но стабильной, как в нашем случае, популяции лесного лемминга возможно даже при глубокой антропогенной трансформации ландшафта, но при непременном условии сохранения на вырубках небольших массивов хвойных лесов с мощным моховым и кустарничковым ярусом.

АНАЛИЗ И ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, как показывают результаты исследований, непосредственно после рубки численность и число видов мелких млекопитающих резко сокращаются (на свежих вырубках отлавливались единичные рыжие полевки, но и те – ближе к периферии лесосек и возле недорубов). Однако уже со 2-го года численность и видовое разнообразие зверьков существенно возрастают, достигая через 3–4 года после рубки значительно более высоких, чем до проведения рубок, значений. Как уже упоминалось, после сплошной рубки на лесосеках практически не остается постоянного населения зверьков. Возможно лишь посещение и временная концентрация их возле куч порубочных остатков. Неудивительно поэтому, что отловы мышевидных грызунов на свежей вырубке (~6 месяцев) в Кондопожском районе вообще не давали никаких результатов, за исключением ловушек, поставленных непосредственно в крупные кучи порубочных остатков. В итоге здесь пятью ловушками за 2 суток отловили всего несколько рыжих полевок. Вполне очевидно, что эти зверьки представляли часть небольшого населения данного вида, постоянно обитавшего

в спелом ельнике черничном еще до рубки. Зверьки питались в основном семенами из еловых шишек с крон и ветвей срубленных деревьев, собранных в кучи. При этом на вырубке с практически уничтоженным травяно-кустарничковым ярусом других источников корма не было. Такая же ситуация наблюдалась на свежих вырубках на западе Карелии (окрестности д. Совдозеро, Суоярвский р-н) и в центральной части республики (окрестности д. Крошнозеро, Пряжинский р-н).

Имеет значение и степень (интенсивность) очистки лесосек. Как показали наблюдения, при очистке слабой интенсивности, с оставлением порубочных остатков на месте в кучах и валах, видовое разнообразие зверьков в первые 2–3 года после рубки восстанавливалось быстрее и в среднем было несколько выше, чем на вырубках с полной очисткой. В случаях, когда сохраняются отдельные участки леса (недорубы, семенные куртины), они могут служить временным пристанищем для лесных млекопитающих и даже пунктами их последующей вторичной иммиграции, но вряд ли – источниками этой иммиграции. Последнее утверждение основывается на результатах стационарных исследований, где под нашим наблюдением находилась территория сосняка черничного как в течение 3 лет до, так и в течение 8 лет после сплошной его вырубки.

В первые месяцы после рубки зверьки на открытых участках отсутствовали, однако их численность в небольшом по площади недорубе (1000 м^2) составляла около 25 экз. на 100 ловушко-суток. В основном это были рыжие полевки, численность которых оставалась высокой даже на 2-й год после рубки. Однако на 3-й год (к весне) ситуация резко изменилась: рыжая полевка исчезла, ее место заняли темная полевка и экономка, причем с гораздо меньшей численностью, чем на окружающих недорубы лесосеках. Таким образом, если говорить о собственно недорубах, каковыми являются, как правило, небольшие по площади участки тонкомера ели и неликвидной лиственной древесины, то их значение в качестве объектов поселения и сохранения аборигенной лесной териофауны весьма невелико. Однако свое значение они имеют как объекты первоочередного заселения при последующей вторичной иммиграции лесных млекопитающих, идущей, как правило, от стены крупных лесных массивов.

На фоне недорубов особое значение приобретают семенные куртины хвойных пород. В ходе стационарных исследований зафиксировано четкое отличие структуры биоценотических группировок мелких грызунов в крупных семенных куртинах сосны от таковой на окружающих куртины вырубках. В частности, доля лесных видов (и прежде всего рыжей полевки) оказалась здесь выше, чем на окружающих лесосеках. Более того, на территории одной из наиболее крупных семенных куртин – объекта наших постоянных наблюдений – зафиксировано немногочисленное, но, по-видимому, постоянное поселение лесного лемминга – типично таежного, сибирского вида.

Наиболее активными иммигрантами свежих вырубок оказались молодые серые полевки. В начале лета в центре одной из находившихся под наблюдением свежих вырубок в давилки и конусы попалось несколько молодых (неразмножающихся) полевок-экономок. Здесь в ходе рубки был практически полностью уничтожен травяно-кустарничковый ярус растительности, отсутствовали источники корма, до ближайшей стены леса было не менее 400 м. Таким образом, процесс заселения вырубок в первые годы после рубки зависит от нескольких факторов, в том числе наличия куч порубочных остатков, недорубов, а также близости спелого леса. Немаловажную роль играет скорость восстановления растительности, которая, в свою очередь, зависит от гидрологического режима, рельефа, плодородия почв. При глубоких нарушениях напочвенного покрова, огневой очистке, а также их заболачивании, на фоне бедных непродуктивных почв повторное заселение вырубок может значительно замедляться.

Как следует из наблюдений на стационарах, основными источниками иммиграции мелких грызунов являются массивы невырубленных суходольных и пойменных (водоохранных) лесов. Мелкие же недорубы в основном имеют значение лишь как объекты первичного заселения, но отнюдь не как источники массовой иммиграции. Однако крупные семенные куртины уже на ранних этапах заселения вполне могут обеспечивать сохранение поселений таких видов, как рыжая полевка и лесной лемминг.

Вторая стадия – собственно открытые (необлесившиеся) вырубки, с давностью рубки от 1 до 5–7 лет. Здесь формируется травяно-кустарничковый ярус растительности, который может достигать значительного развития, особенно на злаковых вырубках. Часто наблюдается активное плодоношение ягодных кустарничков, особенно на микроповышениях и периферии вырубок. Открытые вырубки характеризуются специфичным температурным режимом и влажностью приземных слоев воздуха, спецификой снежного покрова. Создаются в целом благоприятные, хотя и менее стабильные, чем в хвойных лесах, условия среды обитания для мелких зверьков, численность и видовое разнообразие которых здесь гораздо выше, чем под пологом спелых хвойных лесов (см. табл. 2).

В целом численность мелких лесных грызунов на открытых и зарастающих вырубках значительно выше, чем в спелых хвойных насаждениях, и превышает средние по биотопам значения. Наиболее сильные изменения численности в первые 10 лет после рубки характерны для популяций двух основных видов полевок – рыжей и темной,

составляющих основу уловов мышевидных грызунов на злаковых вырубках. Это подтверждается результатами более чем десятилетних исследований на сплошной злаковой (вейниково-луговиковой) вырубке площадью 8 га. Ценность таких наблюдений повышалась благодаря находящемуся в непосредственной близости почти идеальному контролю – крупному (более 20 га) массиву спелых сосняков зеленомошной группы, которые соответствовали вырубленному массиву сосняков. Учеты в сосняке проводились параллельно и с использованием точно таких же методов, как и в опыте (вырубка). В итоге удалось проследить весь процесс трансформации биоценотических группировок мелких млекопитающих в течение первого десятилетия после рубки, то есть в период наиболее сильных изменений. В течение первых 7–8 лет основной фон населения вырубки составляла темная полевка, которая определяла и характер волн флуктуации численности зверьков. В процессе восстановления лесной растительности происходила постепенная сдача позиций темной полевкой и их завоевание рыжей.

Наиболее значительные изменения структуры населения мышевидных грызунов произошли после депрессии 1988 года, то есть через 9 лет после рубки. В дальнейшем восстановление лесной среды в процессе вторичной сукцессии приводит к ухудшению экологических условий для темной полевки. В результате преимущество вновь получает рыжая полевка, которая занимает лидирующее положение по обилию и доле участия в уловах мышевидных грызунов. Фактически с полным основанием можно говорить о сукцессии биоценотических группировок мышевидных грызунов как составной части лесных экосистем на вырубках.

Процессы аналогичного характера (на начальном этапе – рост численности серых полевок, а затем спад и завоевание доминирующих позиций лесными полевками рода *Clethrinomys*) зафиксированы и в ряде других регионов таежного Севера Европейской России [2], [15], а также в Скандинавии [31]. Однако есть и особенности, в том числе связанные с различным отношением рыжей и темной полевок к опушкам. В итоге создается впечатление, что первая из них активно мигрирует на вырубку, а часть населения второй вытесняется на периферию вырубки конкурентом, то есть полевкой-экономкой, обилие которой на лесосеке в несколько раз выше средней.

Выявленные различия в спектре и соотношении населяющих различные биотопы видов становятся еще очевиднее при сопоставлении средней бурозубки, рыжей и темной полевок. Для последних двух видов соотношение обилия в сравниваемых местообитаниях прямо противоположно: для рыжей полевки зафиксировано почти десятикратное превосходство численности в сосняках (над вырубками), для темной же – наоборот. Так, рыжая полевка абсолютно доминирует в уловах мышевидных грызунов в сосняке (88 %), темная полевка – на вырубке (97 %).

Установлено также, что структуру населения млекопитающих ранних стадий сукцессии леса определяет и тип вырубки. Последний же зависит от комплекса экологических условий формирования фитоценоза после рубки: рельефа, типа почв, гидрологических характеристик, исходного типа лесного биогеоценоза. Еще полвека назад основатель динамической типологии лесов И. С. Мелехов справедливо отмечал, что специфика структуры фитоценозов на вырубках различных типов должна влиять и на состав населяющих эти вырубки позвоночных животных. Между тем структура биоценотических группировок и особенности динамики численности млекопитающих на вырубках разных типов в сравнительном аспекте не изучены. Те немногие работы, которые имеются, написаны по материалам, полученным в основном на вырубках из-под ельников, для регионов же сосновых лесов подобных работ нет вообще.

Не менее важно ответить на вопрос о том, различаются ли по населению мелких млекопитающих вырубки различных типов. В наших исследованиях наиболее полно представлены 3 типа вырубок, население которых сравнивалось на протяжении 11 лет в ходе массовых учетов мелких зверьков, проводимых одновременно в течение 3 сезонов (весна, лето, осень) и в равных объемах (рис. 6). В итоге установлено, что все три типа вырубок существенно различаются между собой по численности мелких млекопитающих, ее динамике и соотношению видов. Так, численность мелких млекопитающих на вейниково-луговиковой вырубке выше, чем на луговиково-кустарничковой и осоково-сфагновой, соответственно в 1,5 и 3 раза. При этом во всех трех случаях доминирует темная полевка, однако доля участия этого вида, как и других видов в уловах, резко меняется в зависимости от типа вырубки.

В итоге полученные нами данные позволяют с уверенностью говорить о специфике биоценотических группировок вырубок разных типов в период их активного формирования, в частности в первые 6–8 лет после рубки. Более того, формирование характерных фитоценозов на вырубках разных типов определяет специфику биоценотических группировок млекопитающих и на этих вырубках, и на участках формирующихся здесь молодняков (см. табл. 2). Иными словами, еще задолго до рубки за счет своеобразия типа вырубаемого леса задаются и особенности сукцессии биоценотических группировок мелких грызунов.

Отчетлива и смена доминантов: если в коренном сосновом лесу постоянно численно доминирует рыжая полевка, то на вырубке преобладают представители рода серых полевок (темная или экономка). Между тем все вырубки Южной Каре-

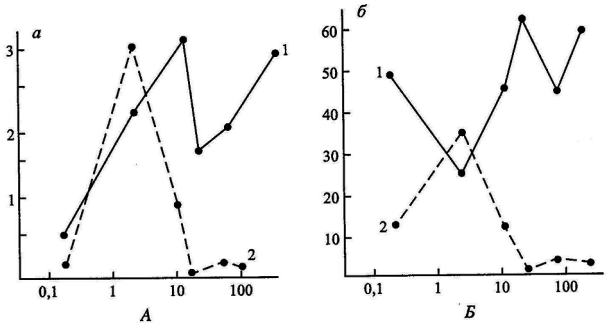


Рис. 6. Изменение численности (*А*) и индекса доминирования (*Б*) лесных (1) и серых (2) полевок в процессе восстановления экосистемы после рубки сосняков.
По оси абсцисс дана давность рубки (годы) в шкале десятичных логарифмов, по оси ординат *а* – численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат *б* – индекс доминирования, %

лии, где в отловах грызунов доминировала рыжая полевка, появились на месте рубок ельников (или соседствовали с ними). Характерно, что все они были захламлены и слабо очищены от порубочных остатков, тогда как злаковые вырубки, где доминировала, например, темная полевка, были хорошо очищены. Возможно, именно эти факторы повлияли и на видовой состав полевок. Что же касается злаковых вырубок, то они нормально функционируют не в качестве временных, а как своего рода резервные стации мышевидных грызунов. Высокая численность последних (особенно представителей рода *Microtus*) обеспечивает дополнительную гарантию выживания популяций как хищников (миофаги), так и их жертв (полевки) в условиях нестабильного климата таежной зоны Восточной Фенноскандии. Последнее положение подтверждается и тем, что в отдельные, нестандартные по погодным условиям годы мы фиксировали довольно высокую зимнюю численность полевок именно на вырубках (при почти нулевой численности в окружающих лесах). Есть и промежуточные варианты, например сравнительно небольшие изменения, касающиеся конкретных соотношений видов при сохранении основных доминантов.

Тем не менее в рамках этого широкого спектра можно выделить ряд общих закономерностей. При сплошной рубке высокопроизводительных сосновых лесов в средней и южной тайге Восточной Фенноскандии, особенно сосняков черничных и чернично-травяных, а также сосново-еловых лесов, сопровождающейся формированием злаковых вырубок с мощным травянистым ярусом, наблюдается отчетливая смена видов мышевидных грызунов (см. рис. 6). Она характеризуется сменой доминанта (рыжая полевка) в хвойном лесу на представителей рода *Microtus* на вырубке (темная полевка, полевка-экономка). Обычно доминирование нового вида сохраняется 6–8 лет после рубки, а в отдельных случаях, при задержке лесовозобновления, и дольше. Характерный пример – вырубка Восточная Гомсельгского стационара, где население рыжей полевки полностью сменилось на популяцию темной, причем первая практически исчезла в первые 3–4 года после рубки. Аналогичные изменения могут происходить при рубке ельников, особенно в случае формирования злаковых вырубок.

Гораздо реже происходит смена видов в рамках рода *Clethrionomys*. При рубке же низкопроизводительных сухих и заболоченных сосняков (лишайниковых, долгомошных, осоково-сфагновых) и их пирогенных вариантов никакой смены видов вообще не происходит, как не наблюдается и сколько-нибудь заметного роста численности. При рубке сосняков зеленомошных невысокой производительности (IV–V классы бонитета) и формировании кустарничково-зеленомошных вырубок и их пирогенных вариантов (кустарничково-зеленомошных, кустарничково-зеленомошных паловых, кипрейно-паловых) смены доминирующих видов полевок также не происходит, хотя могут наблюдаться изменения в их соотношении (например, увеличение доли *Microtus*) и одновременно увеличение численности и доли в уловах малой бурозубки и лесной мышовки. Тем не менее прежний доминант (рыжая полевка) сохраняется. Такая ситуация характерна для сосняков зеленомошной группы северной тайги Восточной Фенноскандии и хвойных лесов таежной зоны Русской равнины [18]. Мозаичность ландшафта, структура и состав соседствующих со свежей вырубкой биоценозов могут существенно влиять на последующие изменения в структуре группировок мелких млекопитающих. Как удалось установить в процессе стационарных исследований, наличие совершенно разных источников иммиграции полевок несомненно определяет как четкое доминирование темной полевки в одном случае, так и стойкое преобладание полевки-экономки в другом случае, когда расстояние между обоими объектами всего 4 км.

Лесохозяйственные мероприятия на вырубках существенно влияют на характер и скорость сукцессионных процессов, протекающих в биотопических группировках мелких млекопитающих. Оставление порубочных остатков на месте в кучах и валах, а также создание лесных культур хвойных пород, как это произошло на одном из объектов стационарных наблюдений (вырубка Западная), обеспечило сравнительно более высокую долю участия рыжей полевки и сократило период доминирования представителя рода *Microtus*. Формирование же мощного травяного покрова на хорошо очищенной злаковой вырубке (Восточная) определило полное и довольно длительное доминирование представителя серых полевок.

В группе землероек после рубки леса в абсолютном большинстве случаев мы констатируем лишь некоторое перераспределение доли участия видов (например, некоторое увеличение этого по-

казателя для малой бурозубки). В исключительных случаях (заболоченная вырубка экспериментальной территории) есть основания говорить и о смене видов землероек.

Таким образом, на сплошных открытых (необлесившихся) вырубках наблюдается общее увеличение численности мелких млекопитающих, а также перераспределение видов в пользу представителей открытых стаций (полевки рода *Microtus*). Вырубки очень динамичны по экологическим условиям, численности и видовому составу мелких млекопитающих. На структуру их населения влияют давность рубки, тип вырубки, конфигурация и площадь лесосек, породный состав вырубленного древостоя. Обычно вырубки характеризуются менее стабильным населением зверьков, демонстрирующих здесь более резкие колебания численности по годам и в течение сезона по сравнению со спелыми сосняками-зеленомошниками, хотя средний показатель учета на вырубках выше. Это справедливо как для мелких млекопитающих в целом, так и для отдельных экологических групп (землеройки, мышевидные грызуны).

Установленные выше закономерности подтверждают выявленную ранее зависимость направления вторичной сукцессии лесных фитоценозов от комплекса ландшафтных условий конкретной территории того или иного типа ландшафта. Помимо чисто теоретического значения этот вывод имеет и прогностический аспект: зная комплекс ландшафтных условий конкретной территории (коренная формация, доминирующий тип коренного биогеоценоза, степень заболоченности территории, рельеф, почвенные и гидрологические условия, степень мозаичности местообитаний), можно с высокой долей вероятности предвидеть ход последующих после рубки хвойных лесов изменений в структуре биоценотических группировок и численности мелких млекопитающих. Учитывая важное лесохозяйственное значение, например, темной полевки на вырубках Восточной Фенноскандии, возможность такого прогноза имеет серьезное практическое значение.

Итак, фрагментация коренных хвойных лесов, как один из начальных этапов антропогенной трансформации, приводит к кардинальным изменениям в динамике населения мелких лесных грызунов. Дальнейшая радикальная трансформация лесов, и прежде всего сплошные рубки, вызывают не менее значительные изменения популяций, касающиеся как уровня численности, так и ее многолетней динамики. Исследования показывают, что общая численность зверьков в трансформированных биотопах в среднем достоверно выше, чем в контроле, но менее стабильна. Размах многолетних колебаний на вырубках и в молодняках также гораздо больше, чем в спелых сосняках (соответственно 2,5; 3 и 1,9-кратные изменения).

В целом же популяционные волны мелких млекопитающих на вырубках и в коренных сосняках довольно синхронны, хотя годы отдельных пиков и депрессий могут и не совпадать (например, 1984 и 1991 годы). Более того, в отдельные нестандартные по погодным условиям периоды вырубки могут выполнять роль стаций переживания.

В процессе почти полувековых комплексных исследований удалось выявить определенную специфику трендов изменений численности и смены доминантов мелких млекопитающих после сплошной рубки коренных лесов разных типов. При этом в таежных лесах Восточной Фенноскандии один и тот же тип фитоценоза в разных ландшафтных условиях может иметь разную направленность вторичной сукцессии. Помимо структуры растительности, на специфику сукцессии биоценотических группировок мелких млекопитающих после рубки хвойных лесов констелляционное воздействие может оказывать целый ряд факторов: ландшафтные условия местности (например, характер рельефа), особенности вторичной сукцессии фитоценоза на вырубках различных типов, место территории в ареале рассматриваемых видов, способ рубки и очистки лесосек и др. В результате выявляется довольно широкий спектр вариантов трансформации биоценотических группировок зверьков после рубки лесов разных типов: от полной смены доминирующих видов (фактически полная сукцессия видового состава) до полного отсутствия такой ротации, а также экологические факторы, контролирующие этот процесс.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айрапетьянц А. Э. Насекомоядные и грызуны // Звери Ленинградской области. Л., 1970. С. 150–165.
2. Ануфриев В. М. Темная (пашенная) полевка // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Ч. 1. СПб.: Наука, 1994. С. 254–263.
3. Башенина Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Ученые записки Пермского педагогического института. 1968. Т. 52. С. 3–44.
4. Ельшин С. В., Каратаев А. Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВТО. М.: Наука, 1988. С. 275–276.
5. Жигарев И. А. Мелкие млекопитающие рекреационных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 2004. 232 с.
6. Заблоцкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Труды Приокско-Террасного заповедника. 1957. Вып. 1. С. 170–240.

7. Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
8. Ивантер Э. В. Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Приладожья // Фауна и экология млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 72–99.
9. Ивантер Э. В. К разработке концепции периферических популяций политипического вида // Популяционная экология животных. Томск: Изд-во ТГУ, 2006. С. 32–46.
10. Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида как форпосты эволюционного процесса // Чарльз Дарвин и современная наука. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 276–282.
11. Ивантер Э. В. Еще раз о периферических популяциях политипического вида и их роли в микроэволюционном процессе // Теоретические проблемы экологии и эволюции, VI. Любищевские чтения. Тольятти: Кассандра, 2015. С. 150–154.
12. Ивантер Э. В., Макаров А. И. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 272 с.
13. Калинин М. В. Экология охотничьих зверей и птиц сосновых вырубок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1973. 23 с.
14. Карасева Е. В. Экологические особенности млекопитающих – носителей лептоспиры и их роль в природных очагах лептоспироза // Фауна и экология грызунов. Вып. 10. М., 1971. С. 45–53.
15. Керзина М. Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–304.
16. Кулик И. Л., Тупикова Н. В., Никитина Н. А., Карасева Е. В., Суворова Л. Г. Материалы по экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 1968. Т. 10. С. 146–160.
17. Куприянова И. Ф. Биотопические группировки мелких млекопитающих и динамика их числовых взаимоотношений на юге Архангельской области // Фауна и экология позвоночных животных. М.: Изд-во МГПИ, 1978. С. 114–130.
18. Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.
19. Лапинь И. М. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитающих Латвийской ССР. Рига, 1963. 135 с.
20. Ларин Б. А. Влияние интенсивных рубок леса на продуктивность охотничьих угодий // Труды ВНИО. 1955. Вып. 14. С. 137–144.
21. Михолап О. Н., Терехович В. Ф. Динамика численности мышевидных грызунов в лесных биотопах Белоруссии // Экология позвоночных животных Белоруссии. Минск, 1965. С. 34–41.
22. Попов И. Ю. Структура и динамика населения мелких млекопитающих в связи с сукцессиями растительности в Европейской южной тайге: Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1998. 17 с.
23. Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М.: Прогресс, 1979. 232 с
24. Турьева В. В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменения под влиянием рубок // Труды Коми филиала АН СССР. 1956. Вып. 4. С. 112–115.
25. Флинт В. Е. Типы пространственной структуры у мелких млекопитающих // Популяционная структура вида у млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 161–163.
26. Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 182 с.
27. Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Материалы по грызунам. М.: Изд-во МОИП, 1948. № 3. С. 3–110.
28. Шенброт Г. И., Соколов В. Е., Гептнер В. Г., Ковальская Ю. М. Тушканчикообразные. Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: Наука, 1995. 573 с.
29. Banach F., Kozakewicz M. Tentative comparison of small mammals communities in poor pine stand of various // Bull. Acad. Poll. Sci. Ser. Sci. boil. 1980. Vol. 28. № 1–2. P. 43–48.
30. Glowacinski Z. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of a cultivated pine forest // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. boil. 1979. Vol. 27. № 3. P. 169–177.
31. Henttonen H., Kaikusalo A., Past J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 581–590.
32. Keith J. S., Smith D. J., Morris J. K. Dynamics of snowshoe hare population in fragmented habitat // Canad. J. Zool. 1993. Vol. 71. P. 1385–1392.
33. Larsson N. Small rodent abundance in relation to reforestation measures and natural habitat variables in Northen Sweden // Bull. OEPP. 1977. Vol. 7. № 2. P. 397–409.
34. Pernetta J. C. Population ecology of British shrews in grass lands // AZctatheriologica. 1977. Vol. 22. P. 279–296.
35. Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), Northern Finland // Suomal. Tiedeakat. Timituks. 1968. S. A. Vol. 4. № 136. P. 24.
36. Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconoimus* (Pall.) in man-made habitats in Finland // Ann. Zool. Fenn. Vol. 5. P. 62–72.

Ivanter E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Kurkhinen Yu. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Moiseeva E. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

ON THE IMPACT OF ANTROPOGENIC TRANSFORMATION OF TAIGA ECOSYSTEMS ON FOREST RODENTS

Multiple characteristic changes in the structure and numerical strength of the forest rodents under the influence of intensive forest cutting were revealed on the territory of Eastern Fennoscandia as a result of the long-term (1958–2015 years) stationary and

expeditionary research. The general patterns of the impact of industrial forest exploitation on the structure of the habitat, quantity, spatial distribution, and ecological characteristics of small rodents in the region were analyzed. It was established that concentrated tree cutting practices lead to the reduction of some forest species; decrease in the population strength in different species; transition to erratic changes in the rodents' numerical strength with subsequent, deep and long-term population depressions; development of unstable mosaic spatial distributions; and sharp decrease in the reproduction level.

Key words: rodents, population, population dynamics, transformation of the environment, habitat, reforestation, organization and population density, types of cutting, succession

REFERENCES

1. Ayrapet'yants A. E. Insectivorous and rodents [Nasekomoyadnye i gryzuny]. *Zveri Leningradskoy oblasti*. Leningrad, 1970. P. 150–165.
2. Anufriev V. M. Dark (plow) vole [Temnaya (pashennaya) polevka]. *Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie*. Vol. II. Part 1. St. Petersburg, Nauka Publ., 1994. P. 254–263.
3. Bashenina N. V. Materials on small mammals' ecology of European taiga zone [Materialy k ekologii melkikh mlekopitayushchikh zony evropeyskoy taygi]. *Uchenye zapiski Permskogo pedagogicheskogo institute* [Scientific notes of the Perm pedagogical Institute]. 1968. Vol. 52. P. 3–44.
4. El'shin S. V., Karataev A. B. Succession of forest mammals on southern taiga clearings [Suktsessii lesnykh mlekopitayushchikh na vyrubkakh yuzhnoy taygi]. *V s''ezd VTO*. Moscow, Nauka Publ., 1988. P. 275–276.
5. Zhigarev I. A. *Melkie mlekopitayushchie rekreatsionnykh lesov Podmoskov'ya* [Small mammals of Moscow region recreational forests]. Moscow, Prometey Publ., 2004. 232 p.
6. Zablotskaya L. V. Materials on the ecology of small rodents as the main species in the Prioksko-Terrasny nature reserve and adjacent forests [Materialy po ekologii osnovnykh vidov myshevidnykh gryzunov Prioksko-Terrasnogo zapovednika i smezhnykh lesov]. *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Proc. Prioksko-Terrasny nature reserve]. 1957. Issue 1. P. 170–240.
7. Ivanter E. V. *Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR* [Population ecology of small mammals of the North-West of USSR taiga]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 246 p.
8. Ivanter E. V. Ecological structure and population dynamics of small mammals in the Ladoga Lake area [Ekologicheskaya struktura i dinamika naseleniya melkikh mlekopitayushchikh Priladozh'ya]. *Fauna i ekologiya mlekopitayushchikh Severo-Zapada SSSR*. Petrozavodsk, 1983. P. 72–99.
9. Ivanter E. V. On the concept development pertaining peripheral populations of polytypic species [K razrabotke kontseptsii perifericheskikh populyatsiy politipicheskogo vida]. *Populyatsionnaya ekologiya zhivotnykh*. Tomsk, Izd-vo TGU, 2006. P. 32–46.
10. Ivanter E. V. Peripheral populations of polytypic species as outposts of the evolutionary process [Perifericheskie populyatsii politipicheskogo vida kak forposty evolyutsionnogo protsessa]. *Charl'z Darvin i sovremennaya nauka*. St. Petersburg, Nestor-Istoriya Publ., 2010. P. 276–282.
11. Ivanter E. V. Once more about polytypic species of peripheral populations and their role on the micro evolutionary process [Eshche raz o perifericheskikh populyatsiyakh politipicheskogo vida i ikh roli v mikroevolyutsionnom protsesse]. *Teoreticheskie problemy ekologii i evolyutsii, VI. Lyubishchevskie chteniya*. Tolyatti, Kassandra Publ., 2015. P. 150–154.
12. Ivanter E. V., Makarov A. I. *Territorial'naya ekologiya zemleroek-burozubok (Insectivora, Sorex)* [Territorial ecology of shrews-shrews]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2001. 272 p.
13. Kalinin M. V. *Ekologiya okhotnich'ikh zverey i ptits sosnovykh vyrubok*: *Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Ecology of hunting animals and birds of pine cuttings. The author's abstract dis. … cand. biol. sciences]. Leningrad, LGU Publ., 1973. 23 p.
14. Karaseva E. V. Ecological features of mammals – carriers of leptospires *grippotyphosa* and their role in natural centers of leptospirosis [Ekologicheskie osobennosti mlekopitayushchikh – nositeley leptospiry i ikh rol' v prirodhykh ochagakh leptospiroza]. *Fauna i ekolodiya gryzunov*. Issue 10. Moscow, 1971. P. 45–53.
15. Kerzina M. N. The impact of felling and slash areas on the formation of forest fauna [Vliyanie vyrubok i garey na formirovanie lesnoy fauny]. *Rol' zhyvotnykh v zhizni lesa*. Moscow, MGU Publ., 1956. P. 21–304.
16. Kulik I. L., Tupikova N. V., Nikitina N. A., Karaseva E. V., Suvorova L. G. Materials on the ecology of the forest mouse *Sicista betulina* [Materialy po ekologii lesnoy myshovki (Sicista betulina Pall.)]. *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU*. 1968. Vol. 10. P. 146–160.
17. Kupriyanova I. F. Habitat groups of small mammals and dynamics of its numerical relations in the South of Arkhangelsk region [Biotopicheskie gruppirovki melkikh mlekopitayushchikh i dinamika ikh chislovykh vzaimootnosheniy na yuge Arkhangel'skoy oblasti]. *Fauna i ekologiya pozvonochnykh zhivotnykh*. Moscow, Izd-vo MGPI, 1978. P. 114–130.
18. Kurkhinen Yu. P., Danilov P. I., Ivanter E. V. *Mlekopitayushchie Vostochnoy Fennoskandii v usloviyakh antropogennoy transformatsii taezhnykh ekosistem* [Mammals of Eastern Fennoscandia under conditions of taiga ecosystems anthropogenic transformation]. Moscow, Nauka Publ., 2006. 208 p.
19. Lapin' I. M. *Biologiya i parazitofauna melkikh lesnykh mlekopitayushchikh Latviyskoy SSR* [Biology and parasitofauna of small forest mammals in Latvian Soviet Socialist Republic]. Riga, 1963. 135 p.
20. Larin B. A. The effect of intensive logging on the productivity of hunting grounds [Vliyanie intensivnykh rubok lesa na produktivnost' okhotnich'ikh ugodiy]. *Trudy VNIO*. 1955. Isue 14. P. 137–144.
21. Mikholap O. N., Terekhovich V. F. Numerical dynamics of mouse rodents in forest biotopes of Belarus [Dinamika chislennosti myshevidnykh gryzunov v lesnykh biotopakh Belorussii]. *Ekologiya pozvonochnykh zhyvotnykh Belorussii*. Minsk, 1965. P. 34–41.
22. Popov I. Yu. *Struktura i dinamika naseleniya melkikh mlekopitayushchikh v svyazi s suktsessiyami rastitel'nosti v Evropeyskoy yuzhnoy tayge: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Structure and dynamics of small mammal communities in connection with the successions of vegetation in southern European taiga: Author's Abstract of candidate diss.]. Moscow, 1998. 17 p.
23. Siivonen L. Mlekopitayushchie Severnoy Evropy [Mammals of Northern Europe]. Moscow, Progress Publ., 1979. 232 p.

24. Tur'eva V. V. The fauna of mouse-like rodents of different forest types and its changes under cutting influence [Fauna myshevidnykh gryzunov razlichnykh tipov lesa i ee izmeneniya pod vliyaniem vyrubok]. *Trudy Komi filiala AS USSR*. 1956. Issue 4. P. 112–115.
25. Flint V. E. Types of spatial structure for small mammals [Tipy prostranstvennoy struktury u melkikh mlekopitayushchikh]. *Populyatsionnaya struktura vida u mlekopitayushchikh*. Moscow, MGU Publ., 1979. P. 161–163.
26. Flint V. E. *Prostranstvennaya struktura populyatsiy melkikh mlekopitayushchikh* [Spatial structure of populations of small mammals]. Moscow, Nauka Publ., 1977. 182 p.
27. Formozov A. N. Small rodents and insectivorous of Sharyinsky region of Kostroma region during 1930–1940 [Melkie gryzuny i nasekomoyadnye Shar'inskogo rayona Kostromskoy oblasti v period 1930–1940 gg.]. *Materialy po gryzunam*. Moscow, Izd-vo MOIP, 1948. № 3. P. 3–110.
28. Shenbrot G. I., Sokolov V. E., Geptner V. G., Koval'skaya Yu. M. *Tushkanchikoobraznye. Mlekopitayushchie Rossii i sopredel'nykh regionov* [Toscanamare. Mammals of Russia and adjacent regions]. Moscow, Nauka Publ., 1995. 573 p.
29. Banach F., Kozakewicz M. Tentative comparison of small mammals communities in poor pine stand of various // Bull. Acad. Poll. Sci. Ser. Sci. boil. 1980. Vol. 28. № 1–2. P. 43–48.
30. Glowacinski Z. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of the cultivated pine forest // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. boil. 1979. Vol. 27. № 3. P. 169–177.
31. Henttonen H., Kaikusalo A., Past J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 581–590.
32. Keith J. S., Smith D. J., Morris J. K. Dynamics of snowshoe hare population in fragmented habitat // Canad. J. Zool. 1993. Vol. 71. P. 1385–1392.
33. Larsson N. Small rodent abundance in relation to reforestation measures and natural habitat variables in Northen Sweden // Bull. OEPP. 1977. Vol. 7. № 2. P. 397–409.
34. Pernetta J. C. Population ecology of British shrews in grass lands // AZctatheriologica. 1977. Vol. 22. P. 279–296.
35. Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), Northern Finland // Suomal. Tiedeakat. Timituks. 1968. S. A. Vol. 4. № 136. P. 24.
36. Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconoimus* (Pall.) in man-made habitats in Finland // Ann. Zool. Fenn. Vol. 5. P. 62–72.

Поступила в редакцию 24.02.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 27–36 **Общая биология** **2016**

УДК 582.2/3; 631.466

ГАЛИНА СТАНИСЛАВОВНА АНТИПИНА
доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
antipina@petrsu.ru

УРБАНОФЛОРА ПЕТРОЗАВОДСКА: ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ ЛЕСНЫХ УЧАСТКОВ ПРИ АНТРОПОГЕННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

Рассмотрена антропогенная динамика состава и численности почвенных водорослей в ельнике черничном (город Петрозаводск). Работа проведена в малонарушенном ельнике, на вырубке, на отвалах подстилающей породы на строительной площадке в бывшем ельнике. Видовой состав определялся культуральным методом, численность клеток – при прямом просмотре почвы в слое 0–1 см, биомасса – объемно-расчетным методом. Данные приведены на 1 г абсолютно сухой почвы. Подзолистая почва ельника характеризуется стабильной альгофлорой (46 видов, из них 37 – зеленые водоросли). Выражена дифференциация состава водорослей подстилки и подзолистого горизонта, более интенсивное развитие водорослей в подстилке, чем в подзолистом горизонте (средняя численность соответственно 70,2 и 15,4 тыс. клеток, биомасса 0,02 и 0,006 мг). Динамика водорослевых сообществ определяется характером трансформации почвы ельника. На вырубке наблюдается расширение видового состава почвенных водорослей (68 видов, из них 43 – зеленые водоросли). В нарушенной почве сохраняются типичные для леса зеленые водоросли и распространяются нитчатые зеленые и синезеленые водоросли, приуроченные к обнаженным песчаным субстратам. В почве вырубки наблюдается возрастание численности водорослей в среднем до 324 тыс. клеток, биомассы – до 0,122 мг. На отвалах происходит обеднение альгофлоры (32 вида, их них 15 – зеленые водоросли). Численность водорослей на отвалах минимальная (в среднем 2,7 тыс. клеток, биомасса 0,001 мг). Всего в исследованных почвах выявлено 98 видов водорослей (*Cyanophyta* (*Cyanobacteria*) – 16, *Bacillariophyta* – 12, *Euglenophyta* – 1, *Xanthophyta* – 14, *Chlorophyta* – 55). Несмотря на наличие ряда общих видов, различие исследованных альгофлор выражено сильнее, чем их сходство. При гетерогенности и мозаичности условий, характерных для естественных и трансформированных лесных фитоценозов, в них выражен континуум почвенной альгофлоры. Он поддерживается разнообразием систематического состава, экологических групп и жизненных форм почвенных водорослей.

Ключевые слова*:* урбанофлора, урбаноальгофлора, почвенные водоросли, альгофлора лесных почв, антропогенная динамика альгофлоры

ВВЕДЕНИЕ

Флористические комплексы гидрофильных и эдафофильных водорослей территории города формируют альгофлору городской экосистемы. Почвенная альгофлора города, в свою очередь, складывается из альгоценофлор лесных, луговых, болотных, антропогенных и других участков. Обитающие в почве водоросли принадлежат к автотрофной части почвенной биоты и занимают двойственное положение в биоценозе, входя в состав как фитоценоза, так и микробоценоза [6], [29]. Включение альгологических исследований в общий контекст изучения урбанофлоры дополняет сведения о биоразнообразии растений и микроорганизмов в условиях урбаноэкосистем и расширяет наши представления об их автотрофном компоненте.

Почвы в городе развиваются под воздействием естественных факторов почвообразования, но большое влияние на их свойства оказывают антропогенные факторы [19], [32], [34]. Сегодня специалисты-альгологи вслед за флористами высших растений и микробиологами обращают внимание на такие интересные и разнообразные в экологическом плане объекты, как городские территории. Город представляет почвенным альгологам широкие возможности для развития различных аспектов почвенно-альгологических исследований в связи с большой гетерогенностью почв и антропогенных субстратов и наличием широкого диапазона местообитаний, в которых обитают водоросли, – от естественных зональных почв до полностью трансформированных субстратов – урбаноземов.

Сведения о почвенной альгофлоре городов в целом или отдельных альгоценофлор известны сегодня для ряда городов России. Это, в первую очередь, города, в которых существуют крупные почвенно-альгологические школы, – Киров и другие города Кировской области [7], [11], [12], Уфа и другие города Башкортостана [8], [10], [13], [22], [23], [26]. Опубликованы данные о почвенной альгофлоре Москвы [30], Ижевска [1], Красноярска [25], Новосибирска [20], Магнитогорска

© Антипина Г. С., 2016

[24] и др. Вместе с тем надо отметить, что для большинства городов России данные о почвенной альгофлоре отсутствуют, даже если флора высших растений их изучена подробно.

Город Петрозаводск характеризуется высокой изученностью флоры высших растений, водорослей и лишайников [21]. В последние годы исследована антропогенная динамика физических, химических, микробиологических свойств почв города [15]. Опубликованы и общие данные о почвенной альгофлоре Петрозаводска, включающей 172 вида водорослей [10], [21].

В данной работе рассмотрена антропогенная динамика видового состава и количественные характеристики альгоценозов в почвах лесных участков на территории города Петрозаводска при антропогенном воздействии (строительстве).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Почвенно-альгологические исследования выполнены в мае – сентябре 2013–2015 годов в городе Петрозаводске (южная Карелия, среднетаежная подзона). Объектами изучения видового состава и численности почвенных водорослей были участки ельников зеленомошных (черничных) на территории города (район Кукковка и его окраины), где в последние годы идет строительство жилых комплексов. Работа проведена на трех группах участков.

1) Первая – малонарушенные лесные участки, которые характеризуются сохранением древостоя, напочвенного растительного покрова и почвы. Древостой образован *Picea abies* (L.) Karst. s. l., в подлеске представлены *Sorbus aucuparia* L. и *Salix caprea* L., напочвенный покров образован зелеными мхами (*Pleurocium schreberi* (Brid.) Mitt, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G.). Почва ельников – подзол иллювиально-гумусово-железистый пылевато-песчаный на морене; лесная подстилка 2–5 см, pH сол. 3,5; подзолистый горизонт 3–7 см, pH сол. 3,8–4,0; почвообразующая порода – морена. Влажность почвы 50–60 %. Такие участки дают представление о флористическом составе и интенсивности развития почвенных водорослей в естественных лесных биотопах.

2) Вторая группа – участки ельников черничных после вырубки древостоя перед началом строительства. Для вырубки характерно нарушение напочвенного растительного покрова и почвы, перемешивание лесной подстилки и подзолистого горизонта. Влажность почвы 60–70 %.

3) Третья группа – участки строительной площадки в бывшем ельнике черничном после вырубки древостоя на стадии подготовки котлованов под фундамент. Для них характерно уничтожение напочвенного растительного покрова, переворачивание почвы, погребение верхних слоев почвы и перемещение на поверхность подстилающей породы. Исследован грунт отвалов, которые образованы оказавшейся на поверхности подстилающей породой. Для отвалов характерна сильная инсоляция и неустойчивый водный режим – от избыточного увлажнения после дождей до минимальной влажности в засушливый период. Влажность грунта 40–50 %.

Изучение видового состава выполнено при прямом просмотре свежевзятой почвы, в водных (на средах Кнопа и Громова № 6) и почвенных культурах [6]. Определение видов проводилось по выпускам серии «Определитель пресноводных водорослей СССР» [18].

Дискуссионным остается вопрос об использовании в работе той или иной системы водорослей из многих существующих в настоящее время. Отсутствие единой системы высших таксонов водорослей ставит в трудное положение автора любой альгологической работы, в которой требуется анализ флористического состава водорослей. Выбор системы – важный методический момент, так как при анализе флоры по разным системам изменяется, например, количество отделов, классов и других таксонов водорослей. Не вдаваясь в дискуссию о современных взглядах на систематику водорослей, автор придерживается системы, принятой в классических альгологических работах [18].

При рассмотрении почвенной альгофлоры был выполнен анализ апофитности, который традиционно используется во флористике высших растений. Апофитность рассматривается как способность аборигенных видов высших растений распространяться и осваивать вторичные преобразованные, в том числе антропогенные, экотопы. Высшие растения-апофиты вместе с адвентивными видами формируют синантропный компонент флоры. Оценка апофитности для водорослей приведена по наблюдениям за их развитием в субстратах с разной степенью антропогенных нарушений.

При сравнении видового состава водорослей разных почв и субстратов использован коэффициент Жаккара [27].

Жизненные формы (биоморфы) почвенных водорослей приведены по системе Э. А. Штиной и М. М. Голлербаха [29].

Количественный учет водорослей проводился по стандартной методике [16], [28]. Численность клеток определялась в поверхностном слое почвы 0–1 см в смешанных образцах с использованием метода световой (для фиксированных проб) и люминесцентной (для свежих проб) микроскопии. Определение биомассы проводилось объемно-расчетным методом. Полученные данные численности клеток и биомассы водорослей пересчитывались на 1 г абс. сухой почвы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Почвенная альгофлора зональной подзолистой почвы ельника черничного характеризуется

преобладанием зеленых водорослей (табл. 1). В подстилке и подзолистом горизонте почвы ельника доминируют монадные, коккоидные и нитчатые зеленые водоросли. Особенностью альгофлоры леса является видовое разнообразие зеленых одноклеточных монадных водорослей рода *Chlamydomonas* Ehr., (см. список видов), которые составляют до половины флористического списка. Подобный характер альгофлоры вообще свойственен кислым почвам лесов [2], [6], [17], [29], в том числе и почвам лесов Карелии [4], [28].

Таблица 1

Видовой состав почвенных водорослей

Почва и нарушенные грунты	*Cyanophyta*	*Bacillariophyta*	*Euglenophyta*	*Xanthophyta*	*Chlorophyta*	Всего видов
Лес: всего видов	5	2		2	37	46
Лес: подстилка	4	1		1	27	33
Лес: подзолистый горизонт	1	1		1	33	36
Вырубка	9	4	1	11	43	68
Отвалы	5	7		6	15	33
Всего видов	17	12	1	14	55	99

Особым субстратом для водорослей в лесных фитоценозах является напочвенный моховой покров. Дернинки зеленых мхов заселены микроскопическими одноклеточными зелеными водорослями-эпифитами, распространенными в почве, но способными существовать в аэрофильных условиях.

Специфичными для малонарушенных лесных участков являются 18 видов (см. список видов), которые выявлены только в почве леса. Индекс специфичности (доля специфических видов в составе флоры) для почвы леса составляет 0,39 (рис. 1).

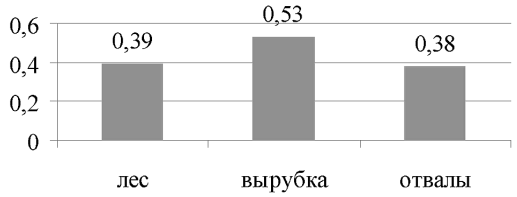


Рис. 1. Индекс специфичности почвенной альгофлоры

Для комплекса видов лесной подстилки характерно присутствие безгетероцистных нитчатых синезеленых родов *Phormidium*, *Plectonema*, которые не распространяются в подзолистый горизонт почвы. Несколько видов (6 в подстилке, 5 в подзоле) выявлены только в подстилке или только в подзолистом горизонте и не отмечены в других исследованных субстратах. Индекс специфичности для альгофлоры подстилки составляет 0,18, подзола – 0,14. В то же время из всех выявленных в лесной почве 46 видов водорослей половина – 23 вида – встречаются и в подстилке, и в подзоле (коэффициент флористического сходства Жаккара 0,5). Таким образом, в верхних слоях лесной почвы 0–10 см существует единая альгофлора, но проявляется дифференциация видового состава по почвенным горизонтам, связанная, прежде всего, с их разным световым режимом. Так на уровне микромира проявляется континуум, непрерывность и дискретность флоры, характерные и для флоры высших растений.

Около 40 % видов альгофлоры лесной почвы можно определить как виды-апофиты (рис. 2). К ним можно отнести, например, выявленные в почве леса обычные для Карелии нитчатые синезеленые (*Phormidium boryanum*), монадные (*Chlamydomonas atactogama, Ch. elliptica* и другие виды этого рода), коккоидные (*Bracteacoccus minor*, *Dictyococcus irregularis*) и нитчатые (*Chlorhormidium flaccidum*, *Gloeotila protogenita*) зеленые водоросли. Такие виды представляют антропофильный, антропотолерантный компонент почвенной микрофлоры. Следовательно, в составе почвы малонарушенных лесных участков уже присутствуют и те виды, для которых нарушение почвы будет выступать как благоприятный фактор, обеспечивая интенсивное развитие водорослей после вырубки древостоя и повреждения поверхности почвы.

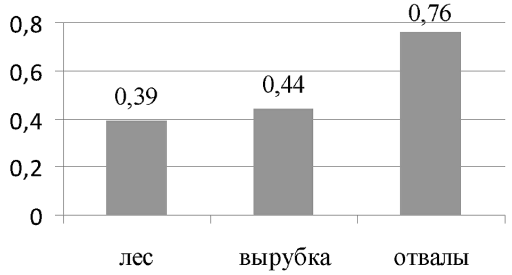


Рис. 2. Доля видов водорослей-апофитов в составе альгофлоры

Определение количественных показателей альгогруппировок показало, что водоросли более интенсивно развиваются в лесной подстилке, чем в подзолистом горизонте почвы (табл. 2), что можно объяснить лучшими условиями освещенности верхнего слоя почвы. Биомасса водорослей в лесных почвах низкая, что обусловлено преобладанием микроскопических одноклеточных водорослей; в подстилке показатели биомассы выше, чем в подзоле (в среднем соответственно 0,02 и 0,006 мг/г). Такие количественные признаки соответствуют показателям хвойных лесов северных регионов [2] и лесных почв северной Карелии [4].

Таблица 2

Численность и биомасса почвенных водорослей (в 1 г абс. сух. почвы)

Почва и нарушенные грунты	Численность, тыс. клеток	Биомасса, мг
Лес: подстилка	70,2 ± 11,3	0,021
Лес: подзолистый горизонт	15,4 ± 3,1	0,006
Вырубка	323,8 ± 28,9	0,122
Отвалы	2,7 ± 0,3	0,001

Таким образом, малонарушенные лесные участки ельников черничных отличаются преобладанием одноклеточных монадных и коккоидных зеленых водорослей, невысокой численностью и низкой биомассой водорослей, дифференциацией альгофлоры подстилки и подзола.

Вырубка древостоя приводит к нарушению лесной экосистемы. В новых условиях происходит и перестройка эдафона зональных подзолистых лесных почв, в том числе почвенной альгофлоры. Факторами, определяющими развитие водорослей в нарушенной почве вырубки, являются увеличение освещенности, снятие конкуренции со стороны мхов после уничтожения напочвенного мохового покрова, перемешивание подстилки и минеральных горизонтов почвы, формирование открытых участков почвы без высших растений.

Главной особенностью альгофлоры таких участков является расширение видового состава почвенных водорослей (см. табл. 1). Здесь происходит качественное преобразование почвенной альгофлоры за счет не только появления новых видов в составе уже существующих родов, но и представителей новых родов водорослей.

В перемешанном субстрате продолжают сохраняться, прежде всего, типичные почвенные зеленые одноклеточные коккоидные и монадные водоросли, свойственные почве ненарушенного ельника, многие из которых являются убиквистами карельских почв. Преобладание в альгофлоре вырубки зеленых водорослей объясняется их высокой устойчивостью к воздействию измененных факторов среды в новых условиях существования почвенной биоты.

Специфической особенностью нарушенных почв вырубки является развитие водорослей трех новых групп: 1. Нитчатых зеленых водорослей, приуроченных к обнаженным песчаным субстратам; 2. Нитчатых синезеленых водорослей с ослизненными талломами, в том числе азотфиксирующих гетероцистных видов; 3. Коккоидных и нитчатых желтозеленых водорослей.

Специфическими зелеными нитчатыми водорослями-эрозиофилами являются *Koliella sempervirens, Uronema confervicolum, Pleurastrum terrestre*. Эти интересные виды водорослей были отмечены и в нарушенных почвах на вырубках сосняков в северной Карелии [4]. Такие виды для севера можно рассматривать как организмы-индикаторы открытых поврежденных почв. Синезеленые азотфиксирующие представлены *Tolypothrix tenuis, Anabaena hallensis*, *A. variabibis, Calothrix clavata, C. elenkinii,* безгетероцистные формы – видами *Oscillatoria* и *Phormidium*. Комплекс желтозеленых составляют коккоидные формы родов *Botridiopsis, Chloridella, Pleurochloris* и нитчатые *Heterothrix exilis, H. stichococcoides, Tribonema vulgare*.

Расширение состава водорослей и появление новых видов отражаются в том, что именно альгофлора почвы вырубки отличается высоким индексом специфичности (0,53), то есть более половины видов (36 из 68) отмечены только на вырубке и не выявлены в лесу и на отвалах (см. рис. 1).

Общими для почвы вырубки и ненарушенного леса (всего в двух этих участках выявлено 86 видов водорослей) являются 28 видов (коэффициент флористической общности 0,33).

Изменение условий существования почвенных водорослей на вырубке по сравнению с ельником обеспечивает и расширение альгофлоры за счет новых видов водорослей, осваивающих возникшие экологические ниши. Здесь возникают благоприятные условия для развития водорослей-апофитов: к этой группе относятся 30 из 68 видов (доля видов водорослей-апофитов в составе флоры 0,44) (см. рис. 2). Такие виды характеризуются устойчивостью к колебаниям влажности и освещенности субстрата. Потенциал почвенной альгофлоры, существующий в ненарушенной почве леса, и поступление диаспор водорослей со смежных нарушенных участков дает возможность успешного существования альгофлоры и усиления развития водорослей в новых условиях.

Одновременно с расширением видового состава в почве вырубки наблюдается и возрастание количественных показателей почвенных альгогруппировок (см. табл. 2) – численность клеток возрастает до 200–500 тыс., биомасса – до 0,122 мг в 1 г абс. сухой почвы (до 1,2 г на 1 кв. метр субстрата).

Известно, что вырубка древостоя сопровождается выпадением из состава флоры высших растений лесных видов, внедрением и распространением на освободившихся участках луговых и рудеральных видов, несвойственных ненарушенным лесным массивам. Результаты почвенно-альгологических исследований показывают, что подобное явление свойственно и флористическим комплексам низших растений. Стабильная альгофлора, характерная для почв лесных участков на городской территории и существующая здесь неопределенно долго, при вырубке древостоя и нарушении почвы преобразуется. На вырубке создаются условия для расширения видового состава водорослей, появления новых видов и увеличения количественных показателей альгогруппировок.

Таким образом, на вырубке в ельнике черничном наблюдается расширение видового состава и численности почвенных водорослей.

Дальнейшее преобразование почвенной микрофлоры происходит на отвалах почвообразующей породы (морены), которые формируются на строительных площадках. Альгофлора зональной подзолистой почвы леса и вырубки на отвалах оказывается уничтоженной, погребенной под почвообразующей породой, и формирование альгофлористических комплексов в качественно новых условиях сильной инсоляции и неустойчивого водного режима субстрата начинается заново.

Пионерная флора микроскопических водорослей на свежеотсыпанных отвалах морены развита слабо, она соответствует аэрофитону, представлена единичными клетками зеленых коккоидных водорослей-убиквистов (*Chlorella vulgaris, Coccomyxa solorinae*). В течение 1–2 месяцев происходит постепенное расширение состава альгофлоры отвального грунта (см. табл. 1). При сохранении преобладания зеленых водорослей в отвальном грунте распространяются отдельные виды диатомовых, желтозеленых и неазотфиксирующих нитчатых синезеленых водорослей (см. список видов). Специфическими для отвального грунта являются 12 видов водорослей – они отмечены только в этом субстрате. Это, например, синезеленые нитчатые *Phormdium ambiguum, Ph. autumnale* и *Ph. tenue*, коккоидные желтозеленые *Chloridella neglecta* и *Ellipsoidion anulatum*. После дождей на отвалах выявляются диатомовые водоросли, приуроченные к поверхностному слою грунта, – *Caloneis silicula*, *Cymbella turgida*, *Pinnularia subcapitata* и даже такой гидрофильный вид, как *Tabellaria fenestrata*. Индекс специфичности альгофлоры отвалов равен 0,38 (см. рис. 1).

Ряд видов связывают альгофлору отвалов с альгофлорой, ранее существовавшей в лесной почве и нарушенной почве вырубок. Общими для отвального грунта и лесных участков (всего в этих двух участках выявлено 62 вида водорослей) являются 16 видов (коэффициент флористической общности 0,26), для отвального грунта и нарушенной почвы вырубки (в этих двух субстратах выявлен 81 вид) – 18 видов (коэффициент флористической общности 0,22).

Возникновение открытых нарушенных почв создает условия для появления синантропных видов высших растений-апофитов. Аналогичный процесс происходит и в эдафоне: на открытых участках нарушенного грунта постепенно распространяются устойчивые в новых условиях микроскопические водоросли-апофиты – преимущественно одноклеточные зеленые и желтозеленые, нитчатые зеленые и синезеленые водоросли (см. список видов). Участие таких видов в альгофлоре отвалов моренного грунта самое высокое из исследованных участков – до 75 % (см. рис. 2). Надо отметить, что это связано не только с увеличением числа видов-апофитов, но и с общей бедностью альгофлоры и выпадением из альгофлоры отвалов неустойчивых видов-неапофитов. Можно сказать, что альгофлора отвалов – это именно альгофлора апофитов. В возникшем новом субстрате при выпадении антропофобных видов водорослей продолжают существовать апофиты ненарушенной почвы и появляются новые устойчивые виды. Даже в экстремальных для растений условиях обнаженного низкоплодородного грунта, инсоляции и колебаний влажности субстрата успешно существуют устойчивые в новых условиях виды одноклеточных и многоклеточных водорослей.

Интенсивность роста водорослей в грунте отвалов минимальная (см. табл. 2), что связано с условиями существования водорослей – неустойчивым режимом увлажнения, периодическим высыханием поверхностного слоя отвального грунта. Конкурентные возможности почвенных водорослей, бесспорно, ничтожно малы по сравнению с высшими растениями, но на обнаженных техногенных субстратах проявляется их способность заселять свободные субстраты и выступать таким образом в качестве растений-эксплерентов.

Исследование почвенной альгофлоры отвалов различного происхождения в других регионах показывает большую пестроту результатов в связи с разным качеством отвальных грунтов [11], [20], [24]. Одноклеточные и нитчатые водоросли формируют своеобразный микроскопический пионерный растительный покров и начинают сукцессии растительности на техногенных грунтах, способствуя повышению биологической активности субстрата и формированию эдафона. Следовательно, на отвалах подстилающей породы наблюдается формирование пионерных альгосообществ, которые отличаются ограниченностью видового состава и низкой численностью водорослей.

Таким образом, исследованной лесной подзолистой почве и почвам трансформированных лесных участков присуща разнообразная почвенная альгофлора – всего в них выявлено около 100 видов водорослей (см. табл. 1). Основная часть видов альгофлоры принадлежит к зеленым водорослям, преимущественно монадным и коккоидным формам. Эта группа сохраняет высокое разнообразие и после антропогенного нарушения подзолистой почвы. Синезеленые представлены нитчатыми, в том числе азотфиксирующими, видами, желтозеленые – в основном коккоидными формами. Надо отметить, что основную часть почвенной альгофлоры формируют обычные, широко распространенные виды водорослей, выявление которых в изученных почвах является вполне предсказуемым. Из более редких видов

надо назвать *Calothrix clavata, Calothrix elenkinii, Uronema confervicolum, Pleurastrum terrestre,* отмеченные в нарушенной почве вырубки.

В ельниках черничных до начала строительных работ существует стабильная почвенная альгофлора. В ней преобладают синезеленые и зеленые водоросли с ослизненными талломами, теневыносливые, неустойчивые к высыханию (С-жизненная форма), и одноклеточные коккоидные зеленые водоросли, отличающиеся устойчивостью к экстремальным условиям (СН-жизненная форма). Почвенная альгофлора ельника резко изменяется после начала строительных работ. Динамика видового состава определяется степенью нарушения/разрушения почвы.

Для вырубки с перемешанными подстилкой и подзолистым горизонтом почвы характерно повышение видового разнообразия. При участии зеленых и синезеленых водорослей в измененном грунте вырубки появляются одноклеточные желтозеленые водоросли (Х-жизненная форма) и нитчатые азотфиксирующие синезеленые водоросли (CF-форма).

На отвалах глубокие слои подстилающей породы оказываются на поверхности, в них начинает формироваться комплекс эдафофильных организмов, включающий и почвенные водоросли. Видовое разнообразие водорослей в грунте отвалов низкое, здесь развиваются только виды, способные существовать в условиях малоплодородного грунта и колебаний влажности.

Закономерно встает вопрос: откуда берутся новые виды водорослей в почвах нарушенных участков на вырубках и отвалах, если их не было в ненарушенной лесной почве? Можно говорить о двух причинах: 1) такие виды присутствуют и в ненарушенной почве, но количество их диаспор (своеобразный «банк семян») меньше уровня выявления использованными методами; изменение условий лесной почвы при вырубке стимулирует развитие таких диаспор в почве; 2) диаспоры водорослей заносятся с частицами почвы или грунта из окружающих нарушенных почв или внепочвенных субстратов; такой перенос не только зачатков, но и вегетативных особей для микроскопических водорослей известен [3], [9], [14], [32], [33]. Соответственно, участки ельников после вырубки древостоя, которые отличаются разнообразной альгофлорой, и сами являются источником для подобного переноса диаспор.

В почвах исследованных участков выявлены около 100 видов водорослей, из которых 10 видов являются общими для почвенного покрова трех участков – они встречаются в лесу, на вырубке и на отвалах. Это зеленые водоросли: монадные (*Chlamydomonas globosa, Chlamydomonas media*), коккоидные (*Actinochloris sphaerica, Bracteacoccus minor, Chlorococcum humicola, Dictyococcus irregularis, Kentrosphaera bristoliana, Chlorella vulgaris, Coccomyxa solorinae*), – и единственный представитель желтозеленых – *Pleurochloris anomala*. Эти виды представляют собой группу типичных для кислых северных почв представителей эдафона, эвритопных и повсеместно распространенных почвенных водорослей.

Кроме 10 видов, общих для всех исследованных субстратов, ряд видов являются общими для двух участков. Подобные виды обеспечивают континуум флоры на уровне микромира. В то же время пестрота видового состава обеспечивает низкое флористическое сходство – коэффициенты Жаккара составляют от 0,22 (вырубка и отвалы, 18 общих видов) до 0,26 (лес и отвалы, 16 общих видов) и 0,33 (лес и вырубка, 28 общих видов). Следовательно, различие исследованных альгофлор выражено сильнее, чем их сходство.

Доля специфичных видов составляет не менее трети альгофлоры каждого субстрата (см. рис. 1). На вырубке индекс специфичности возрастает до половины – именно здесь выявлены виды, не встреченные в других субстратах.

Водоросли-апофиты представляют синантропный компонент альгофлоры. Это виды, увеличивающие свое присутствие при повреждении почвы. Аналогичные субстраты существуют и в природе, например на вывалах деревьев, пожарищах, отмелях. Нарушение почв в лесных участках создает условия для развития таких видов.

Апофиты представлены и в почве ненарушенных лесов, где их доля составляет до трети видов. Участие этих видов увеличивается на вырубках и значительно – до двух третей состава – возрастает в грунте отвалов. На отвалах это явление связано не только с увеличением числа видов-апофитов, но и с уменьшением числа видов-неапофитов. В таком субстрате при выпадении антропофобных видов водорослей продолжают существовать апофиты ненарушенной почвы и появляются новые устойчивые виды. Главная систематическая группа апофитов – зеленые водоросли (рис. 3), многие из которых являются убиквистами, типичными для почв вообще. Это монадные (виды *Chlamydomonas*), хлорококковые (*Bracteacoccus minor, Dictyococcus irregularis, Chlorella vulgaris, Coccomyxa solorinae*), нитчатые (*Uronema confervicolum, Chlorhormidium flaccidum,* виды рода *Stichococcus, Koliella sempervirens, Pleurastrum*

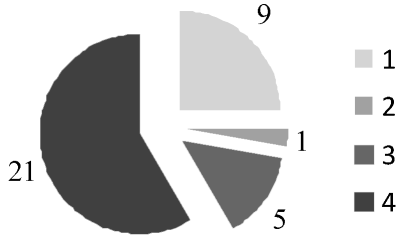


Рис. 3. Соотношение систематических групп в составе почвенных водорослей-апофитов, число видов:
1 – *Cyanophyta,* 2 – *Bacillariophyta,* 3 – *Xanthophyta,* 4 – *Chlorophyta*

terrestre). Синезеленые представлены нитчатыми формами, такими как *Tolypothrix tenuis, Pseudoanabaena catenata, Phormdium ambiguum, Ph. autumnale*, диатомовые – распространенным в почвах видом *Frustulia rhomboids*, желтозеленые – коккоидными, например *Botridiopsis arhiza*, видами *Pleurochloris*, и нитчатыми (*Heterothrix exilis*) формами.

Какие виды могут быть отнесены к группе апофитов? Как и в макромире, это устойчивые к экстремальным условиям виды с широкой экологической амплитудой. Для некоторых из них характерны слизистые чехлы (виды *Calothrix*), способность переходить в пальмеллевидное состояние при высыхании субстрата (виды *Chlamydomonas*). Потенциал альгофлоры ненарушенных почв уже включает виды водорослей, которые при возникновении новых условий нарушенных почв начинают занимать ведущие позиции в почвенной альгофлоре. Именно такие виды-апофиты во многом обеспечивают существующий в почвенном покрове континуум альгофлоры.

Численность почвенных водорослей в ненарушенных лесных почвах дифференцирована: выше в подстилке и ниже в подзолистом горизонте. В каждом грамме лесной подзолистой почвы обитают несколько десятков тысяч клеток водорослей. Низкие показатели биомассы (доли миллиграмма в грамме почвы) определяются микроскопическими размерами преимущественно одноклеточных водорослей, представленных в почве.

При перемешивании подстилки и подзола меняются условия развития водорослей, что обеспечивает не только появление новых видов, но и рост численности почвенных водорослей. Она возрастает до сотен тысяч клеток в грамме субстрата, что приводит и к увеличению биомассы. Именно здесь отмечена максимальная биомасса эдафофильных водорослей – в пересчете на 1 кв. метр почвы в верхнем слое почвы 0–1 см она достигает 1200 мг.

Условия отвалов, особенно неустойчивая влажность грунта, неблагоприятны для роста водорослей. В связи с этим для отвалов моренного грунта характерны минимальные численность клеток и биомасса водорослей.

ВЫВОДЫ

Подзолистая почва ельника черничного на окраине города Петрозаводска характеризуется стабильной альгофлорой, в которой преобладают зеленые водоросли. Выявлена дифференциация состава водорослей в подстилке и подзолистом горизонте. Трансформация водорослевых ценозов почвы леса определяется характером трансформации почвы при антропогенном воздействии.

В нарушенной почве вырубки происходит расширение видового состава и увеличение количественных характеристик альгоценозов.

Отвалы подстилающей породы характеризуются формированием и развитием пионерных ценозов водорослей и минимальной численностью клеток.

Несмотря на наличие ряда общих видов, различие исследованных альгофлор выражено сильнее, чем их сходство.

При гетерогенности и мозаичности условий, характерных для естественных и трансформированных лесных фитоценозов, в них выражен континуум почвенной альгофлоры. Он поддерживается разнообразием систематического состава, экологических групп и жизненных форм почвенных водорослей.

Систематический список водорослей

В списке видов отмечены следующие экотопы: 1 – ельник черничный, подстилка; 2 – ельник черничный, подзолистый горизонт; 3 – вырубка в ельнике черничном, перемешанные горизонты почвы; 4 – отвалы на строительной площадке на месте ельника черничного, морена.

Cyanophyta (***Cyanobacteria***): *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb. – 3, *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot – 2, *Anabaena hallensis* (Janez.) Born. et Flah. – 3, *A. variabibis* Kütz. – 3, *Tolypothrix tenuis* Kütz. – 3, *Calothrix clavata* G. S. West – 3, *C. elenkinii* Kossinsk. – 3, *Pseudoanabaena catenata* Lauterb. – 4, *Oscillatoria tenuis* Ag. – 3, *Phormdium ambiguum* Gom. – 4, *Ph. autumnale* (Ag.) Gom. – 4, *Ph. boryanum* Kütz. – 1, 4, *Ph. corium* (Ag.) Gom. – 3, *Ph. tenue* (Memegh.) Gom. – 4, *Plectonema boryanum* Gom. – 1, 3, *P. edaphica* (Elenk.) Vaul. – 1, *P. notatum* Schmidle- 1,

Bacillariophyta: *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. – 4, *Eunotia exigua* (Bréb.) Rabenh. – 1, *Caloneis silicula* (Ehr.) Cl. – 4, *Cymbella helvetica* Kütz. – 4, *C. turgida* (Greg.) Cl. – 4, *Frustulia rhomboides* (Ehr.) de Toni – 3, 4, *Navicula atomus* (Näg.) Grun. – 2, *N. minima* Grun. – 3, *N. mutica* Kütz. – 4, *Pinnularia intermedia* Lagerst. – 3, *P. interrupta* W. Sm. – 3, *P. subcapitata* Greg. – 4,

Xanthophyta: *Botridiopsis arhiza* Borzi. 3, 4, *Chloridella neglecta* Pasch. – 4, *Ch. simplex* Pasch. – 3, *Ellipsoidion anulatum* Pasch. – 4, *Monodus acuminata* (Gern.) Chodat. – 3, *M. coccomyxa* Pasch. – 2, *Pleurochloris anomala* James – 1, 2, 3, 4, *P. lobata* Pasch. – 3, *P. magna* Boye-Pet. – 3, 4, *Polyedriella irregularis* Pasch. – 3, *Characiopsis acuta* Borzi – 3, *Heterothrix exilis* Pasch. – 3, 4, *H. stichococcoides* Pash. – 3, *Tribonema vulgare* Pasch. – 3,

Euglenophyta: *Euglena mutabilis* Schmitz. – 3,

Chlorophyta: *Chlamydomonas acuta* Korsch. – 1, 2, *Ch. asymmetrica* Korsch. – 1, 2, *Ch. atactogama* Korsch. – 2, 3, 4, *Ch. conferta* Korsch. – 1, 2, 3, *Ch. debaryana* Corosch. – 2, *Ch. elliptica* Korsch. – 1, 2, 3, 4, *Ch. globosa* Snow – 1, 2, 3, 4, *Ch. media* Klebs – 1, 2, 3, 4, *Ch. minima* Korsch. – 1, 2, 3,

Ch. mucosa (Korsch.) Pasch. – 1, 2, 3, *Ch. oblonga* Anach. – 1, 2, 3, *Ch. oblongella* Lund – 1, 2, 3, *Ch. parietala* Dill. – 2, 3, *Ch. polychloris* Korsch. – 1, *Ch. regularis* Korsch. – 1, *Ch. reinchardii* Dang. – 1, 2, *Ch. reticulta* Gorosch. – 1, *Ch. sectilis* – 1, 2, *Ch. snowiae* Printz – 1, 2, 3, *Ch. vulgaris* Anach. – 1, 2, *Carteria mirtifilis* (Fres.) Dill. – 2, *Radiosphaera dissecta* (Korsch.) Fott – 3, *Actinochloris sphaerica* Korsch. – 1, 2, 3, 4, *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova – 1, 2, 3, 4, *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh. – 1, 2, 3, 4, *Ch. dissectum* Korsch. – 3, *Ch. infusionum* (Schrank) Menegh. – 3, *Dictyococcus irregularis* Boye-Peters. – 1, 2, 3, 4, *D. varians* Gern. – 3, *Chlorochytrium paradoxum* (Klebs) G. S. West – 1, 3, *Characium acuminatum* A. Br. – 2, 3, *Ch. ornithocephalum* A. Br. – 2, *Kentrosphaera bristoliana* G.M. Smith – 1, 2, 3, 4, *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg. – 3, *Chlorella minutissima* Fott et Novacova – 3, *Ch. vulgaris* Beijer. – 1, 2, 3, 4, *Ankistrodesmus braunii* (Näg.) Collins – 3, *Coccomyxa solorinae* Chodat. – 1, 2, 3, 4, *Keratococcus bicaudatus* (A. Br.) Boye-Peters. – 1, 2, 3, *Chlorosarcina minor* (Gern.) Horndon – 2, 3, *Ulothrix subtilissima* Rabenh. – 3, *U. variabilis* Kütz. – 3, *Uronema confervicolum* Lagerh. – 3, *Chlorhormidium dissectum* (Gay) Fareoqui – 3, Ch. flaccidum (Kütz.) Fott – 2, 3, 4, *Gloeotila protogenita* Kütz. – 2, 3, *Stichococcus bacillaris* Näg. sens.strict. – 4, *S. chodatii* (Bial.) Heer. – 1, 3, 4, *S. minor* Näg. – 2, 3, 4, *Koliella sempervirens* (Chodat) Hindák – 3, *Pleurastrum terrestre* Fritsch et John. – 3, *Mesotaenium macrococcum* (Kütz.) Roy et Biss. – 3, *Cylindrocystis brebissonii* Menegh. – 3, *C. crassa* De-Bary – 3, *Cosmarium decedens* (Reinsch) Racib. – 3.

БЛАГОДАРНОСТИ

Статья посвящается Любови Сергеевне Козловской (1922–1985) – наставнику, организатору почвенно-альгологических исследований в Карелии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксенова Н. П., Баранова О. Г. Краткий обзор урбанофлоры эдафофильных водорослей и цианопрокариот г. Ижевска // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2010. Вып. 1. С. 27–41.
2. Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с.
3. Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука, 1998. 351 с.
4. Антипина Г. С. Развитие почвенных водорослей на вырубках северной тайги // Ботанический журнал. 1986. Т. 71. № 6. С. 794–798.
5. Антипина Г. С., Комулайнен С. Ф. Структура и сравнение альгофлористических комплексов урбанизированных экосистем (на примере города Петрозаводска) // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы Международной научно-практической конференции. Киров: Вятская государственная сельскохозяйственная академия, 2010. С. 25–30.
6. Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
7. Домрачева Л. И., Кондакова Л. В., Зыкова Ю. Н., Ефремова В. А. Цианобактерии городских почв // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 4. С. 10–27.
8. Дубовик И. Е. Альгофлора промышленной зоны г. Уфы // Ботанические исследования на Урале. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.
9. Дубовик И. Е. Перемещение водорослей аэрофитона и их поселения на различных субстратах // Альгология. 2002. Т. 67. № 1. С. 125–132.
10. Кабиров Р. Р. Почвенные водоросли техногенных ландшафтов: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. СПб., 1991. 35 с.
11. Кондакова Л. В. Альго-цианобактериальная флора и особенности ее развития в антропогенно нарушенных почвах (на примере почв подзоны южной тайги Европейской части России): Автореф. дис. … д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2012. 34 с.
12. Кондакова Л. В., Висич В. А. Флора почвенных водорослей г. Кирова // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы Международной научно-практической конференции. Киров: Вятская ГСХА, 2010. С. 177–182.
13. Кузнецова Е. В. Альгофлора урбанизированных территорий города Мелеуз и его окрестностей: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Уфа, 2006. 20 с.
14. Кузяхметов Г. Г. Распространение водорослей атмосферным воздухом зимой // Экология. 1978. № 5. С. 91–93.
15. Медведева М. В., Новиков С. Г., Федорец Н. Г. Экологическая оценка состояния почв промышленной зоны города Петрозаводска // Проблемы региональной экологии. 2015. № 2. С. 6–10.
16. Некрасова К. А., Бусыгина Е. А. Некоторые уточнения к методу количественного учета почвенных водорослей // Ботанический журнал. 1977. Т. 62. № 2. С. 214–221.
17. Новаковская И. В., Патова Е. Н. Почвенные водоросли еловых лесов и их изменение в условиях аэротехногенного загрязнения. Сыктывкар: КомиНЦ УрО РАН, 2011. 128 с.
18. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1–11(2). Л.: Наука, 1951–1986.
19. Почва. Город. Экология. М.: Фонд «За экономическую грамотность», 1997. 320 с.
20. Почвенные водоросли антропогенно нарушенных экосистем. Новосибирск: НГПУ, 2014. 145 с.
21. Растения и лишайники города Петрозаводска: Аннотированные списки видов. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 208 с.
22. Суханова Н. В. Почвенные водоросли городских экосистем: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Уфа, 1996. 21 с.
23. Суханова Н. В., Фазлутдинова А. И., Гайсина Л. А., Богданова А. В. Флора почвенных водорослей и цианобактерий г. Нефтекамск (Республика Башкортостан) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 5 (2). С. 115–117.
24. Суханова Н. В., Фазлутдинова А. И., Кабиров Р. Р. Цианобактериально-водорослевые ценозы почв крупного промышленного города // Научное обозрение. Биологические науки. 2015. № 1. С. 155–160 [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://biology.science-review.ru/ru/article/view?id=429 (дата обращения 15.04.2016).

25. Трухницкая С. М., Чижевская М. В. Альгофлора рекреационных территорий Красноярской урбоэкосистемы. Красноярск: Изд-во КрасГАУ, 2008. 134 с.
26. Хайбуллина Л. С., Суханова Н. В., Кабиров Р. Р. Флора и синтаксономия почвенных водорослей и цианобактерий урбанизированных территорий. Уфа: Гилем, 2011. 214 с.
27. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 156 с.
28. Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука, 1981. 272 с.
29. Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 142 с.
30. Dorokhova M. F., Kosheleva N. E., Terskaya E. V. Algae and Cyanobacteria in Soils of Moscow // American Journal of Plant Sciences. 2015. № 6. P. 2461–2471.
31. Brown R., Malcolm J., Larsen D. A., Bold H. C. Airborne algae: their abundance and heterogenity // Science. 1964. Vol. 143. № 3606. P. 583–585.
32. Forman R. T. T. Urban Ecology: Science of Cities. Cambridge: University Press, 2014. 460 p.
33. Karsten U., Schumann R., Mostaert A. Aeroterrestrial Algae Growing on Man-Made Surfaces // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Amsterdam: Springer, 2007. Vol. 11. P. 583–597.
34. Soils in the Urban Environment. Oxford, 2009. 365 p.

Antipina G. S., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

URBAN FLORA OF PETROZAVODSK: SOIL ALGAE OF FOREST COMMUNITIES UNDER ANTHROPOGENIC INFLUENCE

Research data on the anthropogenic dynamics of species composition and abundance of soil algae in spruce forests of Petrozavodsk (Republic of Karelia) are presented in the article. The soil algal flora of forest communities, deforestation sites, and soil dumps of construction sites were studied. The species composition of algae was defined and studied by means of the cultural method. The number of cells was evaluated directly in the soil 0–1 cm, the biomass was defined by the volumetric calculation method. The per gram data of absolutely dry soil are provided. Podzolic soils of spruce forest communities are characterized by stable algae flora, which is presented by 46 species of algae. Green algae dominate in the area. Differentiation in algae species composition growing in littered layers of soil and podzolic horizon was observed. A more intensive growth of algae was registered in littered layers of soil in comparison with podzolic horizon (the number of cells – 70,2 and 15,4 thousand, biomass – 0,02 and 0,006 mg, respectively). Dynamics of soil algocenoses is determined by the degree of forest soils' transformation. Species composition of soil algae increased in the soils of deforestation sites. 68 species of soil algae were revealed in such zones. The filamentous green and blue-green algae had high occurrence, which is typical for sand substrates. The amount of algae increased significantly (up to 324 thousand cells, the biomass up to 0,122 mg) in the soils of deforestation sites. 32 species of algae growing in the soils of construction dumps demonstrated the minimum number of algal cells (2,7 thousand cells, biomass 0,001 mg). Totally 98 species of algae were found in the soils of studied areas (*Cyanophyta* (*Cyanobacteria*) – 16, *Bacillariophyta* – 12, *Euglenophyta* – 1, *Xanthophyta* – 14, *Chlorophyta* – 55). The differences in studied alga species compositions appear to be more significant than their similarities. Stable continuum of the soil algal flora was observed in conditions of heterogeneity of natural and transformed forest communities. A variety of taxonomic composition and multiple ecological groups of soil algae support this phenomenon.

Key words: urban flora, urban algal flora, soil algae, algal flora of forest soils, anthropogenic dynamics of algal flora

REFERENCES

1. Aksenova N. P., Baranova O. G. Overview of urban floras of edafofilnyh algae and cyanoprokaryota Izhevsk [Kratkiy obzor urbanoflory edafofil'nykh vodorosley i tsianoprokariot g. Izhevska]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle* [Bulletin of Udmurt University. Biology. Earth sciences]. 2010. Vol. 1. P. 27–41.
2. Aleksakhina T. I., Shtina E. A. *Pochvennye vodorosli lesnykh biogeotsenozov* [Soil algae of forest ecosystems]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 149 p.
3. Andreeva V. M. *Pochvennye i aerofil'nye zelenye vodorosli (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)* [Soil and aerophilic green algae: (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1998. 351 p.
4. Antipina G. S. The development of soil algae in the northern boreal deforestation sites [Razvitie pochvennykh vodorosley na vyrubkakh severnoy taygi]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1986. Vol. 71. № 6. P. 794–798.
5. Antipina G. S., Komulaynen S. F. Structure and comparison of the agro and floristic complexes of urban ecosystems (on the example of the city of Petrozavodsk) [Struktura i sravnenie al'gofloristicheskikh kompleksov urbanizirovannykh ekosistem (na primere goroda Petrozavodska)]. *Vodorosli i tsianobakterii v prirodnykh i sel'skokhozyaystvennykh ekosistemakh: Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Kirov, VGSA Publ., 2010. P. 25–30.
6. Gollerbakh M. M., Shtina E. A. *Pochvennye vodorosli* [Soil algae]. Leningrad, Nauka Publ., 1969. 228 p.
7. Domracheva L. I., Kondakova L. V., Zykova Yu. N., Efremova V. A. Cyanobacteria of urban soils [Tsianobakterii gorodskikh pochv]. *Printsipy ekologii* [Ecology principles]. 2013. Vol. 2. № 4. P. 10–27.
8. Dubovik I. E. Algoflora of the Ufa's industrial zone [Al'goflora promyshlennoy zony g. Ufy]. *Botanicheskie issledovaniya na Urale*. Sverdlovsk, UrO AN SSSR Publ., 1990. 30 p.
9. Dubovik I. E. Moving aerofitona algae and their settlements on various substrates [Peremeshchenie vodorosley aerofitona i ikh poseleniya na razlichnykh substratakh]. *Al'gologiya* [Algology]. 2002. Vol. 67. № 1. P. 125–132.
10. Kabirov R. R. *Pochvennye vodorosli tekhnogennykh landshaftov: Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Soil algae are man-made landscapes: Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. St. Petersburg, 1991. 35 p.
11. Kondakova L. V. *Al'go-tsianobakterial'naya flora i osobennosti ee razvitiya v antropogenno narushennykh pochvakh (na primere pochv podzony yuzhnoy taygi Evropeyskoy chasti Rossii): Avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Algo-cyanobacterial flora and especially its development in anthropogenically disturbed soils (for example, soil southern taiga of the European part of Russia: Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. Syktyvkar, 2012. 34 p.

12. Kondakova L. V., Visich V. A. Flora soil algae Kirov [Flora pochvennykh vodorosley g. Kirova]. *Vodorosli i tsianobakterii v prirodnykh i sel'skokhozyaystvennykh ekosistemakh: Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Kirov, VGSKhA Publ., 2010. P. 177–182.
13. Kuznetsova E. V. *Al'goflora urbanizirovannykh territoriy goroda Meleuz i ego okrestnostey: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Algoflora urbanized areas of the city Meleuz and its environs. Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. Ufa, 2006. 20 p.
14. Kuzyakhmetov G. G. Distribution of algae atmospheric air in winter [Rasprostranenie vodorosley atmosfernym vozdukhom zimoy]. *Ekologiya* [Ecology]. 1978. № 5. P. 91–93.
15. Medvedeva M. V., Novikov S. G., Fedorets N. G. Environmental assessment of soil of the industrial zone of the city of Petrozavodsk [Ekologicheskaya otsenka sostoyaniya pochv promyshlennoy zony goroda Petrozavodska]. *Problemy regional'noy ekologii*. 2015. № 2. P. 6–10.
16. Nekrasova K. A., Busygina E. A. Some refinements to the method of quantifying soil algae [Nekotorye utochneniya k metodu kolichestvennogo ucheta pochvennykh vodorosley]. *Botanicheskiy zhurnal*. 1977. Vol. 62. № 2. P. 214–221.
17. Novakovskaya I. V., Patova E. N. *Pochvennye vodorosli elovykh lesov i ikh izmenenie v usloviyakh aerotekhnogennogo zagryazneniya* [Soil algae spruce forests and their change in the conditions of environmental contamination]. Syktyvkar, KomiNTs UrO RAN Publ., 2011. 128 p.
18. *Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR* [Key to freshwater algae USSR]. Vol. 1–11(2). Leningrad, Nauka Publ., 1951–1986.
19. *Pochva. Gorod. Ekologiya* [The soil. City. Ecology]. Moscow, Fond "Za ekonomicheskuyu gramotnost' '' Publ., 1997. 320 p.
20. *Pochvennye vodorosli antropogenno narushennykh ekosistem* [Soil algae anthropogenically disturbed ecosystems]. Novosibirsk, NGPU Publ., 2014. 145 p.
21. *Rasteniya i lishayniki goroda Petrozavodska: Annotirovannye spiski vidov* [Plants and lichens of the city of Petrozavodsk. Annotated lists of species]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2010. 208 p.
22. Sukhanova N. V. *Pochvennye vodorosli gorodskikh ekosistem: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Soil algae of urban ecosystems: Author's abst. PhD. biol. sci. diss.]. Ufa, 1996. 21 p.
23. Sukhanova N. V., Fazlutdinova A. I., Gaysina L. A., Bogdanova A. V. Flora soil algae and cyanobacteria Neftekamsk (Bashkortostan) [Flora pochvennykh vodorosley i tsianobakteriy g. Neftekamsk (Respublika Bashkortostan)]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2011. Vol. 13. № 5 (2). P. 115–117.
24. Sukhanova N. V., Fazlutdinova A. I., Kabirov R. R. Cyanobacterial-algal cenoses soil of a large industrial city [Tsianobakterial'no-vodoroslevye tsenozy pochv krupnogo promyshlennogo goroda]. *Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki* [Scientific Review. Biological sciences]. 2015. № 1. P. 155–160. Available at: http: // biology.science-review.ru/ru/article/view?id=429 (accessed 15.04.2016).
25. Trukhnitskaya S. M., Chizhevskaya M. V. *Al'goflora rekreatsionnykh territoriy Krasnoyarskoy urboekosistemy* [Algoflora recreational areas Krasnoyarsk urboehkosistemy]. Krasnoyarsk, KrasGAU Publ., 2008. 134 p.
26. Khaybullina L. S., Sukhanova N. V., Kabirov R. R. *Flora i sintaksonomiya pochvennykh vodorosley i tsianobakteriy urbanizirovannykh territoriy* [Flora and syntaxonomy soil algae and cyanobacteria urbanized areas]. Ufa, Gilem Publ., 2011. 214 p.
27. Shmidt V. M. *Matematicheskie metody v botanike* [Mathematical methods in botany]. Leningrad, LGU Publ., 1984. 156 p.
28. Shtina E. A., Antipina G. S., Kozlovskaya L. S. *Al'goflora bolot Karelii i ee dinamika pod vozdeystviem estestvennykh i antropogennykh faktorov* [Algoflora Karelia marshes and its dynamics under the influence of natural and anthropogenic factors]. Leningrad, Nauka Publ., 1981. 272 p.
29. Shtina E. A., Gollerbakh M. M. *Ekologiya pochvennykh vodorosley* [Ecology of soil algae]. Moscow, Nauka Publ., 1976. 142 p.
30. Dorokhova M. F., Kosheleva N. E., Terskaya E. V. Algae and Cyanobacteria in Soils of Moscow // American Journal of Plant Sciences. 2015. № 6. P. 2461–2471.
31. Brown R., Malcolm J., Larsen D. A., Bold H. C. Airborne algae: their abundance and heterogenity // Science. 1964. Vol. 143. № 3606. P. 583–585.
32. Forman R. T. T. Urban Ecology: Science of Cities. Cambridge: University Press, 2014. 460 p.
33. Karsten U., Schumann R., Mostaert A. Aeroterrestrial Algae Growing on Man-Made Surfaces // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Amsterdam: Springer, 2007. Vol. 11. P. 583–597.
34. Soils in the Urban Environment. Oxford, 2009. 365 p.

Поступила в редакцию 19.05.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 37–41 **Общая биология** **2016**

УДК 631.445.35:630*221.01

ВЕРОНИКА АНДРЕЕВНА ВДОВИЧЕНКО
аспирант, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
veronikavdovichenko@gmail.com

ОЛЬГА НИКОЛАЕВНА БАХМЕТ
доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории лесного почвоведения, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
obahmet@mail.ru

ЮЛИЯ НИКОЛАЕВНА ТКАЧЕНКО
ведущий почвовед лаборатории лесного почвоведения, Институт леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
tkachenko.76@mail.ru

НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОЧВ НА КОРЕННЫХ ГОРНЫХ ПОРОДАХ ПОСЛЕ РУБОК СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ*

Несмотря на значительное количество работ, посвященных генезису почв вырубок в условиях среднетаежной подзоны, они практически не содержат сведений о почвах, сформировавшихся на коренных горных породах. В связи с этим целью работы являлось изучение трансформации таких почв в результате проведения сплошных концентрированных рубок сосновых древостоев в Карелии. Объектами исследования послужили подбуры вырубок 3 и 9 лет, пробная площадь в не нарушенном рубками сосняке черничном являлась контролем. Установлено, что на начальных стадиях естественного лесовосстановления появление лиственных древесных пород приводит к изменению морфологического строения почвенного профиля и химических характеристик почвы. С увеличением возраста вырубок происходит постепенное увеличение мощности лесной подстилки за счет возросшего количества лиственного опада, поступающего на поверхность почвы. В процессе восстановления почв снижается кислотность, возрастает содержание общего азота, сужается отношение C/N, происходит интенсивная минерализации органического вещества. В почвенном профиле в результате активной трансформации органического опада на 3-летней вырубке формируется горизонт OA, а к 9 годам – гумусовый горизонт A. С увеличением периода после антропогенного воздействия увеличиваются и запасы органического вещества как в верхнем органогенном горизонте, так и в 30-сантиметровом корнеобитаемом слое (8 и 43 т/га на 3-летней и 9-летней вырубках соответственно). Однако в первые годы после проведения рубок они остаются в 2–3 раза ниже по сравнению с контролем. Полученные данные могут быть использованы для прогнозирования лесоэкологических характеристик почв при проведении сплошных рубок.

Ключевые слова: сплошные рубки, естественное лесовосстановление, подбуры, физико-химические свойства, органическое вещество, лесные подстилки

Общая площадь лесного фонда Карелии, по данным Государственного учета лесного фонда, составляет около 14,8 млн га, из них 10,4 млн га занимают эксплуатационные леса (71,7 %). На территории Карелии за вторую половину XX века вырублено порядка 6 млн га лесов, что составляет около ⅔ покрытой лесом площади [3]. Проведение мероприятий по заготовке древесины, особенно сплошных рубок древостоев, влечет за собой нарушение пространственной структуры лесных биоценозов и, как следствие, приводит к нарушению естественного функционирования экосистем. Отсутствие барьера в виде древесного полога ведет к изменению микроклиматических условий среды: увеличению освещенности, повышению температуры, уменьшению влажности воздуха и почвы, что изменяет физико-химические и морфологические свойства почв.

Изучению свойств почв вырубок из-под хвойных древостоев в условиях среднетаежной подзоны посвящено значительное количество работ, где авторы отмечают изменение различных параметров, влияющих на процессы почвообразования, а также дают характеристику физических и химических свойств почв [4], [13], [15]. В ряде работ отдельное внимание уделяется вопросам влияния рубок на запасы и состав органического вещества почв [6], [8], [11], [12], [14]. Опубликована информация об изменении свойств почв вырубок как при естественном, так и при искусственном лесовосстановлении [2], [5]. Однако практически отсутствуют сведения о влиянии рубок древостоев на почвы, сформировавшиеся на элювии коренных горных пород. В связи с этим целью данной работы являлось исследование трансформации почв, сформировавшихся на

© Вдовиченко В. А., Бахмет О. Н., Ткаченко Ю. Н., 2016

коренных горных породах, в результате проведения сплошных рубок древостоев.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в среднетаежной подзоне Карелии на территории Кончезерского лесничества. Для изучения восстановления почв после рубок древостоев подбирали пробные площади с учетом однородности лесорастительных условий, включая особенности рельефа, почвообразующих пород, гидрологического режима почв и др.

Контрольная пробная площадь закладывалась в примыкающем к исследуемым вырубкам сосняке черничном II, 5 класса бонитета с небольшой примесью березы и осины (7С2Ос1Б). Возраст соснового древостоя – 150 лет, средняя высота – 25,9 м, средний диаметр – 31,7 см, количество стволов – 200 шт./га, запас – 184,0 м^3. На второй пробной площади на месте сосняка черничного через три года после рубки главного пользования сформировалась вейниковая вырубка, имеющая следующий породный состав: 6Ос4Б+С, Е, Ив (табл. 1). На третьей пробной площади, заложенной на 9-летней вырубке, сформировался лиственный молодняк (6Б2Ос2Ив+С, Е, Ол).

В наиболее типичных участках каждой пробной площади закладывались полнопрофильные почвенные разрезы, проводилось их детальное морфологическое описание. Из каждого генетического горизонта почв отбирались образцы для проведения физико-химического анализа. В связи с тем что лесные почвы, как правило, отличаются высокой пространственной вариабельностью свойств, отбор образцов производили из органогенных горизонтов в 7-кратной повторности, минеральных – в 4-кратной.

В почвенных образцах определялись следующие показатели: pHсол, общее содержание углерода и азота, в органогенных горизонтах – потеря при прокаливании. Для каждого генетического горизонта почв и почвенного профиля в целом рассчитывались запасы органического вещества. Изучение физико-химических показателей почв проводилось по общепринятым методикам [1].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По Классификации почв России [7], почвы пробных площадей отнесены к подбурам оподзоленным, сформировавшимся на элювии коренных горных пород. Исследованные почвы под ненарушенным сосновым древостоем в целом характерны для подобных биогеоценозов, хотя и имеют ограниченное распространение на территории Карелии [9], [10]. Лесная подстилка на контрольной пробной площади представляла собой органический материал (хвоя, листья, ветки, шишки, фрагментированные части коры, мхи, измельченные растительные остатки) разной степени разложения. Мощность органогенного горизонта значительно варьировала и составляла

Таблица 1

Таксационная характеристика вырубок

Тип	Возраст, лет	Состав	Порода	Густота, тыс. шт./га	$H_{ср}$, м	Встречаемость, %
Вейниковая	3	6Ос4Б+ +С,Е,Ив	сосна	0,8	0,20	4
			ель	0,4	0,40	4
			береза	15,2	0,38	44
			осина	26,0	1,09	60
			ива	0,4	2,50	4
Лиственный молодняк	9	6Б2Ос2Ив+ +С,Е,Ол	сосна	1,0	1,50	20
			ель	1,0	0,50	20
			береза	24,5	3,29	90
			осина	10,0	2,76	80
			ольха	0,5	3,50	10
			ива	8,0	2,43	80

6–12 см у стволов деревьев, 4–7 см под кронами и 1,5–3 см в «окнах» между деревьями (рис. 1). На всех участках лесная подстилка разделялась по степени разложения растительных остатков на подгоризонты OL и OF+OH.

В верхней части профиля почвы контрольной пробной площади наблюдались черты оподзоливания, под лесной подстилкой (О) выделен переходный горизонт ОЕ, сменяющийся минеральной толщей, основу которой составляет элювий габбро-диабазов.

На пробных площадях вырубок после проведения лесозаготовительных работ произошли резкие изменения живого напочвенного покрова, практически полностью содрана лесная подстилка, значительно трансформированы верхние почвенные горизонты. Изменившиеся условия среды способствовали интенсивному зарастанию вырубок травяной растительностью, представленной преимущественно вейником и луговиком, в процессе естественного лесовозобновления произошло заселение лиственных пород – березы и осины. На месте содранной лесной подстилки фрагментарно появился новый органогенный горизонт, представляющий собой недифференцируемый на подгоризонты слой растительных остатков. На 3-летней вырубке его мощность в среднем составляла 0,5–1,5 см (рис. 2).

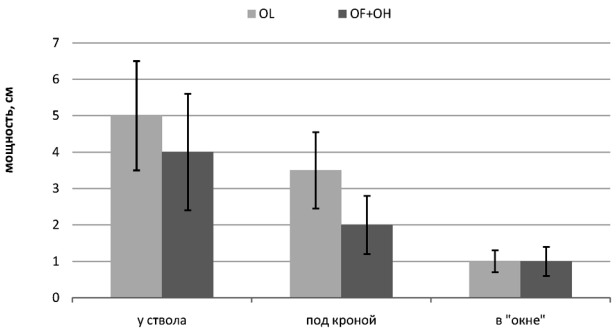


Рис. 1. Мощность лесной подстилки на контрольном участке

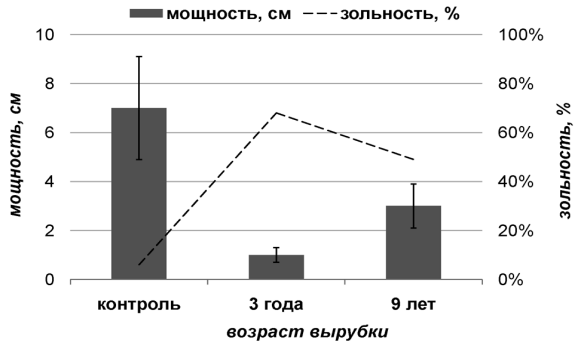


Рис. 2. Мощность и зольность лесных подстилок на пробных площадях

С увеличением возраста вырубок наблюдается смена напочвенных микроассоциаций с луговиковых на чернично-луговиковые и черничные, возрастает количество поступающего на поверхность почвы органического материала. На 9-летней вырубке мощность лесной подстилки значительно увеличилась – до 2,5–4 см, однако разделение ее на подгоризонты все еще не представляется возможным. Необходимо отметить, что, несмотря на преобладание в живом напочвенном покрове злаков, на начальных этапах восстановления почв после проведения сплошной рубки древостоев сплошного задернения участков не произошло.

Значительные нарушения почвенного покрова лесозаготовительной техникой привели к существенному повышению по сравнению с контролем зольности органических горизонтов почв пробных площадей. На 3-летней вырубке она составляла 58 %, на 9-летней – 49 %, в то время как на контрольном участке в подгоризонте OL лесной подстилки содержание минеральных примесей составляло 4 %, в OF+OH – 7 %.

В верхнем органогенном горизонте 3-летней вырубки в результате активной минерализации оставшегося органического вещества снизилось содержание органического углерода (35,1 %) по сравнению с контролем, где значения данного показателя составляли 38,7 % в подгоризонте OL и 40,2 % – в OF+OH (табл. 2). В связи с появлением травянистой растительности количество азота после рубки древостоя, напротив, несколько увеличилось. В целом условия для разложения органического вещества в почве спустя 3 года после вырубки леса улучшились, о чем свидетельствует отношение C/N в верхней части профиля. По достижении вырубкой 9-летнего возраста и увеличении опада напочвенного покрова и лиственных пород деревьев значение этого показателя сужается до 20 %, что указывает на оптимальные условия для гумификации растительных остатков.

Изменение качественного и количественного состава поступающего в почву растительного материала приводит к изменению кислотности почвы. Лесная подстилка контрольной пробной площади отличается значительной кислотностью

Таблица 2

Химические свойства почв пробных площадей

Объект исследования	Горизонт	Мощность горизонта	pH_{KCl}	Содержание, %		C/N
				C	N	
Контрольный участок	OL	0–3	3,85	38,65	1,44	27
	Of	3–4	2,93	40,23	1,35	30
	OE	4–7	3,05	16,81	0.74	23
	B1	7–15	3,05	2,40	0,15	16
	B2	15–28	3,32	1,26	0,08	16
	BC	28–39	3,65	0,74	0,05	14
3-летняя вырубка, вейниковая	O	0–0,5	4,06	35,12	1,53	23
	OA	0,5–1	3,52	8,90	0,56	16
	M	1–30	–	–	–	–
9-летняя вырубка, лиственный молодняк	O	0–3	4,55	17,44	0,88	20
	A	3–4	3,97	10,13	1,10	9
	AE	4–12	3,47	3,47	0,21	16
	B1	12–24	3,71	0,49	0,06	9
	B2	24–35	3,67	0,48	0,04	11
	B3	35–45	3,77	0,40	0,03	13
	BC	45–60	3,81	0,39	0,03	13
	C	60–76	3,7	0,39	0,03	13

(pH солевой вытяжки 2,9–3,8), низкие значения pH отмечаются и в минеральной толще (3,1–3,3). После рубки древостоев кислотность снижается как в верхнем органогенном горизонте (pH 4,1 на 3-летней вырубке и 4,6 на 9-летней соответственно), так и в нижележащих минеральных горизонтах (3,5 на вырубке 3 лет и 3,5–3,8 на вырубке 9 лет соответственно).

Более интенсивная по сравнению с контролем трансформация органического вещества в почвах вырубок привела к появлению в почвенном профиле на 3-летней вырубке переходного горизонта OA, а на пробной площади 9-летней вырубки – горизонта A, отличающихся узким соотношением C/N. Формирование таких горизонтов характерно для антропогенно нарушенных почв в отличие от почв ненарушенных древостоев.

Запасы органического вещества в верхнем органогенном горизонте и корнеобитаемом слое 0–30 см на 3-летней вырубке значительно меньше по сравнению с почвой на контрольном участке (рис. 3). Интенсивное накопление органического вещества как в верхней части профиля, так и в горизонте A способствовало увеличению запасов на вырубке спустя 9 лет после рубки древостоя, однако они остаются существенно меньше, чем в ненарушенном биогеоценозе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение начальных этапов восстановления подбуров после проведения рубок древостоев показало, что наибольшей трансформации подверглись верхние органогенные горизонты: изменилось их морфологическое строение, а также

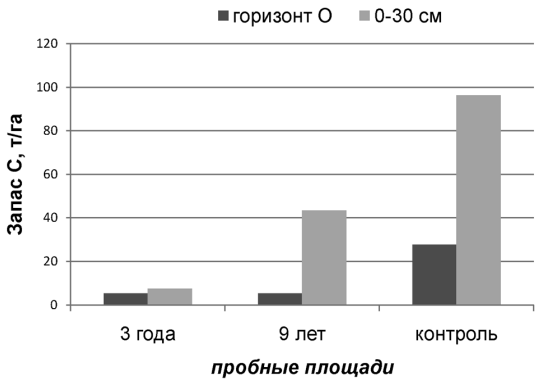


Рис. 3. Запасы органического вещества в почвах пробных площадей

химические показатели (pH, содержание углерода и азота). После воздействия лесозаготовительной техники лесная подстилка была практически полностью уничтожена, с увеличением возраста вырубки она появляется фрагментарно, постепенно увеличивается ее мощность. В процессе зарастания вырубок лиственными породами и травяной растительностью складываются благоприятные условия для разложения поступающего опада, увеличивается интенсивность минерализации органического вещества и миграция его вниз по профилю. В результате чего происходит накопление органического вещества в профиле почвы в целом и формируется гумусовый горизонт А.

* Представленный материал был получен при выполнении государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (0220-2014-0006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1975. 470 с.
2. Бахмет О. Н., Медведева М. В. Изменение свойств почв Карелии в процессе искусственного лесовосстановления // Лесоведение. 2013. № 3. С. 38–45.
3. Громцев А. Н. Основные экологические и хозяйственные последствия антропогенной трансформации лесов в условиях северо-запада таежной зоны России // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Материалы V Всероссийской науч. конф. с междунар. участием: В 3 ч. Ч. 1. Апатиты: КНЦ РАН, 2014. С. 108–112.
4. Дымов А. А., Лаптева Е. М. Трансформация подзолистых почв в процессе лесоэксплуатации // Стационарные лесоэкологические методы исследования: методы, итоги, перспективы: Материалы междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 54–56.
5. Дымов А. А., Каверин Д. А. Изменение напочвенного покрова и морфологических свойств почвенных вырубок в процессе естественного лесовосстановления // Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах: Материалы междунар. конф. Петрозаводск, 2005. С. 243–244.
6. Дымов А. А., Лаптева Е. М., Милановский Е. Ю. Изменения почв и почвенного органического вещества в процессе естественного лесовозобновления после рубки сосняка бруснично-зеленомошного // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2012. № 2. С. 48–52.
7. Классификация и диагностика почв России / Авт. и сост. Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
8. Лаптева Е. М., Бондаренко Н. Н., Дымов А. А., Шамрикова Е. В., Кубик О. С., Пунегов В. В., Груздев И. В. Органическое вещество подзолистых почв и его изменение после рубок главного пользования // Наследие И. В. Тюрина в современных исследованиях почвоведения: Материалы междунар. науч. конф. Казань: Отечество, 2013. С. 109–111.
9. Морозова Р. М., Федорец Н. Г. Современные процессы почвообразования в хвойных лесах Карелии. Петрозаводск, 1992. 228 с.
10. Морозова Р. М., Федорец Н. Г. Земельные ресурсы Карелии и их охрана. Петрозаводск, 2004. С. 41–44.
11. Мухортова Л. В., Ведрова Э. Ф. Влияние рубки на запасы органического вещества в лесных экосистемах // Продуктивность и устойчивость лесных почв: III Междунар. конф. по лесному почвоведению. Петрозаводск, 2009. С. 281–284.
12. Панов А. В. Структура и динамика органического вещества на вырубках в сосняках лишайниковых среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири: Дис. … канд. биол. наук. Красноярск, 2010. 143 с
13. Телеснина В. М., Шахин Д. А. Влияние послерубочных лесовосстановительных сукцессий на лесные почвы (на примере песчаных подзолов средней тайги Западной Сибири) // Вестник МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 1999. № 2. С. 37–45.
14. Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2003. 240 с.
15. Целищева Л. К., Строганова М. Н., Тощева Г. П. Диагностика процессов восстановления почв после вырубки леса // Деградация и восстановление лесных почв. М.: Наука, 1991. С. 125–131.

Vdovichenko V. A., Forestry Research Institute of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Bakhmet O. N., Forestry Research Institute of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Tkachenko Yu. N., Forestry Research Institute of Karelian Research Centre RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)

EARLY STAGES OF SOIL RECOVERY ON ROCK FORMATIONS AFTER PINE STANDS' CLEAR-CUTTINGS

A significant amount of scientific papers devoted to the problem of soils' genesis under forest cuttings in conditions of the middle taiga zone is published. However, they do not contain enough information on the soils formed on bedrocks. In this regard, the aim of the work was to study the process of such soils' transformation resulting from pine stands' clear-cutting in Karelia. The undercuts

of 3- and 9-year-old cuttings of pine forests were the objects of the study. The sample area undisturbed by cuttings of pine stands located in blueberry forest was used as a controlling area. It was established that in the initial stages of natural reforestation the emergence of deciduous tree species resulted in the change of the soil's morphological structure and its chemical characteristics. With age, deforestation provides gradual increase of the forest floor capacity due to the enlarged amounts of deciduous litter entering the soil's surface. In the process of soil recovery its acidity decreases, the content of total nitrogen increases, narrowing the ratio C/N, and an intensive organic matter mineralization occurs. An active organic litter transformation on the 3-year old cuttings results in the development of an OA horizon, and in 9 years it leads to the formation of the humus horizon. After a prolonged period of rest following the anthropogenic impact reserves of the organic matter in the upper organogenic horizon increase. The reserves also become more ample in the 30 cm layer of the rooting zone (8 and 43 t/ha in 3-year-old and 9-year-old clear cuts, respectively). However, in the first years after logging, they remain 2–3 times lower in comparison with the controlled area. The obtained data can be used to predict essencial characteristics of the soil upon clear-cut operations.

Key words: clear-cuttings, natural regeneration, bedrock, podburs, physico-chemical properties, organic matter, litter

REFERENCES

1. A r i n u s h k i n a E. V. *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv* [Handbook on Chemical Analysis of Soils]. Moscow, MGU Publ., 1975. 470 p.
2. B a k h m e t O. N., M e d v e d e v a M. V. Variations in soil properties upon artificial reforestation in Karelia [Izmenenie svoystv pochv Karelii v protsesse iskusstvennogo lesovosstanovleniya]. *Lesovedenie*. 2013. № 3. P. 38–45.
3. G r o m t s e v A. N. The main environmental and economic consequences of anthropogenic transformation of the forests in the North-West taiga zone of Russia [Osnovnye ekologicheskie i khozyaystvennye posledstviya antropogennoy transformatsii lesov v usloviyakh severo-zapada taezhnoy zony Rossii]. *Materialy V Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem: V 3 ch. Ch. 1*. Apatity, KNTs RAN Publ., 2014. P. 108–112.
4. D y m o v A. A., L a p t e v a E. M. Transformation of podzolic soil in forest exploitation process [Transformatsiya podzolistykh pochv v protsesse lesoekspluatatsii]. *Statsionarnye lesoekologicheskie metody issledovaniya: metody, itogi, perspektivy: Materialy mezhdunar. konf.* Syktyvkar, 2003. P. 54–56.
5. D y m o v A. A., K a v e r i n D. A. The change of ground vegetation and morphological properties of the soil after cuttings in the process of natural reforestation [Izmenenie napochvennogo pokrova i morfologicheskikh svoystv pochvennykh vyrubok v protsesse estestvennogo lesovosstanovleniya]. *Ekologicheskie funktsii lesnykh pochv v estestvennykh i antropogenno narushennykh landshaftakh: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii*. Petrozavodsk, 2005. P. 243–244.
6. D y m o v A. A., L a p t e v a E. M., M i l a n o v s k i y E. Yu. Changes of soils and soil organic matter in the process of natural reforestation after cuttings in pine trees cranberry-wet [Izmeneniya pochv i pochvennogo organicheskogo veshchestva v protsesse estestvennogo lesovozobnovleniya posle rubki sosnyaka brusnichno-zelenomoshnogo]. *Vestnik MGUL – Lesnoy vestnik*. 2012. № 2. P. 48–52.
7. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* [Classification and diagnostics of soils of Russia] / L. L. Shishov, V. D. Tonkonogov, I. I. Lebedeva, M. I. Gerasimova. Smolensk, Oykumena Publ., 2004. 342 p.
8. L a p t e v a E. M., B o n d a r e n k o N. N., D y m o v A. A., S h a m r i k o v a E. V., K u b i k O. S., P u n e g o v V. V., G r u z d e v I. V. Organic matter of podzolic soils and its change after cuttings [Organicheskoe veshchestvo podzolistykh pochv i ego izmenenie posle rubok glavnogo pol'zovaniya]. *Nasledie I. V. Tyurina v sovremennykh issledovaniyakh pochvovedeniya: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii*. Kazan, Otechestvo Publ., 2013. P. 109–111.
9. M o r o z o v a R. M., F e d o r e t s N. G. *Sovremennye protsessy pochvoobrazovaniya v khvoynykh lesakh Karelii* [Modern processes of soil formation in coniferous forests of Karelia]. Petrozavodsk, 1992. 228 p.
10. M o r o z o v a R. M., F e d o r e t s N. G. *Zemel'nye resursy Karelii i ikh okhrana* [Land resources of Karelia and their protection]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2004. P. 41–44.
11. M u k h o r t o v a L. V., V e d r o v a E. F. The impact of logging on the stock of organic matter in forest ecosystems [Vliyanie rubki na zapasy organicheskogo veshchestva v lesnykh ekosistemakh]. *Produktivnost' i ustoychivost' lesnykh pochv: III Mezhdunarodnaya konferentsiya po lesnomu pochvovedeniyu*. Petrozavodsk, 2009. P. 281–284.
12. P a n o v A. V. *Struktura i dinamika organicheskogo veshchestva na vyrubkakh v sosnyakakh lishaynikovykh srednetaezhnoy podzony Prieniseyskoy Sibiri: Dis. ... kand. biol. nauk* [Structure and dynamics of organic matter in clearings in the lichen pine forests of middle taiga subzone of Yenisei Siberia]. Krasnoyarsk, 2010. 143 p.
13. T e l e s n i n a V. M., S h a k h i n D. A. Effect of reforestation successions after logging on forest soils (for example, sandy podzols middle taiga of Western Siberia) [Vliyanie poslevyrubochnykh lesovosstanovitel'nykh suktsessiy na lesnye pochvy (na primere peschanykh podzolov sredney taygi Zapadnoy Sibiri)]. *Vestnik MGU. Ser. 17. Pochvovedenie*. 1999. № 2. P. 37–45.
14. F e d o r e t s N. G., B a k h m e t O. N. *Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedineniy ugleroda i azota v lesnykh pochvakh* [Ecological peculiarities of transformation of compounds of carbon and nitrogen in forest soils]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2003. 240 p.
15. T s e l i s h c h e v a L. K., S t r o g a n o v a M. N., T o s h c h e v a G. P. Diagnosis of soil recovery processes after deforestation [Diagnostika protsessov vosstanovleniya pochv posle vyrubki lesa]. *Degradatsiya i vosstanovlenie lesnykh pochv*. Moscow, Nauka Publ., 1991. P. 125–131.

Поступила в редакцию 24.02.2016

№ 6 (159). С. 42–48 **Общая биология** **2016**

УДК 635.65:581.522.4:631.5+631.559(470.22)

ОЛЬГА АЛЕКСЕЕВНА ГОЛУБЕВА
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры агрономии, землеустройства и кадастров агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
GolOlga2010@mail.ru

ЛИДИЯ ВЛАДИМИРОВНА ТИМЕЙКО
кандидат биологических наук, доцент кафедры агрономии, землеустройства и кадастров агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
timeiko.lidi@yandex.ru

ЕКАТЕРИНА СТАНИСЛАВОВНА ХОЛОПЦЕВА
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)
holoptseva@krc.karelia.ru

ЛЮБОВЬ ПАВЛОВНА ЕВСТРАТОВА
доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры агрономии, землеустройства и кадастров агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
levstratova@yandex.ru

МНОГОЛЕТНИЕ РАСТЕНИЯ СЕМЕЙСТВА БОБОВЫЕ (*FABACEAE* ИЛИ *LEGUMINOSAE*) В АГРОФИТОЦЕНОЗАХ КАРЕЛИИ

Изучены продуктивность и питательная ценность традиционных и малораспространенных в условиях Карелии многолетних бобовых растений в чистых и смешанных агрофитоценозах. Выявлено, что для краткосрочного использования в сложных укосных агрофитоценозах можно рекомендовать клевер луговой и гибридный, люцерну изменчивую, астрагал. В стравливаемых травостоях целесообразно выращивать клевер ползучий, лядвенец рогатый. Для создания долголетних агрофитоценозов – козлятник восточный, лядвенец рогатый как в чистом виде, так и в составе бобово-злаковых травосмесей. Полученные результаты показывают возможность расширения ассортимента выращиваемых видов многолетних трав семейства Бобовые и обеспечения стабильных урожаев фитомассы, сбалансированной по питательным веществам в пределах физиологических норм кормления животных.

Ключевые слова: агрофитоценозы, продуктивность, многолетние бобовые культуры, обменная энергия, сухая фитомасса

В Республике Карелия естественные кормовые фитоценозы и многолетние агрофитоценозы занимают значительные площади, являясь основным источником протеина для сельскохозяйственных животных. Многолетние бобовые травы, включенные в травосмеси и в чистых посевах, могут полностью обеспечить стабильные урожаи фитомассы, сбалансированной по питательным веществам в пределах физиологических норм [2], [4], [5], [19], [21]. Однако использование ограниченного набора видов растений семейства бобовых лимитирует устойчивость кормовой базы для всех групп сельскохозяйственных животных как в количественных, так и качественных показателях.

В республике, таким образом, назрела необходимость изменения приоритетов в структуре кормового сегмента, перестройки видового и сортового состава используемых травосмесей. Прямое увеличение площадей под кормовыми агрофитоценозами приведет к экстенсивному пути развития отрасли. Более рациональным является повышение питательности растительной фитомассы за счет расширения ассортимента используемых двулетних и многолетних растений бобовых. В связи с этим актуальны поиск и интродукция отличающихся ранним отрастанием и холодостойкостью, хорошо поедаемых ценных видов из дикой флоры и культурных растений различных эколого-географических зон. Успех использования интродуцентов во многом зависит от степени изученности их биологических особенностей, разработки технологии возделывания, наличия правильно подобранных видов и сортов и рациональной системы эксплуатации посевов [22], [25].

Исследования интродукции таких растений, как клевер гибридный (*Trifolium hybridum* L.) сорт Лужанин, клевер ползучий (*Trifolium repens* L.) сорт ВИК-70, козлятник восточный (*Galega*

© Голубева О. А., Тимейко Л. В., Холопцева Е. С., Евстратова Л. П., 2016

orientalis Lam.) сорт Гале, лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus* L.) сорт Солнышко, люцерна изменчивая (*Medicago varia* Mart.) сорта Вега 87, Селена, Агния, Пастбищная 88, астрагалы – *A. cicer* L., *A. falcatus* Lam. *и A. glycyphyllus* L., проводимые в различных регионах страны, свидетельствуют об их высокой пластичности и широких возможностях использования [6], [10], [14], [16], [24].

В настоящее время в Республике Карелия основным бобовым компонентом в травосмесях является *Trifolium pratense*, но решение проблемы обеспечения животноводства высококачественными белками требует активного изучения и расширения ассортимента луговых растений и включения научных рекомендаций в практику.

Целью данных исследований является изучение особенностей роста, развития, формирования урожая по укосам, оценка питательной ценности, зимостойкости и долголетия некоторых многолетних бобовых растений в одновидовых и многокомпонентных агрофитоценозах для почвенно-климатических условий Карелии.

В течение ряда лет эксперименты проводили на опытно-коллекционном участке кафедры агрономии, землеустройства и кадастров Петрозаводского государственного университета, агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН и Карельской ГСХОС. Опытные участки располагались на хорошо окультуренных дерново-подзолистых супесчаных, суглинистых и глинистых почвах. Кислотность ($pH_{сол.}$) находилась в диапазоне от 4,5 до 6,5. Площадь учетной делянки 10–15 м^2, повторность 4-кратная, расположение делянок рандомизированное [8]. Перед посевом семена бобовых обрабатывали специфическими штаммами ризоторфина. Элементы питания, необходимые для формирования фитомассы, вносили в соответствии с показателями агрохимических анализов почвы.

Полученные результаты статистически обработаны с использованием компьютерных программ Microsoft Excel, Statgraphics Plus. Химический анализ растительных и почвенных образцов проведен в лаборатории почвоведения и агрохимии кафедры агрономии, землеустройства и кадастров лесотехнического факультета ПетрГУ.

На Северо-Западе России *T. pratense* является основным источником протеина в рационе животных. Растение в одновидовых травостоях используется на зеленый корм, сено, травяную муку, сенаж, силос, как бобовый компонент включается в травосмеси при создании сеяных фитоценозов. Поедаемость клеверо-злаковой смеси сельскохозяйственными животными доходит до 93 %. *T. pratense* богат провитамином А, витаминами С, D, Е, К, В1, В3 и микроэлементами (медь, марганец, молибден, кобальт, бор) [3], [15,], [17], [24]. Наряду с клевером луговым пристальный интерес вызывают биологические, экологические и хозяйственные свойства растений *Trifolium hybridum* и *Trifolium repens*. Исследования показали, что в Карелии сорта клевера лугового, как и сорта *T. hybridum* и *T. repens*, в каждой группе скороспелости имеют неширокий диапазон в наступлении фенофаз и значительно не различаются между собой по скорости морфогенеза. Кроме того, для всех изученных сортов характерно медленное развитие в первый год жизни. Так, всходы появляются на 9–13-й день, тройчатый лист формируется на 20–22-й день, бутонизация на 45-й день, массовое цветение на 53-й день и созревание семян на 105-й день.

Комплексное изучение видов и сортов клевера показало, что сорт Лужанин *T. hybridum* (включен в Государственный реестр сортов по Северо-Западному региону) отличается большим долголетием и устойчивостью к механическому воздействию на надземную часть растения в лугопастбищных ценозах. По сравнению с сортами *T. pratense* он менее требователен к условиям внешней среды: более устойчив к зимним морозам и весенним заморозкам, лучше переносит кислую реакцию почвы и временное затопление.

Особый интерес вызывает *Trifolium repens* сорта ВИК-70. В год посева он развивается медленно и не цветет. Начиная со второго года жизни, отрастая раньше других изучаемых клеверов, не повреждается майскими заморозками, выносит механические нагрузки и низкое скашивание, формирует при этом нежные питательные листья, хорошо поедаемые всеми животными. В наших экспериментах зимостойкость изученных видов клевера составляла от 79,8 до 85,3 %, причем ежегодно максимальный уровень выживаемости выявлен у *T. repens*.

Показатели урожайности и продуктивности фитомассы представлены в средних значениях за 3–5 лет исследований (табл. 1). Содержание протеина в сухой массе *T. pratense* варьирует в пределах 0,9–1,2 т/га, при этом показатели двуукосного сорта Котласский и одноукосного сорта Нива существенно не отличаются. Характеристики кормовой ценности *T. hybridum* очень близки к таковым у *T. pratense*.

На второй год жизни растения *T. pratense* преобладают как в одновидовых, так и в смешанных с *Festuca pratensis* сорта Карельская посевах. Затем часть растений клевера погибает, и образовавшиеся ниши заполняют в бобово-злаковых посевах культурные злаки, в одновидовых посевах – сорная растительность, что на второй год пользования приводит к снижению содержания протеина даже в одновидовых посевах. На третий-четвертый год *T. pratense* и *hybridum* выпадают из травостоев, более долговечен *T. repens*.

Средняя урожайность сухой массы клевера ползучего за годы исследований составляет 3,1 т/га (см. табл. 1). Растения *T. repens* хорошо

Таблица 1

Урожайность и продуктивность многолетних агрофитоценозов с видами клевера

Варианты опыта	Урожайность сухой фитомассы, т/га	Выход с 1 га		
		к. ед.*, т	ОЭ**, ГДж	сырой протеин, т
Клевер луговой с. Котласский	9,8	5,0	82,6	1,2
Клевер луговой с. Нива	7,2	3,7	84,1	0,9
Клевер гибридный с. Лужанин	6,9	3,5	80,9	0,8
Клевер ползучий с. ВИК-70	3,1	1,6	83,2	1,1
Тимофеевка луговая с. Олонецкая местная + Клевер ползучий с. ВИК-70	10,1	5,1	82,2	1,1
Овсяница луговая с. Карельская + клевер луговой с. Нива	11,3	4,5	84,9	1,4

Примечание. К. ед.* – кормовые единицы; ОЭ** – обменная энергия.

облиственны, в надземной массе в зависимости от фазы учета и погодных условий содержалось 24,1–58,7 % листьев. Введение в травостой клевера ползучего злаковых растений не снижает содержание протеина в корме. По литературным данным, он менее конкурентен при сенокосном использовании, но обладает высоко выраженной реактивностью в использовании ресурсов, в частности использовании влаги и быстрого заполнения свободного пространства. Поэтому введение в состав травосмеси клевера ползучего позволит использовать возможности каждого компонента и увеличить выход фитомассы с единицы площади. Предполагается, что в таких посевах формируется разновысотная структура надземной части и разноглубинная корневая система, а также что при выпадении из травостоя клевера лугового и люцерны их место займет клевер ползучий [13]. В наших исследованиях при выращивании с *Phleum pratense T. repens* сорта Вик-70 к четвертому году использования не сохраняется. Возможно, это связано с сочетанием метеофакторов летних и зимних сезонов и приемов скашивания, а также с меньшей конкурентной устойчивостью при сенокосном использовании.

Medicago varia отличается самой высокой зимостойкостью и долголетием среди распространенных в культуре сортов, дает два-три укоса, часто является самой урожайной в зоне своего распространения [18].

В условиях Карелии *M. varia* сортов Вега 87, Селена, Агния, Пастбищная 88 показала возможность использования этого вида бобовых как в чистом виде, так и в смеси со злаковыми компонентами [6].

В первый год жизни единичные всходы изученных сортов *M. varia* появились на 7–9-й день, массовые – на 10–12-й. Первый настоящий лист – на 15–24-й, 3-й – на 22–29-й, цветение – на 55–65-й день. Таким образом, достоверных различий на начальных этапах развития растений изучаемых сортов не выявлено. За годы исследования в зависимости от метеоусловий весны отрастание люцерны изменчивой обсуждаемых сортов зафиксировано в диапазоне: последняя декада апреля – первая-вторая декада мая (24.04–16.05), это определяет сроки укосов (первый укос 15.06–04.07, второй укос 10.08–18.08).

Отрастание многолетних злаковых трав в этот же период отмечено с 16 апреля по 11 мая.

За лето в наших условиях люцерна дает два полноценных укоса: первый при скашивании в фазу начала цветения и отаву, а в отдельные годы с теплым летом – три полноценных укоса. В зависимости от сорта содержание сырого протеина в сухой массе из люцерны изменчивой варьирует от 0,59 до 1, 2 т/га (табл. 2). Максимальные показатели по массе сухого вещества, обменной энергии, кормовых единиц при посеве в чистом виде в пересчете на 1 га получены в вариантах с сортами Агния и Вега 87. Включение *M. varia* сорта Вега 87 в ценоз со злаковыми травами (кострец безостый сорта Факельный, тимофеевка луговая сорта Олонецкая местная) приводит к росту урожайности сырой и сухой фитомассы, питательной и энергетической ценности по сравнению с другими подобными травосмесями. К пятому году жизни при посевах в чистом виде сохранились единичные растения, в травосмесях со злаковыми травами массовая доля *M. varia* в урожае составляет 5,8–13,4 %.

Таблица 2

Урожайность и продуктивность многолетних агрофитоценозов с сортами люцерны изменчивой

Варианты опыта	Урожайность сухой фитомассы, т/га	Произведено с 1 га		
		к. ед., т	ОЭ, ГДж	сырой протеин, т
Люцерна изменчивая с. Вега 87	6,1	5,5	64,2	0,9
Люцерна изменчивая с. Селена	4,4	3,7	44,7	0,7
Люцерна изменчивая с. Пастбищная 88	4,3	3,2	41,3	0,6
Люцерна изменчивая с. Агния	6,6	6,1	70,5	1,2
Люцерна изменчивая с. Вега 87 + тимофеевка луговая с. Олонецкая местная	7,1	5,9	72,1	0,9
Люцерна изменчивая с. Вега 87 + кострец безостый с. Факельный	8,3	6,7	81,4	1,0

Lotus corniculatus – многолетняя бобовая культура, в естественных природных ценозах произрастает на всех типах материковых лугов. Он получил широкое распространение в луговых ценозах США, Канады, некоторых районах России и Западной Европы, где растение возделывается на долголетних сеяных пастбищах. Исследования многих научных учреждений СНГ показали перспективу его внедрения как в полевом, так и в луговом кормопроизводстве [1], [18].

L. corniculatus для Северо-Запада малораспространенный вид [12], [21]. Ценность этой культуры определяется долголетием, ранним отрастанием и высокой отавностью [18].

В условиях Карелии лядвенец рогатый сохраняется в посевах 5–6 лет, за лето может дать 2–3 укоса, урожайность с возрастом травостоя не снижается (табл. 3). Длина стебля растений в период цветения варьирует от 43 до 74 см, число побегов от 7 до 28 шт. на одно растение. За счет интенсивного роста надземной части растения обеспечивается высокий выход зеленой массы с каждого гектара засеянной площади.

Таблица 3

Урожайность и продуктивность многолетних агрофитоценозов с козлятником восточным и лядвенцем рогатым

Варианты опыта	Урожайность сухой фитомассы, т/га	Произведено с 1 га		
		к. ед., т	ОЭ, ГДж	сырой протеин, т
Козлятник восточный с. Гале	9,0	6,4	78,0	1,4
Овсяница тростниковая с. Балтика + козлятник восточный с. Гале	9,2	6,5	85,9	1,2
Лядвенец рогатый с. Солнышко	4,9	4,8	52,7	0,7
Двукисточник тростниковый с. Первенец + лядвенец рогатый с. Солнышко	7,5	5,7	72,6	1,05

По данным П. Ф. Медведева и А. И. Сметанниковой, зеленая масса и сено *L. corniculatus* хорошо поедаются домашними животными, не вызывая тимпании [20]. В фазу массового цветения в цветках и листьях накапливается небольшое количество алкалоида – цианамид глюкозида. Поэтому укосы на зеленую массу следует проводить в фазу бутонизации, до начала цветения. Листья при температуре воздуха 28–30 °С не теряют тургор в дневное время [18].

В наших исследованиях *L. corniculatus* в чистом виде сформировал урожай зеленой массы 24,9 т/га, что в пересчете на сухое вещество составляет 4,9 т/га. В многолетнем агрофитоценозе с двукисточником тростниковым сорта Первенец значительно увеличивает выход сухой фитомассы до 7,5 т/га. Содержание сырого протеина в монокорме из лядвенца рогатого значительно меньше, чем в травосмеси.

Galega orientalis – одна из наиболее перспективных культур, до сих пор занимающая пока еще небольшие площади на Северо-Западе РФ. Культура отличается долголетием, не вымокает, не выпревает, не вымерзает и не полегает, имеет ранние сроки уборки, дает высокий урожай семян, быстро отрастает после первого укоса [10], [23].

Урожайность *G. orientalis* определяется возрастом растений, погодными условиями, составом агрофитоценозов, агротехникой. В год посева растения козлятника восточного растут и развиваются очень медленно. Среди изучаемых бобовых культур он отличается ранним быстрым отрастанием весной [9]. Майские заморозки могут повредить его листовую поверхность, но впоследствии растения отрастают, формируют вегетативную массу, не снижая количественных и качественных показателей. При соблюдении технологии возделывания козлятник восточный сохраняется в травостое сенокосов и пастбищ до 8–10 лет [11].

Наблюдения за развитием растений *G. orientalis* за годы исследований показали, что в зависимости от метеорологических условий начало весеннего отрастания этой культуры наступает 5–28.05, фазы: ветвления – 30.05–13.06, бутонизации – 12.06–27.06, массового цветения – 30.06–9.07.

По урожайности и содержанию кормовых единиц *G. orientalis* не уступает традиционным для Карелии сенокосным видам клевера и превосходит изученные сорта *M. varia* и *L. corniculatus* (см. табл. 1, 2, 3).

Астрагал (*Astragalus*) – крупный род растений семейства Бобовые (*Fabaceae*). Представители рода распространены в обоих полушариях, главным образом в умеренных областях, но заходят по горным системам и в тропические области; подавляющее большинство видов (около 900) встречается на территории России и сопредельных государств, главным образом в Средней Азии [7].

Первоначально в коллекционном питомнике испытывали 10 видов из рода Astragalus. Семена исходного материала местной репродукции были получены из различных городов России и стран СНГ. В течение 5 лет проводили наблюдения над ростом и развитием с оценкой зимостойкости. В результате были отобраны три вида астрагалов – *A. cicer* L., *A. falcatus* Lam. *и A. glycyphyllus* L., которые имели соответствующие климатическим условиям Карелии фенологические характеристики, наиболее успешно перезимовали и сохранили высокую мощность растений [25]. В зависимости от температурных условий, влажности летнего сезона и вида растений ростовые характеристики и успешность накопления биомассы у астрагалов различны. Но в целом наблю-

дения показывают, что эти растения достаточно быстро набирают биомассу и имеют довольно короткий период развития, начиная от всходов и заканчивая созреванием семян (около 3 месяцев), что вполне соответствует длительности вегетационного периода. Динамика процессов роста, нарастания биомассы и фенология изученных видов астрагалов вполне совпадают с таковыми у рекомендованного к выращиванию в районах Карелии клевера лугового сорта Нива. Результаты проведенных исследований подтверждают возможность выращивания астрагалов видов *A. cicer* L., *A. falcatus* Lam. *и A. glycyphyllus* L. в условиях Карелии.

Обсуждаемые виды астрагалов уступают другим многолетним бобовым растениям по урожайности и продуктивности (табл. 4). Однако полученные в полевых опытах данные показывают, что растения этих видов имеют сходные спектры фенологического развития, позволяющие им успешно развиваться, проходить полный вегетативный цикл и давать жизнеспособные семена в условиях короткого северного лета, что немаловажно в нынешней экономической ситуации в стране.

Оценка питательной и энергетической ценности фитомассы традиционных для Карелии и изучаемых бобовых и бобово-злаковых ценозов показывает, что все включенные в эксперимент многолетние бобовые растения обеспечивают в 1 кг сухой массы высокое содержание сырого протеина, кормовых единиц и обменной энергии (табл. 5). Указанные характеристики свидетельствуют о хорошо выраженной питательной ценности и высоких кормовых достоинствах интродуцированных в Карелию видов бобовых растений.

Обсуждаемые многолетние бобовые растения могут успешно конкурировать с *T. pratense* в одновидовых и смешанных сеяных ценозах на минеральных почвах Карелии.

Таким образом, для краткосрочного использования в сложных укосных агрофитоценозах в Карелии можно рекомендовать такие биологические виды, как *T. pratense* и *T. hybridum*, *M. varia*, *A. cicer*, *A. falcatus* и *A. glycyphyllus*. В стравливаемых травостоях целесообразно использовать *T. repens*

Таблица 4

Урожайность и продуктивность многолетних агрофитоценозов с видами астрагала

Варианты опыта	Урожайность сухой фитомассы, т/га	Произведено с 1 га		
		к. ед., т	ОЭ, ГДж	сырой протеин, т
Астрагал нутовый *A. cicer*	2,2	2,1	21,2	0,4
Астрагал серповидный *A. falcatus*	1,4	1,2	13,7	0,2
Астрагал сладколистный *A. glycyphyllus*	1,6	1,5	15,7	0,3

Таблица 5

Биохимический состав растительных образцов и питательная ценность фитомассы из бобовых и бобово-злаковых ценозов

Вид/сорт	Содержание в сухом веществе, %		В 1 кг сухой массы		Переваримый протеин, г/к. ед.
	сырого протеина	сырой клетчатки	кормовых единиц	обменной энергии, МДж	
Люцерна изменчивая с. Вега 87 (контроль)	15,4	27,7	0,8	9,9	135
Люцерна изменчивая с. Пастбищная 88	13,8	29,7	0,7	9,6	128
Люцерна изменчивая с. Агния	17,6	23,2	0,9	10,7	145
Люцерна изменчивая с. Селена	16,3	26,7	0,8	10,2	144
Люцерна изменчивая с. Вега 87 + тимофеевка луговая с. Олонецкая местная	13,8	26,4	0,9	10,3	95
Люцерна изменчивая с. Вега 87 + кострец безостый с. Факельный	12,1	26,4	0,8	9,8	89
Клевер луговой с. Котласский	12,0	27,5	0,5	9,5	120
Клевер луговой с. Нива	15,1	22,2	0,8	10,0	116
Клевер гибридный с. Лужанин	16,0	25,8	0,7	9,1	114
Клевер ползучий с. ВИК-70	20,8	32,1	0,8	9,9	118
Тимофеевка луговая с. Олонецкая местная + клевер ползучий с. ВИК-70	17,2	24,1	0,8	9,8	119
Овсяница луговая с. Карельская + клевер луговой с. Нива	12,7	32,2	0,9	9,3	112
Козлятник восточный с. Гале	14,0	28,4	0,7	9,2	132
Овсяница тростниковая с. Балтика + козлятник восточный с. Гале	12,9	27,8	0,7	9,4	131
Лядвенец рогатый с. Солнышко	12,8	25,2	0,8	9,9	103
Двукисточник тростниковый с. Первенец + лядвенец рогатый с. Солнышко	13,7	26,0	0,8	9,7	110
Астрагал сладколистный	20,5	25,6	0,9	9,5	97

и *L. corniculatus*. Для создания долголетних агрофитоценозов – *G. orientalis*, *L. corniculatus* как в чистом виде, так и в составе бобово-злаковых травосмесей.

Одновременное использование в соответствующих нишах экосистем традиционных (*T. pratense*) и малораспространенных для Карелии видов (*T. hybridum*, *M. varia*, *A. cicer*, *A. falcatus и A. glycyphyllus*, *G. orientalis*, *L. corniculatu*) позволит включить в структуру посевных площадей значительную долю многолетних бобовых, а значит, приблизиться к решению проблемы обеспечения животноводства устойчивым по метеосезонам количеством фитомассы высокого качества с одновременной биологизацией земледелия и повышением плодородия почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андриянова Н. А. Интродукционная оценка морфо-биологических признаков лядвенца коллекции ВИР // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: Сб. науч. тр. / Ставроп. СХИ. Ставрополь, 1993. С. 64–67.
2. Башмаков А. А. Продуктивность и питательная ценность клевера лугового // Материалы международной научно-практической конференции «Проблемы аграрной отрасли в начале 20 века». Смоленск, 2002. Ч. 3. С. 171–173.
3. Башмаков А. А. Продуктивность и питательная ценность многолетних бобовых и злаковых трав // Материалы докладов 4 Всероссийской конференции «Ресурсосбережение и экологическая безопасность». Смоленск, 2006. С. 35–37.
4. Благовещенский Г. В. Инновационный потенциал бобового разнообразия травостоев // Кормопроизводство. 2013. № 12. С. 8–10.
5. Бондарев В. А. Повышение качества кормов из многолетних трав // Вестник российской академии сельскохозяйственных наук. 2008. № 4. С. 54–55.
6. Голубева О. А., Евсеева Г. В., Яковлева К. Е. Продуктивность и питательная ценность фитоценозов с люцерной изменчивой (Medicago varia Mart.) в условиях Республики Карелия // Кормопроизводство. 2011. № 4. С. 36–38.
7. Губанов И. А. и др. 783. *Astragalus falcatus* Lam. – Астрагал серповидный // Иллюстрированный определитель растений Средней России: В 3 т. М.: Т-во науч. изд. КМК, Ин-т технолог. иссл., 2003. Т. 2. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). С. 426.
8. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта: С основами статистической обработки результатов исследований. М.: Колос, 1979. 416 с.
9. Дроздов С. П., Холопцева Е. С., Яковлева К. Е., Голубева О. А., Коломейченко В. В. Перспективы выращивания козлятника восточного в Карелии // Кормопроизводство. 2009. № 3. С. 12–14.
10. Жеруков Б. Х., Магомедов К. Г., Бербекова Н. В., Карданова З. М. Козлятник восточный – ценная культура // Земледелие. 2003. № 2. С. 23–24.
11. Жеруков Б. Х., Магомедов К. Г. Бобовые травы – источник кормового белка // Кормопроизводство. 2003. № 10. С. 9–11.
12. Иванова М. В. Продуктивность бобово-злаковых травостоев на основе козлятника восточного и лядвенца рогатого в условиях Центрального района Нечерноземной зоны России: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб.; Пушкин, 2007. 22 с.
13. Ивасюк Е. В. Продуктивность клевера лугового и люцерны изменчивой в одновидовых и парных травосмесях с клевером ползучим: Дис. … канд. с.-х. наук. М., 2005. 167 с.
14. Капустин Н. И., Демидова А. И. Многолетние бобовые травы: сравнительная оценка продуктивности в условиях Северо-Западной зоны // Кормопроизводство. 2010. № 5. С. 26–30.
15. Капустин Н. И., Рулева Ю. В. Продуктивность различных видов многолетних злаковых трав и бобово-злаковых травосмесей в Северо-Западной зоне // Кормопроизводство. 2011. № 6. С. 8–11.
16. Кокорина А. Л. Козлятник восточный – ценная бобовая культура // Сельскохозяйственные вести. 2003. № 1. С. 9.
17. Косолапов В. П., Новосёлов Ю. К., Шпаков А. С. Возделывание и использование перспективных сортов клевера лугового в кормопроизводстве Центральных районов Нечерноземной зоны России. М., 2009. 35 с.
18. Кшникаткина А. Н., Гущина В. А., Галиуллин А. А. и др. Нетрадиционные кормовые культуры: Учеб. пособие. Пенза: РИО ПГСХА, 2005. 240 с.
19. Лепкович И. П. Луговые бобовые растения на Северо-Западе России, их значение и перспективы // Бобовые культуры в современном сельском хозяйстве. Новгород, 1998. С. 4–8.
20. Медведев П. Ф., Сметанникова А. И. Кормовые растения Европейской части СССР. М.: Колос, 1981. 336 с.
21. Новоселова А. С., Пайвина Т. Т., Пайвин Т. И. Подбор перспективных сортов и видов многолетних бобовых трав для лугопастбищных ценозов // Кормопроизводство. 2005. № 12. С. 21–24.
22. Носевич М. А. Агроэнергетическая эффективность возделывания козлятника восточного на корм и семена в Псковской области // Кормопроизводство. 2004. № 9. С. 15–17.
23. Тимейко Л. В., Борисова В. В. Применение регуляторов роста при выращивании клевера красного в условиях Карелии // Кормопроизводство в условиях севера: проблемы и пути их решения. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. С. 81–87.
24. Фицев А. И. Проблемы и перспективы производства кормового белка в России // Кормопроизводство. 2003. № 10. С. 25–29.
25. Холопцева Е. С. Интродукция некоторых видов *Astragalus* L. в Карелию // Растительные ресурсы. Т. 41. Вып. 1. СПб., 2005. С. 66–71.

Golubeva O. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Timeyko L. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Kholoptseva E. S., Institute of Biology, Karelian Research Centre of RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Evstratova L. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

PERENNIAL PLANTS OF THE LEGUME FAMILY (*FABACEAE OR LEGUMINOSAE*) IN AGROPHYTOCENOSES OF KARELIA

The obtained results of the study allow extension of the range of cultivated species of perennial herbs of the Legume family and provide stable yields of the phytomass that is balanced in nutrients within physiological norms of feeding animals. The research

has established the level of productivity and nutrition value of traditional and rare, in the conditions of Karelia, perennial legumes in pure and mixed agrophytocenoses. It was revealed that it is possible to recommend such species as *Trifolium pratense L.*and *Trifolium Hybridum L., Medicago x varia Martyn.*, *Astragalus* for short term use in difficult mowing agrophytocenoses in Karelia. It is advisable to use *Trifolium repens L.*, *Lotus corniculatus L.* for pasturing. Such species as *Galega orientalis Lam.*, *Lotus corniculatus L.* in their pure form and in composition with legume-grass mixtures should be used to create sustainable agrophytocenosis.

Key words: agrophytocenoses, productivity, perennial legumes, metabolized energy, dry phytomass

REFERENCES

1. Andriyanova N. A. Introduction evaluation of morphological and biological characteristics of Lotus VIR [Introduktsionnaya otsenka morfo-biologicheskikh priznakov lyadventsa kollektsii VIR]. *Selektsiya i semenovodstvo sel'skokhozyaystvennykh kul'tur: Sb. nauch. tr.* Stavropol, 1993. P. 64–67.
2. Bashmakov A. A. Productivity and nutritive value of red clover [Produktivnost' i pitatel'naya tsennost' mnogoletnikh bobovykh i zlakovykh trav]. *Problemy agrarnoy otrasli v nachale 20 veka: Materialy dokladov 4 Vserossiyskoy konferentsii*. Smolensk, 2006. Part 3. P. 171–173.
3. Bashmakov A. A. Productivity and nutritive value of perennial legumes and grasses [Produktivnost' i pitatel'naya tsennost' klevera lugovogo]. *Resursosberezhenie i ekologicheskaya bezopasnost': Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Smolensk, 2002. P. 35–37.
4. Blagoveshchenskiy G. V. The innovative potential of legumes diversity of grass stands [Innovatsionnyy potentsial bobovogo raznoobraziya travostoev]. *Kormoproizvodstvo*. 2013. № 12. P. 8–10.
5. Bondarev V. A. Improving the quality of feeds from perennial grasses [Povyshenie kachestva kormov iz mnogoletnikh trav]. *Vestnik rossiyskoy akademii s.-kh. nauk*. 2008. № 4. P. 54–55.
6. Golubeva O. A., Evseeva G. V., Yakovleva K. E. Productivity and nutritive value of phytocenoses with alfalfa changeable (*Medicago varia* Mart.) in conditions of the Republic of Karelia [Produktivnost' i pitatel'naya tsennost' fitotsenozov s lyutsernoy izmenchivoy (*Medicago varia* Mart.) v usloviyakh Respubliki Kareliya]. *Kormoproizvodstvo*. 2011. № 4. P. 36–38.
7. Gubanov I. A. i dr. 783. *Astragalus falcatus* Lam. – Astragalus sickle [*Astragalus falcatus* Lam. – Astragal serpovidnyy]. *Illyustrirovannyy opredelitel' rasteniy Sredney Rossii: V 3 t.* Moscow, 2003. Vol. 2. P. 426.
8. Dospekhov B. A. *Metodika polevogo opyta s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy* [Methods of field experiment: basics of statistical processing of research results]. Moscow, 1979. 416 p.
9. Drozdov S. P., Kholoptseva E. S., Yakovleva K. E., Golubeva O. A., Kolomeychenko V. V. Prospects of cultivation of Galega orientalis in the Republic of Karelia [Perspektivy vyrashchivaniya kozlyatnika vostochnogo v Karelii]. *Kormoproizvodstvo*. 2009. № 3. P. 12–14.
10. Zherukov B. Kh., Magomedov K. G., Berbekova N. V., Kardanova Z. M. Goat's Rue is a valuable Oriental culture [Kozlyatnik vostochnyy – tsennaya kul'tura]. *Zemledelie*. 2003. № 2. P. 23–24.
11. Zherukov B. Kh., Magomedov K. G. Legumes – a source of feed protein [Bobovye travy – istochnik kormovogo belka]. *Kormoproizvodstvo*. 2003. № 10. P. 9–11.
12. Ivanova M. V. *Produktivnost' bobovo-zlakovykh travostoev na osnove kozlyatnika vostochnogo i lyadventsa rogatogo v usloviyakh Tsentral'nogo rayona Nechernozemnoy zony Rossii: Avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk*. [Productivity of legume-cereal grass stands on the basis of eastern galega and birds-foot trefoil in the conditions of Central non-chernozem zone of Russia The author's abstract dis. ... candidate of agricultural Sciences]. St. Petersburg, Pushkin, 2007. 22 p.
13. Ivasyuk V. E. *Produktivnost' klevera lugovogo i lyutserny izmenchivoy v odnovidovykh i parnykh travosmesyakh s kleverom polzuchim: Dis. ... kand s.-kh. nauk* [The Productivity of red clover and alfalfa changeable in single-species and binary mixtures with white clover: the Dissertation]. Moscow, 2005. 167 c.
14. Kapustin N. I., Demidova A. I. Perennial legumes: a comparative assessment of productivity in the North-Western zone [Mnogoletnie bobovye travy: sravnitel'naya otsenka produktivnosti v usloviyakh Severo-Zapadnoy zony]. *Kormoproizvodstvo*. 2010. № 5. P. 26–30.
15. Kapustin N. I., Ruleva Yu. V. The productivity of various species of perennial grasses and legume-grass mixtures in the North-Western zone [Produktivnost' razlichnykh vidov mnogoletnikh zlakovykh trav i bobovo-zlakovykh travosmesey v Severo-Zapadnoy zone]. *Kormoproizvodstvo*. 2011. № 6. P. 8–11.
16. Kokorina A. L. *Kozlyatnik vostochnyy – tsennaya bobovaya kul'tura* [The eastern galega is a valuable legume]. *Sel'skokhozyaystvennye vesti*. 2003. № 1. P. 9.
17. Kosolapov V. P., Novoselov Yu. K., Shpakov A. S. *Vozdelyvanie i ispol'zovanie perspektivnykh sortov klevera lugovogo v kormoproizvodstve Tsentral'nykh rayonov Nechernozemnoy zony Rossii* [The cultivation and use of promising varieties of red clover in forage production Central areas of the Nonchernozem zone of Russia]. Moscow, 2009. 35 p.
18. Kshnikatkina A. N., Gushchina V. A., Galiullin A. A. i dr. *Netraditsionnye kormovye kul'tury: Uchebnoe posobie* [Non-traditional fodder crops: study guide]. Penza, 2005. 240 p.
19. Lepkovich I. P. Meadow legumes in the North-West of Russia, their value and prospects [Lugovye bobovye rasteniya na Severo-Zapade Rossii, ikh znachenie i perspektivy]. *Bobovye kul'tury v sovremennom sel'skom khozyaystve*. Novgorod, 1998. P. 4–8.
20. Medvedev P. F., Smetannikova A. I. *Kormovye rasteniya Evropeyskoy chasti SSSR* [Host plants of the European part of the USSR]. Moscow, 1981. 336 p.
21. Novoselova A. S., Payvina T. T., Payvin T. I. Selection of promising varieties and species of perennial legumes for grassland coenoses [Podbor perspektivnykh sortov i vidov mnogoletnikh bobovykh trav dlya lugopastbishchnykh tsenozov]. *Kormoproizvodstvo*. 2005. № 12. P. 21–24.
22. Nosevich M. A. Agroenergetics efficiency of cultivation of the eastern galega on food and seeds in the Pskov region [Agroenergeticheskaya effektivnost' vozdelyvaniya kozlyatnika vostochnogo na korm i semena v Pskovskoy oblasti]. *Kormoproizvodstvo*. 2004. № 9. P. 15–17.
23. Timeyko L. V., Borisova V. V. The application of growth regulators in the cultivation of red clover in conditions of Karelia [Primenenie regulyatorov rosta pri vyrashchivanii klevera krasnogo v usloviyakh Karelii]. *Kormoproizvodstvo v usloviyakh severa: problemy i puti ih resheniya*. Petrozavodsk, 2007. P. 81–87.
24. Fitsev A. I. Problems and prospects of feed protein production in Russia [Problemy i perspektivy proizvodstva kormovogo belka v Rossii]. *Kormoproizvodstvo*. 2003. № 10. P. 25–29.
25. Kholoptseva E. S. Introduction of some species of *Astragalus* L. in the Republic of Karelia [Introduktsiya nekotorykh vidov *Astragalus* L. v Kareliyu]. *Rastitel'nye resursy*. Vol. 41. Issue 1. St. Petersburg, 2005. P. 66–71.

Поступила в редакцию 15.03.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 49–56 **Общая биология** **2016**

УДК 57.025

ДЕНИС ОЛЕГОВИЧ ГОНЧАРОВ
аспирант кафедры прикладной экологии и туризма факультета охотоведения имени В. Н. Скалона Института управления природных ресурсов, Иркутский государственный аграрный университет имени А. А. Ежевского (Иркутск, Российская Федерация)
liberty91@bk.ru

ВИКТОР ОЛЕГОВИЧ САЛОВАРОВ
доктор биологических наук, профессор кафедры прикладной экологии и туризма факультета охотоведения имени В. Н. Скалона Института управления природных ресурсов, Иркутский государственный аграрный университет имени А. А. Ежевского (Иркутск, Российская Федерация)
lesturohota@mail.ru

ДАРЬЯ ВЛАДИМИРОВНА КУЗНЕЦОВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры прикладной экологии и туризма факультета охотоведения имени В. Н. Скалона Института управления природных ресурсов, Иркутский государственный аграрный университет имени А. А. Ежевского (Иркутск, Российская Федерация)
lesturohota@mail.ru

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ АКТОВ В БРАЧНЫЙ ПЕРИОД У ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS UNDULATUS* PALLAS, 1778) В ПРИАНГАРСКИХ ЛЕСОСТЕПЯХ

Подробно описывается поведение длиннохвостых сусликов (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778), обитающих в Приангарских лесостепях, во время брачного периода. Впервые для региона определен бюджет времени, затрачиваемый животными на каждую форму поведения. Показано, что брачное поведение длиннохвостых сусликов, обитающих на разных широтах, не отличается по формам и бюджету времени. Брачный период – выход из спячки, начало и окончание брачных игр – зависит от сроков схода снежного покрова. Так, при разнице расстояния между местами обитания сусликов северо-запад – юго-восток в 270 км зверьки, обитающее южнее, выходят из спячки 20–26 марта, а обитающие севернее – на две недели позже. Основу дневного бюджета поведенческих актов самца составляют мечение нор, взаимодействие с самками и самомечение.

Ключевые слова: длиннохвостый суслик, Приангарские лесостепи, поведенческие акты, брачный период

ВВЕДЕНИЕ

У наземных беличьих стадия подготовки самцов к размножению начинается в конце лета. Перед впадением в спячку сперматогенез доходит до стадии созревания сперматозоидов, окончательное формирование которых завершается уже перед пробуждением [1], [2]. Соответственно, спаривание происходит через три-четыре дня после появления самок на поверхности и длится в среднем от 10 до 20 дней [1], [5]. Беременность сусликов длится в среднем 28–30 дней [1], новорожденные суслята выходят на поверхность в возрасте 27–28 дней, однако К. А. Казанский отмечал появление суслят на поверхности и в более раннем возрасте [2].

Разделение и описание поведенческих актов самца в брачный период по временным отрезкам позволяет определить наиболее важные их составляющие, а также показать, насколько активен самец суслика в это время. Изучение брачного поведения является актуальной темой, поскольку брачный период – это один из главных периодов в жизни животных, от которого зависит численность и качество новых поколений. Изучение брачного поведения в целом, как и отдельных его составляющих, актуально еще и потому, что оно является важным фенологическим показателем в годовом жизненном цикле вида. Сроки его наступления зависят в том числе и от внешних факторов, в первую очередь от климатических условий. Влияние изменения климата на природные комплексы и отдельные виды животных и растений сейчас активно исследуется во всем мире [4], [6], [7]. Длиннохвостый суслик в этой связи является достаточно интересным и удобным для наблюдения объектом. Существует достаточно публикаций на тему поведения сусликов в брачный период [1], [3], однако описание поведения длиннохвостого суслика именно в Приангарских степях нам не встречалось.

Цель работы – охарактеризовать брачные поведенческие акты длиннохвостого суслика, обитающего в Приангарских лесостепях.

© Гончаров Д. О., Саловаров В. О., Кузнецова Д. В., 2016

Задачи:

1) определить сроки брачного периода у длиннохвостых сусликов, обитающих в Приангарских лесостепях;

2) определить и описать характерные для брачного периода поведенческие акты у длиннохвостых сусликов, обитающих в Приангарских лесостепях;

3) проанализировать выявленные особенности в поведении или сроках брачного периода длиннохвостых сусликов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Сбор материала проводился в окрестностях пос. Самара (Иркутская область, Зиминский район) с апреля 2015 года, в окрестностях пос. Мегет (Иркутская область, Ангарский район) с марта 2015 года. Для сбора материала и последующей его обработки мы руководствовались рекомендациями Б. Б. Бадмаева, которым было описано маркировочное поведение длиннохвостого суслика, обитающего в Западном Забайкалье [1]. Среди поведенческих актов, присущих брачному периоду, выделены следующие: мечение тела, взаимодействие с самкой, мечение нор, заходы в норы, прогон чужака, а также промежуточный акт – кормежка. Также в основу сбора информации был положен метод временных срезов [10]. Суть этого метода – в «точечных» или «мгновенных» описаниях состояния наблюдаемого объекта, производимых через равные промежутки времени. При этом все, что происходит в этих промежутках, не фиксируется. Таким образом, исключается непроизвольная избирательность при описании действий животного, описание становится объективным и годным для количественного анализа. При использовании данного метода наблюдения нами практиковалась табличная форма записи, таблица была составлена с часовым интервалом записи, а поведенческие акты фиксировались условными символами. Полученные данные заносились в общую таблицу. Наблюдения вели по два человека на каждом участке, один из которых наблюдал за животными, а второй вел записи. Наблюдали при помощи бинокля levenguk 8X40, levenguk 10X25, наиболее ценные эпизоды поведения фиксировались на фотоаппарат Nikon d3100.

Наблюдения проводились нами в окрестностях пос. Мегет (52°26′18,42′′ с. ш., 104°4′27,91′′ в. д.) начиная с 20 марта 2015 года. В окрестностях пос. Самара (53°51′22,77′′ с. ш., 102° 3′32,33′′ в. д.) в это время на исследуемом участке имелся снежный покров, сусликов на поверхности еще не было. Поэтому фактическое наблюдение за животными на участке в Зиминском районе началось с 2 апреля.

Каждая группа вела наблюдение за одним территориальным самцом и его индивидуальным участком, а также за самками и конкурентами, с которыми контролируемый самец контактировал на своем участке либо на границах. Наблюдение велось весь брачный период до появления молодых суслят на поверхности. Указанные в таблицах конец и начало брачного периода были определены, в первую очередь, изменениями в поведении зверьков и примерными сроками брачного периода у сусликов, который начинается с выходом самок и заканчивается оплодотворением [1], [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При наблюдении за двумя колониями длиннохвостого суслика, расположенными на расстояние в 310 км друг от друга, удалось выявить время протекания жизненных процессов у длиннохвостых сусликов, относящихся к Иркутско-Черемховскому классу популяции [13]. Зиминский район расположен севернее Ангарского района, поэтому снежный покров держится значительно дольше. Вследствие этого у наблюдаемой нами колонии в Зиминском районе пробуждение зверьков и прохождение других процессов проходило в среднем с двухнедельным опозданием в сравнении с Ангарским.

Пробуждение сусликов – период очень растянутый, в первую очередь пробуждение зверьков зависит от погодных условий и интенсивности таяния снега. Как правило, первыми после спячки появляются самцы сусликов [1].

В колонии, наблюдаемой в окрестностях Мегета, самец длиннохвостого суслика впервые был замечен 20 марта, а в районе пос. Самара – 1 апреля. До появления самок на поверхности самцы питаются, оббегают свой индивидуальный участок, обследуют норы, стараются погреться, если день солнечный. В дни, когда пробрасывал снег, активность самцов несколько снижалась – они меньше бегали по своему участку, в основном питались или сидели подолгу у нор. При наблюдении за сусликами в те дни, когда шел дождь, активность всей колонии была низкой, зверьки в основном находились в норах. В Западном Забайкалье выход после спячки Б. Б. Бадмаев фиксировал 22 марта [1]. В популяции длиннохвостого суслика, находящейся в Якутии, в 1982 году также зарегистрирован выход самцов 21–23 марта [2]. Самки, по нашим наблюдениям и сведениям других авторов, появляются на три-четыре дня позже самцов. Так, в окрестностях Мегета самки появились 23 марта, в районе пос. Самара – 5 апреля.

Поскольку самцы, появившиеся на поверхности после спячки, уже готовы к спариванию [1], [2], можно считать данный момент началом брачного периода. Спаривание начинается через три-четыре дня после появления самок на поверхности и длится в среднем от 10 до 20 дней [1], [5]. У наблюдаемых нами колоний брачный период в среднем длился 26 дней. У длиннохвостых

сусликов, обитающих в Ангарском районе, гон закончился примерно 12–15 апреля, в Зиминском районе – 23–26 апреля. Для того чтобы показать изменения бюджета времени в течение брачного периода, мы условно разделили его на три части:

1) Начало брачного периода, обусловленное выходом самцов и самок из спячки, для Ангарского района – с 20 по 26 марта, для Зиминского района – со 2 по 8 апреля.

2) Пик брачного периода – выделен непосредственным началом спаривания особей, для Ангарского района – с 27 марта по 8 апреля, для Зиминского района – с 9 по 19 апреля.

3) Конец брачного периода мы выделили исходя из некоторого снижения активности самцов на исследуемых территориях, для Ангарского района – с 9 по 15 апреля, для Зиминского района – с 9 по 19 апреля.

Бюджет поведенческих актов самцов с моментами фиксации форм поведения в брачный период описан для Ангарского и Зиминского районов в табл. 1, 2.

Таблица 1

Бюджет времени самца с фиксациями форм поведения в брачный период поминутно в окрестностях поселка Мегет Ангарского района с 20 марта по 15 апреля 2015 года в минутах

Время наблюдений, ч.	Мечение тела			Взаимодействие с самкой			Мечение нор			Заход в норы с самкой			Прогон чужака			Кормежка			Итого		
	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода
11–12	11	15	11	4	13	3	15	19	7	3	13	2	2	7	1	2	2	6	37	69	30
12–13	10	15	5	5	17	3	11	16	8	3	15	1	2	3	2	4	3	8	35	69	27
13–14	12	15	3	6	18	6	12	14	6	4	16	4	3	5	4	5	3	10	42	71	33
14–15	11	16	6	7	18	7	12	15	12	5	17	5	4	6	4	6	4	12	45	76	46
15–16	9	15	5	10	12	6	7	10	10	7	11	5	3	4	3	5	4	11	41	56	40
16–17	5	14	5	1	8	4	4	6	8	2	7	3	1	1	2	3	3	9	16	39	31
17–18	1	2	2	0	1	2	2	2	2	0	2	1	1	1	1	1	2	3	5	10	11
Итого	59	92	37	33	87	31	63	82	53	24	81	21	16	27	17	26	21	59	221	390	218

Таблица 2

Бюджет времени самца с фиксациями форм поведения в брачный период поминутно в окрестностях поселка Самара Зиминского района со 2 по 26 апреля 2015 года в минутах

Время наблюдений, ч.	Мечение тела			Взаимодействие с самкой			Мечение нор			Заход в норы с самкой			Прогон чужака			Кормежка			Итого		
	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода	В начале брачного периода	Пик брачного периода	В конце брачного периода
11–12	10	14	10	4	13	3	15	18	7	3	13	2	2	7	1	2	2	7	36	67	30
12–13	9	15	4	5	15	3	12	16	8	3	15	2	2	3	3	4	3	8	35	67	28
13–14	10	16	4	5	17	5	12	15	6	4	16	4	3	4	3	5	3	11	39	71	33
14–15	11	16	6	8	18	7	11	14	12	5	17	5	4	6	4	6	5	12	45	76	46
15–16	8	16	4	9	13	6	7	10	10	7	12	5	3	5	2	5	4	11	39	60	38
16–17	4	14	5	1	9	4	4	6	8	2	8	4	1	2	2	4	3	8	16	42	31
17–18	1	2	2	0	2	2	2	2	2	0	2	1	1	1	1	1	2	3	5	11	11
Итого	53	93	35	32	87	30	63	81	53	24	83	23	16	28	16	27	22	60	215	394	217

С появлением самок поведение самцов становится значительно активнее и у них начинают проявляться характерные для брачного периода поведенческие акты. Территориальные самцы в начале брачного периода интенсивно перемещались по участку и метили норы своего участка, особое внимание привлекали норы, возле которых держались самки.

Мечение нор – обязательный этап брачного периода, что доказывает ярко выраженный маркировочный характер поведения. Стоит отметить, что весной норы пробуждающихся самцов и самок располагаются недалеко друг от друга. Однако при интенсивном таянии снега норки заливаются и становятся непригодными к проживанию, в результате структура популяции меняется [2], [11]. Основной вид маркировки нор сусликов производится посредством передней части тела (головы, плеча). Самец протирает боковыми сторонами передней части тела вход в норку. Из-за активного использования данного способа мечения у самца появляются за ушками проплешины (рис. 1). Также самец переносит секрет подошвенных желез при копании и царапании субстрата вблизи нор или при перемещении по территории. Мечение нор на территории самца происходит в течение всего дня, самец метит все норы, даже те, в которых не живут самки.

Рис. 1. Оголенные участки на шкуре головы в результате протирания о субстрат при мечении нор (в окрестностях поселка Мегет Ангарского района, 2 апреля 2015 года)

Мечение входа норы на сусликовинах почти обязательно сопровождалось входом в нее, на эту деятельность в пик брачного периода у самцов затрачивалось в среднем за семь часов наблюдений около 15 % времени для окрестностей поселка Мегет и поселка Самара, что также отмечалось Б. Б. Бадмаевым для длиннохвостых сусликов, у которых на данную форму поведения приходилось 10,8 % времени [1]. В брачный период самца очень легко отличить от самки из-за оголенных участков на шкуре.

Взаимодействия самца с самками в брачный период разнообразны. На первоначальном этапе брачного периода, когда самец подбегает к норе, самка обычно забегает в норку, но неглубоко, самец, осмотревшись столбиком, забегает в норку, однако самка шипением и фырканьем прогоняет его из норы, иногда кусая и выталкивая передними лапками. При этом самец агрессии к самке не проявлял, а лишь метил вход норы и убегал к следующим.

Когда самка становится готова к спариванию, поведение ее меняется. При приближении самца зверьки издают более мирные звуки, и самка не убегает в норку, как раньше. Подход осуществлялся боком с дугообразно изогнутым туловищем и поднятым хвостом. Положение партнеров «реципрокное», то есть голова каждой особи расположена у хвоста другой, а изогнутый хвост самца направлен под углом к голове партнера [1]. Взаимодействие такого рода помогает самцу получить ольфакторную информацию – понять готовность самки к спариванию.

На взаимодействие с самкой самец в окрестностях поселка Мегет тратил в пик брачного периода около 20 % из общего поведенческого репертуара с 11 до 18 часов, самцы, обитающие в окрестностях поселка Самара, – 20,7 %. В Западном Забайкалье самцы тратили на данный акт 33,8 % времени [1]. Стоить отметить взаимоотношение самок с самцами. Так, самки, только появившиеся на поверхности после спячки, относились к самцу довольно агрессивно – отталкивали лапками, кидались на них, урчали, не пуская в нору (рис. 2).

Рис. 2. Взаимодействие брачных партнеров длиннохвостого суслика в начале брачного периода (в окрестностях поселка Самара Зиминского района, 6 апреля 2015 года)

Примерно через четыре-пять дней самки начинали относиться к самцу значительно терпимее, он без труда мог попасть в нору, а урчание в норе становилось более дружелюбным, такое же поведение описывал в своей книге Б. Б. Бадмаев [1]. Заход в норы с самкой у самцов в пик брачного периоде, наблюдаемый в Ангарском районе, занимал 19 % за семь часов наблюдений, в Зиминском – 20 %. При схожих наблюдениях Б. Б. Бадмаев в Западном Забайкалье фиксировал

25,5 % из бюджета поведенческих актов самца также за семь часов наблюдений [1]. На индивидуальном участке наблюдаемого нами самца в Ангарском районе находилось пять самочек, к трем из них у самца был наибольший интерес. Видимо, это объяснялось возрастом самок и их готовностью к спариванию.

Мечение тела или самомечение зверек производит посредством имеющихся у него желез [12]. Представляет оно собой касание передними лапками желез, находящихся в углу рта, затем зверек лапками потирает голову, как бы умывая. После этого лапки быстро касаются верхней части туловища и брюшка, затем, изгибаясь, потирают бока. В конце самомечения суслик проводит лапками по хвосту от начала до конца. Данный акт у самца обязателен перед и после взаимодействия с самкой, а также после прогона с территории чужака.

На такой важный поведенческий акт, как самомечение, самцы длиннохвостого суслика в пик брачного периода тратили около 21 % бюджета времени в окрестностях поселка Мегет, а самцы, живущие в окрестностях поселка Самара, – в среднем 22 % на протяжении наблюдений. Б. Б. Бадмаев в своем районе исследования отмечал, что самец тратил на данный акт 8 % бюджета в среднем за 7 часов. Самец совершал данное действие обязательно после прогона чужака, взаимодействия с самкой или при очередном перемещении по своей территории. Процесс самомечения подробно описан Б. Б. Бадмаевым [1].

Брачный период требует больших энергозатрат, в первую очередь от самца. Кормежка представляет собой короткие остановки во время выполнения других поведенческих актов в брачный период. Учитывая, что в данное время добыть пропитание довольно-таки сложно, растительной пищи еще нет, суслики питаются корнями растений, остатками прошлогодней травы, личинками насекомых, также при нашем наблюдении самец питался останками водяной крысы. Самки, наоборот, активно питаются после выхода из нор. По нашему мнению, а также мнению других авторов [1], [2], большие размеры и большие запасы жиров, по сравнению с самкой, позволяют самцу длиннохвостого суслика быть активным на протяжении всего брачного периода.

На кормежку в пик брачного периода приходилось всего по 6 % из бюджета поведенческих актов за время наблюдений для районов нашего исследования. В Западном Забайкалье Б. Б. Бадмаев отмечал, что в начале брачного периода самцы тратили в среднем 16 % бюджета времени [1]. По нашим наблюдениям, самцы могли останавливаться, не добегая до норки, и начинать кормиться, либо во время ожидания, когда самка вылезет из норки, либо после взаимодействия с самкой. Самки же, наоборот, питались постоянно, но только рядом с норкой. Можно даже сказать, что на начало брачного периода в дневное время они тратили на кормежку до 50 % бюджета.

У множества животных, в том числе и у длиннохвостых сусликов, существует конкуренция. Право взаимоотношения с самкой получает наиболее сильный соперник. В нашем случае наблюдаемые нами самцы за период наблюдений многократно прогоняли чужаков со своей территории. Выглядело это следующим образом: если самец замечает чужака на своей территории, то он бежит к нему с целью прогнать, даже если при этом он каким-либо образом взаимодействует с самкой. При этом создавались различные ситуации: чужак убегал при виде хозяина без каких-либо физических контактов, либо самцы могли вступать в схватку. Данные стычки почти всегда сопровождались укусами, о чем свидетельствуют кровавые раны у самца, за которым велось наблюдение, мы могли рассмотреть их отчетливо через бинокль.

Прогон чужака – явление, зависимое от плотности населения колонии, при нашем наблюдении самец, живущий в окрестностях поселка Мегет, в пик брачного периода на прогон чужака тратил в среднем 6 % времени за весь срок наблюдений, самец, обитающий в окрестностях поселка Самара, также тратил около 6 % в течение семи часов наблюдений. Б. Б. Бадмаев же отмечал в своей книге 4,18 % бюджета времени [1]. Кажется, что это мало, на самом деле этого более чем достаточно для получения увечий, травм в жестких стычках. У наблюдаемого нами самца в Ангарском районе была серьезная рана в области шеи.

Активность самца также выдает его участок, который в результате множества перемещений и действий приобретает заметные внешние изменения. Такие же изменения фиксировал и описывал Б. Б. Бадмаев [1]. Становятся заметны многочисленные тропки, которые соединяют норы на участке (рис. 3). Размеры участков разнятся, у наблюдаемого нами самца в Ангарском районе участок был площадью примерно 5500 м^2, а у самца в Зиминском районе – несколько меньше, около 4800 м^2.

Наши наблюдения показывают, что самец посещал каждую норку на своем участке в течение нескольких часов, по нашим наблюдениям, большее внимание и большее время он затрачивал именно на те норы, которыми пользовались самки, находящиеся на его участке (см. рис. 3). Всего участок населяло пять самок. Чаще всего самец посещал норы с первой по шестую, которые населяли более взрослые и крупные самки. Самец в меньшей степени уделял внимание самкам, которые пользовались норами № 7–8 и № 9–10, они были меньше по своим размерам, что может свидетельствовать о приоритете спаривания самца с более взрослыми и крупными

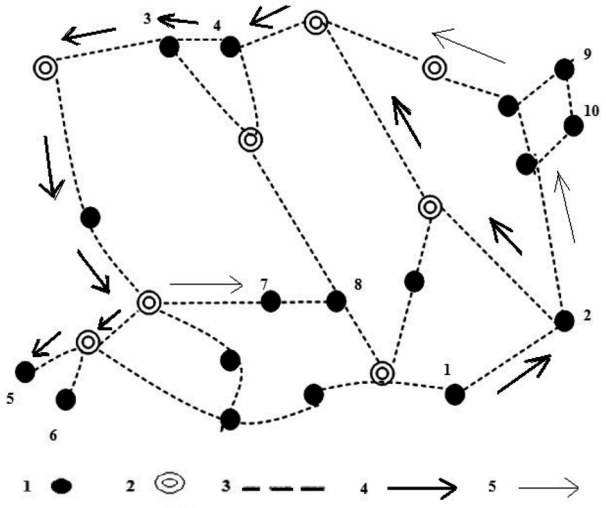


Рис. 3. Тропинки на исследуемом участке обитания длиннохвостых сусликов в брачный период, соединяющие норы (Ангарский район): 1 – вход в норы; 2 – вход в жилые норы; 3 – тропки; 4 – наиболее частые перемещения самца; 5 – менее частые перемещения самца; цифрами обозначены номера нор

самками. Остальные норы самец также посещал, но реже, обследовал, метил и бежал к следующим.

Гон у наблюдаемых нами колоний длился в среднем 26 дней. У длиннохвостых сусликов, обитающих в Ангарском районе, гон закончился примерно 12–15 апреля, в Зиминском районе – 23–26 апреля. Примерно с этого времени поведение животных изменилось. У самцов снизились активность и интерес к самкам, самки, с увеличением сроков беременности, все реже стали появляться на поверхности. Снижение активности самцов в конце брачного периода описывают и другие авторы [1].

Основу дневного бюджета поведенческих актов самцов длиннохвостого суслика в конце брачного периода составляет питание (рис. 4, 5). Остальные поведенческие акты, присущие брачному периоду (мечение нор, взаимодействие с самками, прогон чужаков и самомечение), мало проявляются либо носят скорее случайный характер.

Зная сроки беременности длиннохвостых сусликов (28–30 дней) [2], мы можем определить примерное рождение суслят в Ангарском районе – это 8 мая, а в Зиминском районе – 19 мая. Молодые зверьки появляются на поверхности на 27–28-й день после рождения [2], так, впервые мы увидели молодых на поверхности в Ангарском районе 4 июня, а в Зиминском районе – 14 июня. Конечно, выход суслят был не массовым, в течение последующих двух недель появлялись новые, что говорит о неравномерности оплодотворения самочек, живущих в наблюдаемых колониях.

Основу дневного бюджета поведенческих актов самца длиннохвостого суслика составляют мечение нор, взаимодействие с самками и самомечение. Эти поведенческие акты можно охарактеризовать как маркировочное поведение. Данное поведение хорошо описал Б. Б. Бадмаев для длиннохвостого суслика, обитающего в Забайкалье. Такое поведение приводит к образованию запахового (феромонального) фона на индивидуальном участке. По мнению исследователей, занимавшихся данным вопросом, маркировочное поведение самцов длиннохвостого суслика явля-

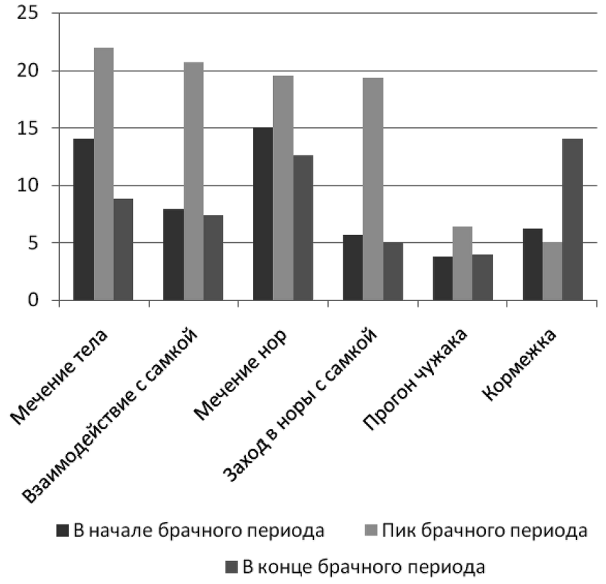


Рис. 4. Активность длиннохвостого суслика в окрестностях поселка Мегет в брачный период с 11:00 до 18:00 в процентах

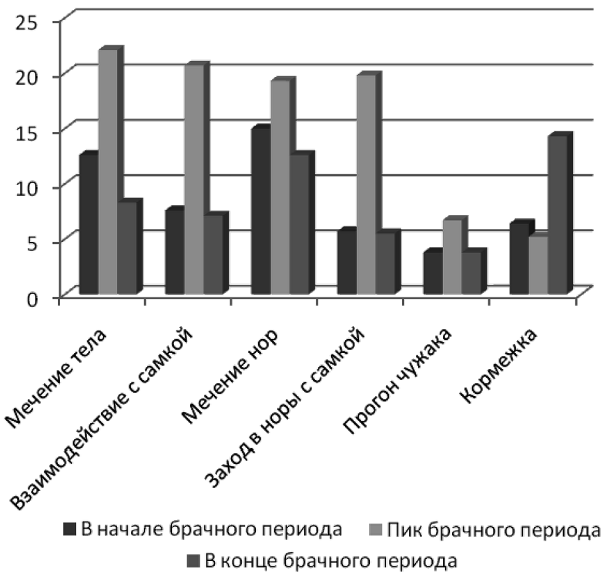


Рис. 5. Активность длиннохвостого суслика в окрестностях поселка Самара в брачный период с 11:00 до 18:00 в процентах

ется механизмом синхронизации репродуктивных циклов сусликов [1]. Также маркировочное поведение служит для отпугивания соперников и обозначения территории.

ВЫВОДЫ

1. Общий характер репродуктивного поведения у длиннохвостого суслика сходен в различных частях ареала.

2. Наибольшую часть времени самцы длиннохвостого суслика в период размножения используют для взаимодействия с самкой и заходом в норки, где живут самки. Меньше всего времени в этот период приходится на питание.

3. Начало брачного периода совпадает со сходом снежного покрова и в Приангарских лесостепях растягивается более чем на две недели.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бадмаев Б. Б. Длиннохвостый суслик в условиях Западного Забайкалья. Новосибирск: Наука, 2007. 108 с.
2. Винокуров В. Н., Ахременко А. К. Популяционная экология длиннохвостых сусликов Якутии. Якутск, 1982. 164 с.
3. Громов И. М., Бибиков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 2. М.: Наука, 1965. С. 163–212.
4. Жеребцов Г. А., Коваленко В. А., Молодых С. И., Рубцова О. А. Закономерности климатических изменений в XX в. и основные физические процессы, ответственные за эти изменения // Известия Иркутского государственного университета. Сер. «Науки о Земле». 2011. Т. 4. № 1. С. 87–108.
5. Коваленко С. А., Павлов А. С. Биология и биоценотическое значение длиннохвостого суслика в лесостепных формациях Кузбасса // Наука и студенты: новые идеи и решения: Сборник материалов X внутривузовской научно-практической студенческой конференции, Кемерово 2011. Кемерово: Издание Кемеровского ИИО, 2011. С. 106–143.
6. Кострова С. С., Майер Х., Чаплыгин Б., Безрукова Е. В., Тарасов П. Е., Кузьмин М. И. Реконструкция климата Забайкалья в голоцене на основе изотопно-кислородного анализа створок ископаемых диатомовых водорослей оз. Котокель // Доклады Академии наук. 2013. Т. 451. № 1. С. 76–80.
7. Латышева И. В., Белоусова Е. П., Олемской С. В., Латышев С. В., Лощенко К. А. Современные особенности распределения потоков влаги на территории Евразии // Известия Иркутского государственного университета. Сер. «Науки о Земле». 2010. Т. 3. № 1. С. 62–79.
8. Латышева И. В., Белоусова Е. П., Олемской С. В., Лощенко К. А. Современные изменения климата на территории Иркутской области // Известия Иркутского государственного университета. Сер. «Науки о Земле». 2010. Т. 3. № 2. С. 110–125.
9. Маркировочное поведение. Биология для абитуриентов и учителей. Биология. 2014 [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://jbio.ru/markirovochnoe-povedenie (дата обращения 15.04.2016).
10. Попов В. В., Верхуцкий В. В., Попов Д. Б. Ранневесенний период жизни длиннохвостого суслика // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 3. С. 38–42.
11. Рожнов В. В. Маркировочное поведение // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М., 1988. Т. 15. С. 152–203.
12. Скурат Л. Н. Специфические пахучие железы грызунов сем. беличьи // Труды научной конференции молодых ученых. М., 1970. С. 63–65.
13. Холин А. В. К распространению длиннохвостого суслика в Южном Прибайкалье // Проблемы экологии: Чтения памяти проф. М. М. Кожова: Тез. докл. Междунар. научн. конф. и междунар. шк. для мол. ученых. Иркутск: Изд-во ИГУ, 2010. С. 188–189.

Goncharov D. O., Irkutsk State Agrarian University named after A. A. Ezhevsky (Irkutsk, Russian Federation)
Salovarov V. O., Irkutsk State Agrarian University named after A. A. Ezhevsky (Irkutsk, Russian Federation)
Kuznetzova D. V., Irkutsk State Agrarian University named after A. A. Ezhevsky (Irkutsk, Russian Federation)

BEHAVIORAL ACTS' DISTRIBUTION OF THE LONG TAILED GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS UNDULATUS*) DURING ITS MATING SEASON IN ANGARA FOREST-STEPPE AREAS

Research data on behavioral patterns of the long-tailed ground squirrel (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) during its mating season in the Angara steppe-forest zone are presented in the article. Investigations were carried out on two test sites, which are located at the distance of 300 km from each other. Observations showed that the mating behavior of the long-tailed ground squirrels (forest-steppe Priangarskaya) inhabiting the areas of different latitudes does not differ by behavioral patterns and time budget. The long-tailed ground squirrels of the Trans-Baikal region demonstrated the same behavioral patterns. It was noted that the termination of the species' hibernation period, the beginning and the ending of their mating activity depends on the timing of snowmelt. For example, ground squirrels inhabiting the territory of the village Meget terminate their hibernation two weeks earlier than the squirrels inhabiting the territory near the village Samara (located 270 km to the north-west).

Key words: long-tailed ground squirrel, Angara forest, marking behavior, behavioral acts, budget time

REFERENCES

1. Badmaev B. B. *Dlinnokhvostyy suslik v usloviyakh Zapadnogo Zabaykal'ya* [Long-tailed ground squirrel in the Western TRANS-Baikal area]. Novosibirsk, 2007. 108 p.

2. Vinokurov V. N., Akhremenko A. K. *Populyatsionnaya ekologiya dlinnokhvostykh suslikov Yakutii* [Population ecology of long-tailed ground squirrels Yakutia]. Yakutsk, 1982. 164 p.
3. Gromov I. M., Bibikov D. I., Kalabukhov N. I., Meyer M. N. *Fauna SSSR. Mlekopitayushchie* [Fauna of the USSR. Mammals]. Moscow, 1965. Vol. 3. Issue 2. P. 163–212.
4. Zherebtsov G. A., Kovalenko V. A., Molodykh S. I., Rubtsova O. A. Patterns of climate change in the XX century, then the basic physical processes responsible for these changes [Zakonomernosti klimaticheskikh izmeneniy v XX v. i osnovnye fizicheskie protsessy, otvetstvennye za eti izmeneniya]. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. "Nauki o Zemle"* [The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Earth Sciences"]. 2011. Vol. 4. № 1. P. 87–108.
5. Kovalenko S. A., Pavlov A. S. Biology and biocenotic value of the long-tailed ground squirrel in the forest-steppe formations of the Kuznetsk basin [Biologiya i biotsenoticheskoe znachenie dlinnokhvostogo suslika v lesostepnykh formatsiyakh Kuzbassa]. *Nauka i studenty: novye idei i resheniya: Sbornik materialov X vnutrivuzovskoy nauchno-prakticheskoy studencheskoy konferentsii, Kemerovo 2011.* Kemerovo, 2011. P. 106–143.
6. Kostrova S. S., Mayer Kh., Chaplygin B., Bezrukova E. V., Tarasov P. E., Kuz'min M. I. Climate reconstruction of Trans-Baikal in the Holocene based on oxygen isotope analysis of fossil diatoms flaps Lake. Kotokel [Rekonstruktsiya klimata Zabaykal'ya v golotsene na osnove izotopno-kislorodnogo analiza stvorok iskopaemykh diatomovykh vodorosley oz. Kotokel']. *Doklady Akademii nauk* [Reports of the Academy of Sciences]. 2013. Vol. 451. № 1. P. 76–80.
7. Latysheva I. V., Belousova E. P., Olemskoy S. V., Latyshev S. V., Loshchenko K. A. Modern features of the distribution of water flows in Eurasia [Sovremennye osobennosti raspredeleniya potokov vlagi na territorii Evrazii]. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. "Nauki o Zemle"* [The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Earth Sciences"]. 2010. Vol. 3. № 1. P. 62–79.
8. Latysheva I. V., Belousova E. P., Olemskoy S. V., Loshchenko K. A. Modern climate change on the territory of of Irkutsk region [Sovremennye izmeneniya klimata na territorii Irkutskoy oblasti]. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. "Nauki o Zemle"* [The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Earth Sciences"]. 2010. Vol. 3. № 2. P. 110–125.
9. *Markirovochnoe povedenie. Biologiya dlya abiturientov i uchiteley* [Marking behavior. Biology for students and teachers]. Available at: http://jbio.ru/markirovochnoe-povedenie (accessed 15.04.2016).
10. Popov V. V., Verzhutskiy V. V., Popov D. B. The early spring period in the life of long-tailed souslik [Rannevesenniy period zhizni dlinnokhvostogo suslika]. *Byulleten' MOIP. Otd. boil.* 1990. Vol. 95. № 3. P. 38–42.
11. Rozhnov V. V. Marking behavior [Markirovochnoe povedenie]. *Itogi nauki i tekhniki. Zoologiya pozvonochnykh.* Moscow, 1988. Vol. 15. P. 152–203.
12. Skurat L. N. The structure and significance of specific skin glands of rodents [Spetsificheskie pakhuchie zhelezy gryzunov sem. belich'i]. *Trudy nauchnoy konferentsii molodykh uchenykh* [Proceedings of scientific conference of young scientists]. Moscow, 1970. P. 63–65.
13. Kholin A. V. The distribution of long-tailed souslik in the southern Baikal region [K rasprostraneniyu dlinnokhvostogo suslika v Yuzhnom Pribaykal'e]. *Problemy ekologii: Chteniya pamyati prof. M. M. Kozhova: Tez. dokl. Mezhdunar. nauch. konf. i mezhdunar. shkoly dlya molodykh uchenykh.* Irkutsk, 2010. P. 188–189.

Поступила в редакцию 05.04.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 57–62 **Общая биология** **2016**

УДК 595.789(470.22)

ВЯЧЕСЛАВ ВАСИЛЬЕВИЧ ГОРБАЧ
доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
gorbach@psu.karelia.ru

БУЛАВОУСЫЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ (LEPIDOPTERA, PAPILIONOIDEA) КАРЕЛЬСКОГО РЕГИОНА: II. Аннотированный список Nymphalidae

Обобщены данные о фауне булавоусых чешуекрылых Республики Карелия и сопредельных территорий. Всего в список включено 89 видов, еще 19 видов известны для карельских биогеографических районов Финляндии и Ленинградской области. Приведена вторая часть списка, посвященная нимфалидам. Дана краткая характеристика распространения каждого вида в рассматриваемом регионе.

Ключевые слова: дневные бабочки, видовой состав, распространение видов, Восточная Фенноскандия

В статье представлена вторая половина списка булавоусых чешуекрылых Карельского региона. Нумерация видов продолжает первую часть [3]. Виды, неизвестные для Республики Карелия, также не имеют порядковых номеров и обозначены прочерком (–). В скобках даны порядковые номера соответствующих видов по каталогу чешуекрылых России [5]. Номенклатура соответствует каталогу, с той лишь разницей, что в состав семейства Nymphalidae включены сатириды, мелкие перламутровки не дифференцированы на клоссиан (*Clossiana spp.*) и болорий (*Boloria spp.*) и рассматриваются в рамках единого рода *Boloria*. Обозначения упомянутых в тексте биогеографических районов исследуемого региона даны на рисунке.

Семейство **NYMPHALIDAE** Swainson, 1827 – НИМФАЛИДЫ

47. (11275) *Apatura ilia* ([Denis & Schiffermüller], 1775)

На исследуемой территории вид, вероятно, представлен расселяющимися особями. Первая бабочка в Восточной Фенноскандии была отмечена в 2002 году. Начиная с 2010 года численность заметно выросла. В настоящее время в юго-западных районах регистрируют до сотни и более особей за сезон. Вид регулярно встречается на юго-восточном побережье Онежского озера и в Восточном Приладожье [2], [10].

48. (11277) *Apatura iris* (Linnaeus, 1758)

В прошлом веке в Восточной Фенноскандии встречались немногие особи. Вид был известен из Прионежья [1: *Kon*, Петрозаводск], с Карельского перешейка [11], [14] и прибрежных районов Финского залива [16]. В 2000-х годах началась активная экспансия вида в северном направлении, наиболее благоприятными стали сезоны 2004–2006 и 2010–2015 годов [19]. Теперь вид регулярно попадается в юго-западных районах, известен из Северного и Восточного Приладожья [10] и Северо-Западного Прионежья (Кончезеро, Марциальные Воды). Не исключено, что в настоящее время высокая численность, помимо увеличения интенсивности миграционных потоков, обусловлена успешным развитием местных поколений. Встречается по дорогам, проходящим через лиственные и смешанные леса.

49. (11295) *Limenitis camilla* (Linnaeus, 1764)

Первые расселяющиеся бабочки в Восточной Фенноскандии отмечены в 2003 году. К настоящему времени вид известен по нескольким экземплярам из финляндских районов Фенноскандии

Биогеографические районы рассматриваемой территории: *Kk* – Karelia keretina, *Kpoc* – K. pomorica occidentalis, *Kpor* – K. pomorica orientalis, *Kb* – K. borealis, *Kon* – K. onegensis, *Kton* – K. transonegensis, *Kp* – K. pudogensis, *Kl* – K. ladogensis, *Kol* – K. olonetsensis, *Ka* – K. australis, *Ik* – Istmus karelicus; точками показана граница Фенноскандии с Русской равниной

© Горбач В. В., 2016

[19] и Восточного Приладожья, в том числе и по перезимовавшей (?) гусенице [10: *Kon*, Маячино, 21.VI.2012]. Встречается в лиственных и смешанных лесах.

50. (11300) *Limenitis populi* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен к северу до 65° с. ш., населяет смешанные и лиственные леса. В последние годы граница ареала вида в Финляндии сместилась к северу более чем на 200 км [19].

51. (11322) *Nymphalis antiopa* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен по всей территории, населяет смешанные и лиственные леса.

– (11323) *N. polychloros* (Linnaeus, 1758)

Известен по единичным экземплярам из сопредельных районов Южной Финляндии [16], [19] и с Карельского перешейка [11]. В Фенноскандии представлен расселяющимися особями.

– (11324) *N. vaualbum* ([Denis & Schiffermüller], 1775)

Вид известен по единичным экземплярам из сопредельных районов Южной Финляндии [16], [19] и с Карельского перешейка [6], [11]. В Фенноскандии представлен расселяющимися особями.

52. (11325) *N. xanthomelas* (Esper, [1781])

До последнего времени вид был известен по единичным экземплярам из юго-западных районов Восточной Фенноскандии [6], [11], [16] и Петрозаводска. В сезоны 2012–2013 годов на юге Финляндии зарегистрировано более тысячи особей [19], бабочки попадались и в Восточном Приладожье [10]. На исследуемой территории, по-видимому, представлен расселяющимися особями.

53. (11328) *N. urticae* (Linnaeus, 1758)

Один из наиболее многочисленных видов в культурных ландшафтах. Распространен по всей территории.

54. (11330) *N. io* (Linnaeus, 1758)

Распространен к северу до 65° с. ш., встречается в культурном ландшафте. В прошлом веке бабочки регулярно попадались лишь на юге (до 62° с. ш.), уже из Прионежья вид был известен по единичным находкам. В 2000-х годах началась активная экспансия в северном направлении, число регистрируемых особей выросло более чем на порядок. Наиболее благоприятным для вида стал сезон 2005 года, высокую численность отмечали также в 2001–2004, 2006, 2009, 2010 годах [19]. Увеличение встречаемости, по-видимому, обусловлено успешной перезимовкой бабочек в местных условиях.

55. (11331) *Polygonia c-album* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен к северу до 65° с. ш., приурочен к открытым стациям в смешанных и лиственных лесах.

56. (11338) *Vanessa atalanta* (Linnaeus, 1758)

Встречается по всей территории, преимущественно в культурном ландшафте. За последнюю четверть века наиболее благоприятным для вида стал сезон 1998 года, высокую численность отмечали также в 1994, 1999, 2000, 2009, 2010, 2011 годах [19].

57. (11338) *V. cardui* (Linnaeus, 1758)

Встречается по всей территории, преимущественно в культурном ландшафте. За последнюю четверть века наиболее благоприятным для вида был сезон 2009 года [19].

58. (11342) *Araschnia levana* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен к северу до 65° с. ш., приурочен к открытым стациям в смешанных и лиственных лесах. В конце прошлого века началась активная экспансия бабочек из Северного Приладожья на запад. К настоящему времени вид колонизировал весь юго-восток Финляндии и местами достиг Ботнического залива Балтийского моря [19].

59. (11345) *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775)

В Восточной Фенноскандии вид распространен локально по югу – от прибалтийско-приладожских районов до Присвирья [11], [15], [16]. Населяет суходольные лесные луга и вырубки.

60. (11349) *E. maturna* (Linnaeus, 1758)

Распространение вида ограничено среднетаежной подзоной, населяет разнообразные луга и открытые стации в лесах.

– (11357) *M. cinxia* (Linnaeus, 1758)

Отмечен для балтийского о-ва Гогланд (*Ka*) [11]. На Аландских о-вах и юге Ленинградской области населяет сухие луга.

– (11358) *M. diamina* (Lang, 1789)

Известен по единичным экземплярам из сопредельных районов Южной Финляндии [19]. На юге Ленинградской области приурочен к луговым местообитаниям [11], [16].

61. (11359) *M. dydima* (Lang, 1789)

В Фенноскандии известен по единственному экземпляру из Северного Приладожья [13: Pitkäranta (Питкяранта), 1936]. На юге Ленинградской области населяет сухие луга на песчаных почвах и открытые стации в сухих сосняках [4], [11].

– (11365) *M. phoebe* ([Denis & Schiffermüller], 1775)

В Фенноскандии известен по единственному экземпляру с Карельского перешейка [11: *Ik*, Юкки, 1893]. На юге Ленинградской области населяет сухие луга на песчаных почвах и открытые стации в сухих сосняках [4], [11].

62. (11374) *Melitaea athalia* (Rottemburg, 1775)

Распространение вида ограничено среднетаежной подзоной, населяет разнообразные луга и открытые стации в лесах.

63. (11407) *Boloria aquilonaris* (Stichel, 1908)

Вид распространен по всей территории, один из обычнейших обитателей сфагновых болот, иногда встречается на заболоченных лугах.

– (11388) *B. dia* (Linnaeus, 1767)

Известен по единственному экземпляру с Карельского перешейка [11: *Ik*, западный берег

Кавголовского оз., 1992]. В Фенноскандии, помимо этого, отмечен лишь в Дании [12]. На юге Ленинградской области встречается локально на сырых лугах [4].

64. (11391) *B. eunomia* (Esper, [1799])

Вид распространен по всей территории, один из обычнейших обитателей сфагновых болот.

65. (11392) *B. euphrosyne* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен по всей территории, населяет влажные лесные луга, окрайки сфагновых болот.

66. (11393) *B. freija* (Thunberg, 1791)

Встречается по всей территории, представлен локальными популяциями, приуроченными к морошковым болотам. На российских территориях ранее был отмечен как вид с умеренной численностью для многих мест от Присвирья до Сегозера и Повенца [15] и как очень редкий для Карельского перешейка [6]. Сейчас известен из заповедника «Кивач» (*Kon*), где населяет почти все подходящие болота, и по единичным находкам с Карельского перешейка [14].

67. (11394) *B. frigga* (Thunberg, 1791)

Все сказанное о встречаемости и биотопических предпочтениях *B. freija* справедливо и для этого вида с той лишь разницей, что в заповеднике «Кивач» он был отмечен лишь однажды, в 1980 году [7].

68. (11401) *B. selene* ([Denis & Schiffermüller], 1775)

Вид распространен по всей территории, населяет разнообразные луга, чаще суходольные, открытые лесные местообитания.

– (11403) *B. thore* (Hübner, [1803])

Вид известен по локальным популяциям из приграничного района на юго-востоке Финляндии (*Kb*) [16], [19] и по единичным находкам с Карельского перешейка [6: *Ik*, Левашово, Юкки]. Встречается на влажных лугах с купальницей, расположенных вблизи водоемов и по окрайкам сфагновых болот.

69. (11404) *B. titania* (Esper, [1793])

Вид известен из Приладожья и Заонежья [15]. В настоящее время найден в заповеднике «Кивач», окрестностях Викшицы, Малой Гомсельги и Петрозаводска (*Kon*) [3]. В Финляндии популяции *C. titania* локализованы в двух местностях вблизи юго-восточной границы страны [17]. Встречается на сходольных лесных лугах и олуговевших вырубках.

70. (11419) *Brenthis ino* (Rottemburg, 1775)

Один из наиболее многочисленных видов в лесных ландшафтах. Распространен к северу до 65° с. ш., населяет разнообразные луга, чаще лесные влажноразнотравные и осоково-разнотравные.

71. (11422) *Issoria lathonia* (Linnaeus, 1758)

Встречается в культурном ландшафте южных районов, к северу проникает до Заонежья. В середине прошлого века в среднетаежной подзоне вид был довольно обычен [15], сейчас, как правило, попадаются единичные особи. За последнюю четверть века наиболее благоприятным для вида стал сезон 2002 года, более высокая, чем обычно, численность была также в 1994, 1995, 2010 и 2011 годах [19].

72. (11424) *Argynnis adippe* ([Denis & Schiffermüller], 1775)

Вид распространен в среднетаежной подзоне, населяет разнообразные луга, чаще суходольные.

73. (11425) *A. aglaja* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен к северу до 65° с. ш., населяет разнообразные луга, чаще лесные.

– (11429) *A. laodice* (Pallas, 1771)

Вид известен из карельских районов Ленинградской области и Юго-Восточной Финляндии. В Фенноскандии, по-видимому, представлен расселяющимися особями, однако не исключено, что в Присвирье существуют местные популяции. На юге Ленинградской области предпочитает заболоченные луга [11].

74. (11431) *A. niobe* (Linnaeus, 1758)

До середины прошлого века вид был достаточно широко распространен в южных районах, доходя на севере до Заонежья [15]. В настоящее время достоверно известен только с о. Валаам (*Kl*, Ладожское озеро), где населяет открытые сухие местообитания, преимущественно луговины, приуроченные к скальным обнажениям [2].

– (11432) *Argynnis pandora* ([Denis & Schiffermüller], 1775)

Из Восточной Фенноскандии вид известен по единственному экземпляру с Карельского перешейка [13: *Ik*, Kivennappa (Первомайское), 1934]. Экземпляр, первоначально определенный как *A. paphia* f. *valesina,* хранится в коллекции Музея естествознания Хельсинкского университета (K. Saarinen, личн. сообщ.).

75. (11433) *Argynnis paphia* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен в среднетаежной подзоне, населяет открытые местообитания в лесах, чаще злаково-разнотравные и влажноразнотравные луга и олуговевшие вырубки.

76. (11458) *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758)

Встречается локально в южных районах, проникая к северу до Заонежья. Населяет полузатененные стации в разнотравных лесах.

77. (11460) *Lasiommata maera* (Linnaeus, 1758)

Вид распространен в среднетаежной подзоне, населяет открытые и полузатененные стации в лесах, суходольные луга.

78. (11462) *L. petropolitana* (Fabricius, 1787)

Вид распространен по всей территории, населяет открытые и полузатененные стации в лесах.

– (11464) *Lopinga achine* (Scopoli, 1763)

Встречается локально на юге Финляндии и на Карельском перешейке [14], [16]. Приурочен к тенистым дорогам, рединам и другим полузатененным стациям в смешанных и лиственных лесах.

79. (11482) *Coenonympha glycerion* (Borkhausen, 1788)

Распространен в среднетаежной подзоне, населяет суходольные луга.

– (11483) *C. hero* (Linnaeus, 1761)

Вид известен по нескольким экземплярам с Карельского перешейка. В Ленинградской области встречается локально, в заболоченных и сухих сосняках [4], [11].

80. (11486) *C. pamphilus* (Linnaeus, 1758)

По данным прошлого века, вид распространен по всей территории российской части Восточной Фенноскандии [15], [18]. В настоящее время достоверно известен из юго-восточного Прионежья и западных приграничных районов от Ленинградской до Мурманской области (Карельский перешеек, Светогорск, Валаам, Толвоярви, Костомукша, Алакуртти), где местами вполне обычен [3], [8], [9]. Приурочен к открытым стациям в сосняках, пустошным и суходольным лесным лугам.

81. (11488) *C. tullia* (Müller, 1764)

Вид распространен по всей территории, приурочен к сфагновым болотам.

82. (11494) *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758)

Один из наиболее многочисленных видов в культурных ландшафтах. На севере доходит до 65° с. ш., предпочитает мезофильные луга.

83. (11496) *Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758)

Встречается локально в южных районах. На севере проникает до Заонежья, где населяет мезофильные и сухие луга в культурных ландшафтах.

84. (11501) *Hyponephele lycaon* (Rottemburg, 1775)

Известен из Восточного Приладожья и Заонежья по старым материалам [15: *Kol*, Салми; *Kon*, Петрозаводск, Шуньга]. Местами обычен на Карельском перешейке [11], имеются материалы из Присвирья, где бабочки хоть и нечасто, но регулярно встречаются у границ Фенноскандии. В Финляндии последняя популяция вымерла к 1936 году [16], в настоящее время на юго-востоке страны попадаются единичные особи [19]. Встречается по открытым сухим местам в сосняках и пустошным лугам.

85. (11512) *Erebia disa* (Thunberg, 1791)

Вид известен по единственному экземпляру из Северо-Западной Карелии [18: *Kpoc*, Uhta: Korpijarvi (Калевала: Корпиозеро)]. В Лапландии населяет различные типы тундр и кустарничково-сфагновые болота.

86. (11515) *E. embla* (Thunberg, 1791)

Вид распространен по всей территории. Населяет осоково-сфагновые болота, предпочитая участки, облесенные елью.

87. (11517) *E. euryale* (Esper, [1805])

По сборам прошлого века указан в качестве вида с умеренной численностью для территории Петрозаводск – Суоярви – Медвежьегорск [15]. В настоящее время достоверно известен по локальным популяциям из заповедника «Кивач» (*Kon*) и с юго-восточного побережья Онежского озера (*Kton*, Бесов Нос), где встречается на влажных и мезофильных лесных лугах и полянах на участках с еловыми древостоями. Вид отсутствует в Ленинградской области, из Финляндии известен по единственному экземпляру [19: *Kb*, Lieksa, 1936].

88. (11526) *E. ligea* (Linnaeus, 1758)

Один из наиболее многочисленных видов в лесных ландшафтах по всей территории. Населяет открытые лесные местообитания, предпочитая влажные луга.

89. (11556) *Oeneis jutta* (Hübner, [1806])

Вид распространен по всей территории, населяет сфагновые болота, облесенные сосной.

– (11584) *Hipparchia semele* (Linnaeus, 1758)

Распространение вида в Восточной Фенноскандии ограничено прибалтийскими районами Финляндии и Ленинградской области [11], [16]. Приурочен к сухим соснякам, где встречается на полянах, просеках и других открытых и полузатененных местах.

Таким образом, 43 вида нимфалид известны с территории Республики Карелия, еще 12 видов найдены в карельских биогеографических районах за ее пределами. Представленный в двух частях список булавоусых чешуекрылых для Республики Карелия следует признать в целом завершенным. Его пополнение в дальнейшем возможно лишь за счет находок видов, известных из сопредельных районов, – прежде всего видов, склонных к активному расселению, таких как нимфалиды *N. polychloros* и *N. vaualbum*, голубянка *C. argiades*, и видов, известных по немногим локальным популяциям, таких как перламутровка *B. thore*, бархатницы *L. achine* и голубянки *C. minimus*. В связи с климатическими изменениями нельзя полностью исключить возможность проникновения в Восточную Фенноскандию форм, неизвестных отсюда прежде. Ярким примером могут служить переливница *A. ilia* и ленточник *L. camilla* – виды, появившиеся в последнее десятилетие и уже к настоящему времени имеющие относительно высокую встречаемость в южных районах. С другой стороны, ряд видов, включенных в наш список, известен по находкам конца XIX – начала XX века. Среди них есть как примеры случайных проникновений в процессе расселения (*C. croceus*, *M. didyma*, *E. disa*), так и указания на виды, существующие в местных условиях не иначе как в форме локальных популяций (*P. vicrama*, *M. arion*, *H. lycaon*). Кроме того, для Республики Карелия остается неясным и современный статус парусника *P. apollo* и голубянки *S. orion*, единожды отмеченных более двух десятков лет назад в Северном Приладожье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Блекер Г. Ф. Ревизия фауны Macrolepidoptera Олонецкой губернии // Русское энтомологическое обозрение. 1909. Т. 9. № 1–2. С. 3–13.
2. Горбач В. В. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Карелии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 254 с.
3. Горбач В. В. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Papilionoidea) Карельского региона: I. Аннотированный список Hesperiidae, Papiliomidae, Pieridae и Lycaenidae // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 4 (157). С. 26–32 .
4. Державец Ю. А., Иванов А. И., Миронов В. Г., Мищенко О. А., Прасолов В. Н., Синёв С. Ю. Список чешуекрылых (Macrolepidoptera) Ленинградской области // Фауна чешуекрылых (Lepidoptera) СССР. Труды ВЭО. Т. 67. Л.: Наука, 1986. С. 186–270.
5. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / С. Ю. Синев (ред.). СПб.; М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. 424 с.
6. Кожанчиков И. В. Новое в изучении фауны и экологии чешуекрылых Карельского перешейка // Труды ЗИН АН СССР. 1958. Т. 24. С. 3–88.
7. Кутенкова Н. Н. Чешуекрылые (Lepidoptera) заповедника «Кивач». Флора и фауна заповедников СССР. М., 1989. 59 с.
8. Львовский А. Л., Моргун Д. В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 443 с.
9. Резниченко Е. С., Горбач В. В. Биотопические группировки булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) в экосистемах северной тайги Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2012. № 2 (123). С. 19–25.
10. Хумала А. Э., Полевой А. В. Находки редких и примечательных видов насекомых (Insecta) на территории Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 6. Р. 19–46.
11. Цветков Е. В. Булавоусые чешуекрылые Санкт-Петербурга и Ленинградской области. СПб., 2005 [Электронный ресурс]. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM).
12. Eliasson C. U., Ryrholm N., Holmer M., Jilg K., Gardenfors U. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Fjarilar: Dagfjarilar. Hesperiidae – Nymphalidae. Uppsala: ArtDatabanken, SLU, 2005. 407 p.
13. Higgins L. G., Riley N. D. Euroopan päiväperhoset. Helsinki: Tammi, 1980. 386 p.
14. Ivanov A. I., Matov A. Y., Khramov B. A., Grigorev G. A., Mironov V. G., Mishchenko O. A. Artenverzeichnis der Macrolepidoptera von Sankt-Petersburg und des Sankt-Petersburger Gebietes nach Aufsammlungen in den Jahren 1960–1998 // Atalanta. 1999. Bd. 30. № 1–4. S. 293–356.
15. Kaisila J. Die Macrolepidopteren Fauna des Aunns – Gebietes // Acta Entomol. Fenn. 1947. Bd. 1. № 1. S. 1–112.
16. Marttila O., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Suomen päiväperhoset. Toinen, täydennetty pianos. Helsinki: Kirjayhtymä, 1991. 362 p.
17. Päiväperhosseuranta. Available at: http://www.luomus.fi/nafi/nafi_stat.php (accessed 24.02.2016).
18. Peltonen O. Vienan perhosfaunasta // Ann. Entomol. Fenn. 1947. Vol. 13. № 3. S. 131–144.
19. Saarinen K., Jantunen J. Päiväperhoset matkalla pohjoiseen. Tuloksia päiväperhosseuranta 1991–2012 ja ennustuksia tulevasta. Helsinki: Tibiale, 2013. 248 s.

Gorbach V. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA, PAPILIONOIDEA) OF KARELIA: II. AN ANNOTATED SPECIES LIST OF NYMPHALIDAE

The data on the butterfly fauna of the Republic of Karelia and adjacent areas of the Eastern Fennoscandia are summarized. A total list for the Republic of Karelia includs 89 species, further 19 species are known for Karelian districts of Finland and the Leningrad region. The second report is concerned with Nymphalid butterflies. Brief characteristics of each species' distribution in the region is provided.

Key words: butterflies, species composition, distribution of the species, Republic of Karelia, Eastern Fennoscandia

REFERENCES

1. Bleker G. F. Revision of Macrolepidoptera fauna of Olonets region [Reviziya fauny Macrolepidoptera Olonetskoy gubernii]. *Russkoe Entomologicheskoe Obozrenie*. 1909. Vol. 9. № 1–2. P. 3–13.
2. Gorbach V. V. *Fauna i ekologiya bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Karelii* [Fauna end ecology of the butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) of Karelia]. Petrozavodsk. PetrGU Publ., 2013. 254 p.
3. Gorbach V. V. Butterflies (Lepidoptera, Papilionidae) of Karelia: I. An annotated species list of Hesperiidae, Papilionidae, Pieridae and Lycaenidae [Bulavousye cheshuekrylye (Lepidoptera, Papilionidae) Karel'skogo regiona: I. Annotirovannyy spisok Hesperiidae, Papilionidae, Pieridae i Lycaenidae]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceeding of Petrozavodsk State University]. 2016. № 4 (157). P. 26–32.
4. Derzhavets Yu. A., Ivanov A. I., Mironov V. G., Mishchenko O. A., Prasolov V. N., Sinev S. Yu. List of Macrolepidoptera of Leningrad region [Spisok cheshuekrylykh (Macrolepidoptera) Leningradskoy oblasti]. *Fauna cheshuekrylykh (Lepidoptera) SSSR. Trudy VEO*. Vol. 67. Leningrad, Nauka Publ., 1986. P. 186–270.
5. *Katalog cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii* [Catalogue of Lepidopterans (Lepidoptera) of Russia] / S. Yu. Sinev (Ed.). St. Petersburg, Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2008. 424 p.

6. Kozhanchikov I. V. New facts in the study of fauna and ecology of the Lepidoptera in Karelian Isthmus [Novoe v izuchenii fauny i ekologii cheshuekrylykh Karel'skogo peresheyka]. *Trudy ZIN AN SSSR*. 1958. Vol. 24. P. 3–88.
7. Kutenkova N. N. *Cheshuekrylye (Lepidoptera) zapovednika "Kivach". Flora i fauna zapovednikov SSSR* [Lepidoptera of Kivach Natural Reserve. Flora and Fauna of Natural Reserves in USSR]. Moscow, 1989. 59 p.
8. L'vovskiy A. L., Morgun D. V. *Bulavousye cheshuekrylye Vostochnoy Evropy* [Lepidoptera, Rhopalocera of Eastern Europe]. Moscow, Tovarichshestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2007. 443 p.
9. Reznichenko E. S., Gorbach V. V. The butterfly assemblages (Lepidoptera, Diurna) in ecosystems of northern taiga of Karelia [Biotopicheskie gruppirovki bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Diurna) v ekosystemakh severnoy taygi Karelii]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceeding of Petrozavodsk State University]. 2012. № 2 (123). P. 19–25.
10. Khumala A. E., Polevoy A. V. Records of new and remarkable insect species (Insecta) in the Northern Ladoga area [Nakhodki novykh i interesnykh vidov nasekomykh (Insecta) v Severnom Priladozh'e]. *Trudy KarNTs RAN*. 2015. № 6. P. 19–46.
11. Tsvetkov E. V. *Bulavousye cheshuekrylye Sankt-Peterburga i Leningradskoy oblasti* [Lepidoptera, Rhopalocera of St. Petersburg and Leningrad region]. St. Petersburg, 2005. CD-ROM.
12. Eliasson C. U., Ryrholm N., Holmer M., Jilg K., Gardenfors U. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Fjarilar: Dagfjarilar. Hesperiidae – Nymphalidae. Uppsala: ArtDatabanken, SLU, 2005. 407 p.
13. Higgins L. G., Riley N. D. Euroopan päiväperhoset. Helsinki: Tammi, 1980. 386 p.
14. Ivanov A. I., Matov A. Y., Khramov B. A., Grigorev G. A., Mironov V. G., Mishchenko O. A. Artenverzeichnis der Macrolepidoptera von Sankt-Petersburg und des Sankt-Petersburger Gebietes nach Aufsammlungen in den Jahren 1960–1998 // Atalanta. 1999. Bd. 30. № 1–4. S. 293–356.
15. Kaisila J. Die Macrolepidopteren Fauna des Aunns – Gebietes // Acta Entomol. Fenn. 1947. Bd. 1. № 1. S. 1–112.
16. Marttila O., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Suomen päiväperhoset. Toinen, täydennetty pianos. Helsinki: Kirjayhtymä, 1991. 362 p.
17. Päiväperhosseuranta. Available at: http://www.luomus.fi/nafi/nafi_stat.php (accessed 24.02.2016).
18. Peltonen O. Vienan perhosfaunasta // Ann. Entomol. Fenn. 1947. Vol. 13. № 3. S. 131–144.
19. Saarinen K., Jantunen J. Päiväperhoset matkalla pohjoiseen. Tuloksia päiväperhosseuranta 1991–2012 ja ennustuksia tulevasta. Helsinki: Tibiale, 2013. 248 s.

Поступила в редакцию 07.04.2016

№ 6 (159). С. 63–67 **Общая биология** **2016**

УДК 631.41

ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА НАКВАСИНА
доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры лесоводства и почвоведения Лесотехнического института, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
nakvasina@yandex.ru

МАРИЯ ВАЛЕНТИНОВНА КОПЫЛОВА
магистрант кафедры ботаники, общей экологии и природопользования Института естественных наук и технологий, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
mafa29@rambler.ru

ТАТЬЯНА АЛЕКСАНДРОВНА ПАРИНОВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, общей экологии и природопользования Института естественных наук и технологий, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (Архангельск, Российская Федерация)
Nadeinata@mail.ru

АННА АЛЕКСЕЕВНА ПОПОВА
аспирант кафедры лесоводства и почвоведения Лесотехнического института, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова, ведущий агрохимик ФБУ Станция агрохимической службы «Архангельская» (Архангельск, Российская Федерация)
popowaannet55@yandex.ru.

СВОЙСТВА ПОЧВ ПРИ ТРАНСФОРМАЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЕЛЬ В ПОЙМЕ СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ

Рассматриваются современное состояние и изменение агрохимических и водно-физических показателей почв на угодьях различного хозяйственного использования в островной пойме Северной Двины (Приморский район Архангельской области). Пойменные почвы отличаются повышенным плодородием и составляют 5 % почвенно-земельного фонда Архангельской области. В настоящее время многие сельскохозяйственные угодья выведены из активного пользования, зарастают нежелательной низкопродуктивной растительностью. На сенокосах и пастбищах за 50 лет постоянного использования с разной интенсивностью происходит подкисление и снижение содержания элементов питания растений, в частности подвижного фосфора и калия. Активное агрогенное воздействие на пашнях значительно повышает качество почв, но после прекращения пахоты за два десятилетия заметно ухудшаются водно-физические свойства почв, увеличивается плотность сложения и снижается скважность. В то же время накопленное содержание элементов питания (подвижные фосфор и калий) и окислительно-восстановительное состояние остаются на высоком уровне.

Ключевые слова: пойма, почвы, свойства почвы, динамика, Архангельская область

Пойменные почвы, составляющие 5 % от почвенного покрова Архангельской области, всегда привлекали земледельцев, отличаясь повышенным плодородием по сравнению с типичными зональными подзолистыми, которые занимают более 70 % почвенно-земельного фонда [3]. На них располагались пашни, пастбища и высокопродуктивные сенокосы, являющиеся кормовой базой животноводства Севера. За длительную историю освоения пойменные земли претерпели значительные изменения. В советское время пойменным сельскохозяйственным угодьям уделялось огромное внимание: проводились агрохимические обследования земель и составлялись почвенные карты с целью рационального использования лугов, вносились достаточные дозы удобрений и мелиорантов, проводилось осушение. В настоящее время многие сельскохозяйственные угодья выведены из активного пользования, зарастают нежелательной низкопродуктивной растительностью, местами заболачиваются [5]. На части угодий активность сельскохозяйственного пользования снижена из-за уменьшения поголовья скота, несистематического сенокошения. Современное состояние качества и охраны сельскохозяйственных земель отражает негативные явления, связанные с переходом хозяйствования на рыночную экономику. Ухудшились некоторые

© Наквасина Е. Н., Копылова М. В., Паринова Т. А., Попова А. А., 2016

почвенно-агрохимические показатели. Отмечается деградация естественных кормовых угодий [3].

Учитывая большое народнохозяйственное (лучшие природные кормовые угодья) и важное экологическое значение, пойменные почвы должны находиться под пристальным вниманием специалистов для оперативного проведения реабилитационных мероприятий.

Целью нашей работы являлась сравнительная характеристика почвенных показателей при длительном сельскохозяйственном использовании пойменных земель Северной Двины (Приморский район Архангельской области). Современное состояние почв (исследования 2009–2012 годов) на угодьях с разной историей пользования (сенокосы, пастбища, угодья смешанного использования и залежные пашни) сравнивали с показателями агрохимических свойств в период начала активного проведения поддерживающих плодородие почв мероприятий, соответствующих культуре управления землями советского периода. Использованы данные агрохимического обследования угодий совхоза «Приморский», проведенные Сельскохозяйственной академией им. К. А. Тимирязева (предоставлены из архива МУ Приморский район Архангельской области).

Объекты исследований располагались в пойме С. Двины – крупнейшей реки Архангельской области. Устье ее состоит из множества островов, которые разъединяются сетью рукавов, протоков и ериков [2]. Пойма реки в основном левосторонняя-левобережная, при средней ширине поймы 3–5 км около 40 % площади поймы занимают затопляемые острова [4].

Исследования проводили на обширных островных участках, на так называемой островной пойме [6], которая в наибольшей степени развита в низовьях С. Двины (Приморский район).

На островах в районе д. Андрианово и с. Вознесенье изученные сельскохозяйственные угодья представлены заливными краткопоемными лугами (ПП 2–10) с разнотравно-злаковыми, реже клеверово-злаковыми ценозами или долгопоемными (ПП 3) с разнотравно-клеверо-злаковым травостоем. На о-ве Хабарка (ПП 11, 16) обследованы заливные долгопоемные луга со злаковым травостоем.

При обследовании сельхозугодий закладывали почвенные разрезы, делали их полное описание и диагностировали почву по классификации 1977 года, для сходимости с данными предыдущих исследований[1]. Для изучения водно-физических свойств из верхних горизонтов почвы отбирали образцы почвенным буром. Для проведения агрохимических анализов в границах поля из верхних слоев почвы или из пахотного горизонта с глубины 5–25 см отбирали средний образец (не менее 30 прикопок с элементарного участка).

В лабораторных условиях по общепринятым методикам[2] определяли основные показатели водно-физических и агрохимических свойств почв. Гидролитическую кислотность определяли согласно ГОСТ 26212-91, подвижного фосфора и калия согласно ГОСТ 26207-91, сумму поглощенных оснований по Каппену – Гильковицу согласно ГОСТ 27821-88. Содержание гумуса устанавливали через определение органического углерода по методу И. В. Тюрина (ГОСТ 26213-91). Рассчитывали скважность общую и аэрации, емкость катионного обмена, степень насыщенности почвы основаниями по общепринятым методикам.

Луга формируются на аллювиальных примитивных луговых, собственно луговых и собственно дерновых почвах, маломощных и укороченных. Под бывшими пашнями – аллювиальные дерновые и аллювиальные луговые слоистые средне- и глубокопахотные, мало- и среднемощные почвы. Все почвы изучаемых угодий слоистые и расположены на слоистых аллювиальных песках, что говорит о единстве их происхождения. При слоистом сложении песок чередуется с суглинками, иногда с глиной, приносимыми и переотложенными половодьем.

Для всех почв (сенокосы, пастбища, залежи) характерно отсутствие четкой границы между дерниной и гумусовым горизонтом. Верхние слои почвы густо переплетены корнями луговых трав, дернина плотная, задернение сильное. Плотная дернина многолетников сдерживает прорастание однолетних растений, в результате наблюдается выравнивание травостоя по видовому богатству.

Современное состояние пойменных почв на угодьях Приморского района представлено в табл. 1.

Плотность сложения как природных, так и старопахотных почв выше оптимального значения (1,2 г/см^3), гумусовые горизонты имеют среднюю степень уплотнения. Для сенокосов и пастбищ такая равновесная плотность объяснима, тогда как на старопахотных залежах после забрасывания наблюдается резкое повышение равновесной плотности до значений выше, чем на сенокосах и пастбищах. Прекращение пахоты, обеспечивающей вспушивание почвы, привело к оседанию пахотного горизонта и его слеживанию на фоне длительного систематического выноса тонкодисперсных частиц из верхней части почвенного профиля.

Уплотнение и постаграрная слеживаемость верхних горизонтов пойменных почв на сельскохозяйственных угодьях при периодических поемных процессах, приносящих тонкодисперсный наилок, приводит к снижению их общей скважности, которая варьирует от 41 до 52 %, оценивается ниже оптимальной (55–65 %) и может привести к снижению продуктивности лугов. В летнее время скважность аэрации колеблется

Таблица 1

Современное состояние почв на пойменных угодьях

№ ПП	Хозяйственное использование луга	Плотность, г/см³		Скважность, %		Емкость катионного обмена, ммоль/100 г	Степень насыщенности почвы основаниями, %	Гумус, %	$pH_{сол}$	Содержание, мг/100 г почвы	
		сложения	твердой фазы	общая	аэрации					P_2O_5	K_2O
3	Пастбище	1,18	2,43	52	13	14,85	97,6	1,9	6,61	5,8	2,95
4	Пастбище	1,33	2,64	49	11	7,41	81,0	3,2	5,21	8,8	5,15
5	Сенокос	1,32	2,73	52	14	13,57	86,2	5,0	4,78	8,4	–
6	Сенокос	1,36	2,72	50	23	16,22	87,6	5,2	5,40	8,4	–
16	Сенокос	1,16	2,40	52	23	6,51	78,3	2,5	4,84	8,8	3,0
2	Сенокос/пастбище (заброшенная пашня)	1,23	2,56	51	27	11,33	90,9	4,21	5,43	12,0	–
11	Сенокос (заброшенная пашня)	1,25	2,45	49	22	6,83	82,0	2,2	5,50	5,4	3,05
7	Пашня/залежь	1,44	2,46	41	10	8,83	94,0	1,8	6,47	30,8	9,55
8	Пашня/залежь	1,24	2,30	46	12	11,91	94,0	4,2	6,36	22,9	24,50
9	Пашня/залежь	1,28	2,46	48	16	15,95	97,8	4,2	6,65	26,0	25,90
10	Пашня/залежь	1,34	2,41	44	15	13,33	96,0	2,9	6,63	14,0	5,50

от погодных условий, в сухое время она достигает критических для роста растений значений (менее 15 %), особенно на почвах тяжелого гранулометрического состава.

Большинство аллювиальных почв имеют близкую к нейтральной и слабокислую среду. Подкисление почв характерно для сенокосов, залежные угодья сохраняют высокие значения pH после длительного окультуривания. Однако емкость катионного обмена, как правило, оценивается как малая и средняя, независимо от категории использования и истории поля. При этом уровень гидролитической кислотности невысок и ППК почв в большинстве случаев насыщен основаниями. Наиболее высокие показатели насыщения (94–98 %) в пахотном горизонте залежных постагрогенных полей.

Содержание гумуса в почве на сенокосах, пастбищах и залежных пашнях значительно колеблется, но все же в большинстве случаев, особенно на сенокосах и бывших пашнях, превышает средние значения по Архангельской области (3,10 %) и по агроклиматическому району I (2,4 % для почв пашен и сенокосов), в котором расположены объекты исследования [1]. Высокое содержание органических веществ в почвах поддерживается комплексом факторов, к которым относятся аллювиальные процессы, постагрогенное состояние и разрастание травянистой растительности, фитомасса которой на отдельных лугах в период снижения или прекращения сельскохозяйственного пользования достигает 35 т/га зеленой массы. В основном это происходит за счет разрастания видов верхового грубостебельного разнотравья крупного габитуса [6: 94], чаще борщевика сибирского *Heracleum sibiricum* L., достигающего высоты более 2 м.

Высокое содержание подвижных форм фосфора и калия поддерживается на постагрогенных землях и связано с интенсивностью земледелия и внесением удобрений до вывода этих земель из оборота. На пастбищах и сенокосах уровень содержания питательных веществ оценивается как средний и поддерживается естественным накоплением элементов в почве за счет разрастания на лугах злаков и разнотравья.

Оценивая современное состояние пойменных почв на сельскохозяйственных угодьях Приморского района, важно сравнить его в динамике показателей (табл. 2) за продолжительный срок, что позволит говорить об изменениях в почвах на фоне активного хозяйственного использования и его снижения в последние десятилетия.

Пойменные луга в 60-х годах прошлого века имели преимущественно нейтральную реакцию среды почвенного раствора (по $pH_{сол}$). В процессе эксплуатации пастбищ и сенокосов произошло заметное подкисление почвы, тогда как современные постагрогенные залежи, которые активно использовались ранее как пашни, с внесением минеральных удобрений и извести, сохраняют низкую кислотность на уровне нейтральных почв. Однако, в связи с залежеобразованием и прекращением поддерживающих мелиоративных мероприятий в последние десятилетия, наблюдается тенденция подкисления.

Пойменные почвы островных лугов, в силу специфики своего генезиса в период активного сельскохозяйственного оборота, отличались низкой обеспеченностью азотом и калием, но повышенным содержанием фосфора, высокую обеспеченность которого связывают с закреплением его подвижных форм железом, содержащимся в большом количестве в водах и почвах Севера.

Таблица 2

Динамика некоторых показателей исследуемых почв

№ ПП	Хозяйственное использование луга	$pH_{сол}$		Содержание P_2O_5, мг/100 г почвы		Содержание K_2O, мг/100 г почвы	
		Годы					
		1964	*2012*	*1964*	*2012*	*1964*	*2012*
3	Пастбище	6,50	6,61	8,6	5,8	4,4	2,9
4	Пастбище	6,40	5,21	12,5	8,8	8,2	5,2
5	Сенокос	6,00	4,78	7,5	8,4*	5,2	–
6	Сенокос	6,70	5,40	7,5	8,4*	5,2	–
16	Сенокос	6,60	4,84	12,5	8,8	5,5	3,0
2	Сенокос/пастбище/заброшенная пашня	7,00	5,43	12,5	12,0*	8,2	–
11	Сенокос/заброшенная пашня	7,00	5,50	12,5	5,4	5,5	3,1
7	Пашня/залежь	6,50	6,47	25,0	30,8	4,2	9,6
8	Пашня/залежь	6,50	6,36	25,0	22,9	4,2	24,5
9	Пашня/залежь	7,00	6,65	12,5	26,0	4,2	25,9
10	Пашня/залежь	7,00	6,63	15,0	14,0	6,2	5,5

Примечание. № ПП – номер пробной площади, * – отмечены данные 2009 года, остальные данные – 2012 года.

Поддерживалось высокое фосфорное состояние пойменных почв и за счет суглинистого и супесчаного наилка, имеющего высокое содержание не только подвижного фосфора, но и кальция, магния, органического вещества[3].

За 50 лет сельскохозяйственного использования просматривается тенденция снижения содержания подвижного фосфора в почвах под пастбищами и сенокосами до среднего уровня. Агрогенное воздействие на почвы пашен позволяет им поддерживать повышенный и высокий уровень содержания фосфора через два десятилетия залежности.

На пастбищах и сенокосах без проведения в последние десятилетия поддерживающих плодородие почв мероприятий наблюдается почти двукратное снижение содержания калия. В то же время на залежных пашнях, где калийные удобрения вносились в достаточных количествах, произошло увеличение этого показателя. При длительном залежеобразовании без поддерживающих мероприятий по удобрению почв естественные процессы вымывания калия будут способствовать его потерям.

Таким образом, уровень (категория) длительного сельскохозяйственного использования пойменных почв определяет темпы их изменений. На сенокосах и пастбищах за 50 лет постоянного использования с разной интенсивностью происходит подкисление и снижение содержания элементов питания растений, в частности подвижного фосфора и калия. Активное агрогенное воздействие на пашнях значительно повышало качество почв. После исключения пашен из активного пользования в течение двух десятилетий заметно ухудшаются водно-физические свойства почв, увеличивается плотность сложения и снижается скважность, но накопленное содержание элементов питания (подвижные фосфор и калий) и окислительно-восстановительное состояние остаются на высоком уровне. При увеличении срока постагрогенной сукцессии почвенные показатели будут приближаться к уровням, характерным для естественных лугов.

ПРИМЕЧАНИЯ

[1] При проведении полевых работ и диагностики почв руководствовались: Систематический список почв Архангельской области с диагностическими показателями / Сост. В. С. Кащенко, А. А. Бенидовский, В. И. Савич и др. М., 1980. 41 с.;
Полевой практикум по почвоведению / Е. Н. Наквасина, В. С. Серый, Б. А. Семенов. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2007. 127 с.

[2] При проведении лабораторных анализов и интерпретации данных руководствовались:
Химический анализ почв. СПб.: Изд-во СПГУ, 1995. 264 с.;
Наквасина Е. Н. Агрохимические свойства почв: Учеб. пособие. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2009. 101 с.

[3] Для сравнительной характеристики состояния почв залежей в период активного сельскохозяйственного оборота использовали:

Афанасьев Г. В. Агрономическая характеристика почв дельты Северной Двины. Архангельск: Архангельское книжное издательство, 1963. 136 с.;

Афанасьев Г. В., Перовский Д. Е. Наилки и плодородие пойменных почв. Архангельск: Северо-западное книжное издательство, 1968. 54 с.;

Кащенко В. С. Почвы и кормовые угодья АОЗТ «Ластола» Приморского района Архангельской области, их улучшение и рациональное использование: Отчет почвенно-геоботанической экспедиции НИЧ ТСХА / В. С. Кащенко, В. Н. Пинигина, А. И. Преображенский, Г. И. Чуфарова. М., 1995. 86 с.;

Алексеенко Л. Н. Основные закономерности распределения лугов в пойме Северной Двины, пути их улучшения и рационального использования // Современные проблемы биогеографии. Л., 1980. С. 48–59;

Доклад о состоянии и использовании земель Архангельской области за 2000 год / В. В. Пугин, Г. С. Доловская, А. В. Леднев и др. Архангельск, 2001. 124 с.;
Природа Архангельского Севера // Поморская энциклопедия: В 5 т. / Гл. ред. Н. П. Лавёров. Т. 2: Природа Архангельского Севера / Гл. ред. Н. М. Бызова. Архангельск: Изд. центр Поморского ун-та, 2007. С. 9–39.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроэкологическая оценка сельскохозяйственных угодий Архангельской области / Т. А. Блынская, С. В. Любова, О. Д. Кононов, Е. Н. Наквасина. Архангельск: ИПЦ САФУ, 2013. 124 с.
2. Бызова Н. М. Эколого-географические закономерности динамики ландшафтов устьевой области Северной Двины // Комплексные исследования устьев рек Европейского севера России: Сб. науч. трудов. Архангельск, 2003. С. 32–41.
3. Варфоломеев Л. А., Цымбалюк Г. А. Почвенно-земельный фонд Архангельской области как составляющая землепользования // Почва как природный ресурс Севера. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2005. С. 34–40.
4. Кузнецов В. С., Мискевич И. В., Зайцева Г. Б. Гидрохимическая характеристика крупных рек бассейна Северной Двины. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. 196 с.
5. Наквасина Е. Н., Паринова Т. А. Продуктивность и агроботанический состав лугов островной поймы низовий реки Северной Двины // Вестник КрасГАУ. 2011. Вып. 8. С. 19–24.
6. Паринова Т. А., Наквасина Е. Н., Сидорова О. В. Луга островной поймы низовий Северной Двины. Архангельск: ИПЦ САФУ, 2013. 144 с.

Nakvasina E. N., Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (Arkhangelsk, Russian Federation)
Kopylova M. V., Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (Arkhangelsk, Russian Federation)
Parinova T. A., Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov (Arkhangelsk, Russian Federation)
Popova A. A., Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov, FBU Station of Agrochemical service "Arkhangelskaya" (Arkhangelsk, Russian Federation)

SOIL PROPERTIES AND THEIR TRANSFORMATION IN AGRICULTURAL LANDS OF THE NORTHERN DVINA FLOOD PLAIN

The article discusses multiple current changes of agrochemical and water-physical indicators of the soil found in the floodplain of the Northern Dvina island (Primorsky district of the Arkhangelsk region), which is used for different economic purposes. The floodplain soils are highly fertile and account for more than 70 % of the soil and the land fund of Arkhangelsk region. Currently, numerous farmlands are not cultivated and are overgrown by unwanted vegetation of low productivity. It is shown that acidification and reduction of nutrition elements in plants, in particular mobile phosphorus and potassium, occur in hayfields and pastures after 50 years of intensive continuous exploitation. Active agricultural cultivation of arable lands significantly improves the quality of soils in focus. Cessation of plowing for over two decades noticeably deteriorates hydrous and physical properties of the soils, increases the bulk density and reduces porosity. At the same time, the accumulated content of nutrients (mobile phosphorus and potassium) and the redox condition of the soil remain at the high level.

Key words: floodplain, soils, soil properties, dynamics, Arkhangelsk region

REFERENCES

1. *Agroekologicheskaya otsenka sel'skokhozyaystvennykh ugodiy Arkhangel'skoy oblasti* [Agroecological estimation of agricultural lands of the Arkhangelsk region] / T. A. Blynskaya, S. V. Lyubova, O. D. Kononov, E. N. Nakvasina. Arkhangelsk, IPTs SAFU Publ., 2013. 124 p.
2. Byzova N. M. Ecological and geographical patterns of the dynamics of the Northern Dvina mouth area landscape [Ekologo-geograficheskie zakonomernosti dinamiki landshaftov ust'evoy oblasti Severnoy Dviny]. *Kompleksnye issledovaniya ust'ev rek Evropeyskogo severa Rossii: Sbornik nauchnykh trudov.* Arkhangelsk, 2003. P. 32–41.
3. Varfolomeev L. A., Tsymbalyuk G. A. Soil and land fund of the Arkhangelsk region as a component of land use [Pochvenno-zemel'nyy fond Arkhangel'skoy oblasti kak sostavlyayushchaya zemlepol'zovaniya]. *Pochva kak prirodnyy resurs Severa*. Arkhangelsk, AGTU Publ., 2005. P. 34–40.
4. Kuznetsov V. S., Miskevich I. V., Zaytseva G. B. *Gidrokhimicheskaya kharakteristika krupnykh rek basseyna Severnoy Dviny* [Hydrochemical characteristics of the major rivers of the Northern Dvina basin.]. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1991. 196 p.
5. Nakvasina E. N., Parinova T. A. Productivity and botanical composition of grassland agro island floodplain downstream of the Northern Dvina River [Produktivnost' i agrobotanicheskiy sostav lugov ostrovnoy poymy nizoviy reki Severnoy Dviny]. *Vestnik KrasGAU*. 2011. Issue 8. P. 19–24.
6. Parinova T. A., Nakvasina E. N., Sidorova O. V. *Luga ostrovnoy poymy nizoviy Severnoy Dviny* [Meadows island floodplain downstream of the Northern Dvina]. Arkhangelsk, IPTs SAFU Publ., 2013. 144 p.

Поступила в редакцию 10.03.2016

№ 6 (159). С. 68–75 **Общая биология** **2016**

УДК 574.24

НАДЕЖДА ВЛАДИМИРОВНА ЧУКИНА
кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии и биохимии растений Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
nady_dicusar@mail.ru

ЕЛЕНА ИВАНОВНА ФИЛИМОНОВА
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
elena.filimonova@urfu.ru

АЙГУЛЬ ИДЕЯТОВНА ФАЙРУЗОВА
магистрант кафедры экологии Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
aygul.fayruzova@mail.ru

ГАЛИНА ГРИГОРЬЕВНА БОРИСОВА
доктор географических наук, профессор кафедры физиологии и биохимии растений Института естественных наук, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина (Екатеринбург, Российская Федерация)
borisova59@mail.ru

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ *BETULA PENDULA* ROTH НА ЗОЛООТВАЛАХ СРЕДНЕГО УРАЛА*

Целью данной работы было изучение морфофизиологических показателей листовой пластинки у древесных растений (на примере *Betula pendula* Roth), произрастающих на золоотвалах, и выявление наиболее информативных биомаркеров степени нарушенности местообитаний. Проведен сравнительный анализ структурно-функциональных параметров листа (размеры, масса, толщина, удельная поверхностная плотность, флуктуирующая асимметрия, размеры хлоропластов, содержание фотосинтетических пигментов, флавоноидов и аскорбата) с техногенно нарушенных территорий (золоотвалы Среднеуральской ГРЭС) и естественных местообитаний (биостанция университета). У *B. pendula*, произрастающей на техногенно нарушенных землях, выявлены изменения структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата, связанные как с низкой обеспеченностью зольного субстрата доступными питательными веществами, так и с особенностями водного режима. Обнаружены достоверные отличия у *B. pendula* с золоотвалов по морфометрическим параметрам листа, размерам хлоропластов и содержанию каротиноидов и флавоноидов. Установлено, что изменения морфофизиологических параметров у *B. pendula* на золоотвалах имеют приспособительный характер. Сделан вывод об отсутствии однонаправленных изменений изученных параметров у растений из техногенных местообитаний, что указывает на необходимость проведения комплексной оценки состояния растений.

Ключевые слова: золоотвалы, *Betula pendula*, морфология листа, флуктуирующая асимметрия, мезоструктура фотосинтетического аппарата, фотосинтетические пигменты, флавоноиды, аскорбат

В результате работы теплоэлектростанций образуется большое количество отходов – золы и шлаков. По данным государственного мониторинга, к настоящему времени на территории Свердловской области вследствие сжигания твердого топлива накопилось около 265 млн т отходов[1].

Зола каменных и бурых углей, слагающая золоотвалы, обладает рядом особенностей. Для нее характерна щелочная реакция среды, низкая микробиологическая активность, недостаточная обеспеченность элементами питания, особенно доступным азотом [12]. Химический состав, особый температурный режим, бесструктурность, быстрое иссушение делают золу специфическим техногенным субстратом, на котором процесс естественного самозарастания замедлен.

Значительную роль в естественном зарастании золоотвалов в горно-таежной и лесостепной зонах играют березы, в том числе береза повис-

© Чукина Н. В., Филимонова Е. И., Файрузова А. И., Борисова Г. Г., 2016

лая (*Betula pendula* Roth). Она является одной из самых светолюбивых древесных пород, достаточно засухоустойчива, мало требовательна к почвенному плодородию, отличается высокой семяпродуктивностью и длительным сохранением всхожести семян [17]. Вследствие широкого распространения, биологических особенностей и хозяйственной значимости *B. pendula* часто используется в качестве объекта исследований.

В литературе достаточно много сведений о морфологических и физиолого-биохимических особенностях берез в условиях техногенного воздействия. Обнаружены определенные закономерности в изменчивости морфологических, структурных и биохимических признаков двух лесообразующих видов березы, связанных с адаптацией к основным экологическим факторам [13], [15]. Многие исследователи акцентировали внимание на оценке морфометрических параметров листовой пластинки, в том числе флуктуирующей асимметрии [5], [10], [14], [20].

Изучена анатомия листовой пластинки *B. pendula*, произрастающей в градиенте аэротехногенного загрязнения [25]. Показаны изменения в содержании фотосинтетических пигментов у березы повислой в зависимости от уровня атмосферного загрязнения среды [22], [25]. Изучено накопление тяжелых металлов в разных органах *B. pendula* на техногенно нарушенных территориях в зависимости от расстояния от медеплавильного комбината [11]. Выполнена оценка устойчивости *B. pendula* к выбросам металлургических предприятий г. Тулы по комплексу физиолого-биохимических показателей. Показано, что аккумуляция тяжелых металлов в листьях березы повислой сопряжена с развитием окислительного стресса, происходящего на фоне снижения количества низкомолекулярных метаболитов и увеличения активности гваяколовой пероксидазы и каталазы [4].

Анализ имеющихся в литературе данных показал, что в большей степени изучение особенностей *B. pendula* проводилось в связи с загрязнением почв и атмосферы, а влияние на ее структурно-функциональные показатели малоплодородных субстратов, к которым относится зола, изучено слабо: встречаются лишь единичные работы [9].

В связи с этим целью данной работы было изучение морфофизиологических показателей листовой пластинки у древесных растений (на примере *Betula pendula*), произрастающих на золоотвалах, и выявление наиболее информативных биомаркеров степени нарушенности местообитаний.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования была *Betula pendula* Roth (береза повислая, или бородавчатая), произрастающая на золоотвалах Среднеуральской ГРЭС (СУГРЭС), расположенной на берегу Исетского озера в 26 км от г. Екатеринбурга. СУГРЭС была пущена в эксплуатацию в 1936 году. Площадь золоотвала 103,75 га. Исследования проводили на двух участках:

1) СУГРЭС-1 – смешанный лес, формирующийся 40–45 лет на зольном полигоне со сплошным перекрытием глиной и вторичным намывом сверху золы;

2) СУГРЭС-2 – более молодой лес, возрастом 25–30 лет, произрастающий на чистой золе.

Зола представляет собой светло-серый рыхлый субстрат. Имеет малую связность, обладает пылеватой структурой, большой воздухо- и водопроницаемостью и малой водоудерживающей способностью. Основу золы составляют алюмосиликаты: SiO_2 – 66,8 %, Al_2O_3 – 24,5 %, что в 1,9–2,1 раза превышает содержание этих элементов в черноземе. Зола содержит следы азота и вместе с тем значительное количество подвижных форм фосфора и калия. Реакция среды слабощелочная, pH водной вытяжки – 7,8; солевой – 8,6 [23].

Техногенный субстрат на золоотвале СУГРЭС-2 отличается низкими влагозапасами. Влажность верхнего горизонта (слой 0–20 см) во время отбора растительного материала на данном участке была в 4 раза ниже по сравнению с участком СУГРЭС-1.

В качестве контроля были заложены опытные площадки в окрестностях биологической станции Уральского федерального университета, расположенной вблизи поселка Двуреченск Сысертского района Свердловской области. В почвенном покрове района преобладают дерново-подзолистые почвы разной степени оподзоливания, нередко в сочетании с болотно-подзолистыми почвами. Растительный покров достаточно разнообразен, и здесь представлены практически все основные типы естественных растительных сообществ Среднего Урала.

Для сравнительной оценки *B. pendula* с техногенных (золоотвалов) и природных (биостанция) объектов были взяты образцы листьев для определения морфометрических, мезоструктурных и биохимических показателей. Отбор материала с золоотвалов был произведен 24 июля, с биостанции – 25 июля 2013 года. На каждом участке отбирали 10 близко растущих средневозрастных деревьев одинаковой высоты. Для исследований использовали сформированные листья с укороченных побегов с ветвей из нижней трети кроны южной стороны. Для морфометрического и мезоструктурного анализа с каждого дерева отбирали по 5 листьев среднего размера, всего 50 листьев с участка.

Для оценки уровня вариабельности признаков использовали коэффициент вариации по шкале уровней изменчивости признаков, принятой для лесной зоны. Коэффициент флуктуирующей асимметрии определяли с помощью интеграль-

ного показателя – величины среднего относительного различия по пяти морфологическим признакам [7]. Оценку результатов проводили по таблице соответствия баллов качества среды значениям коэффициентов асимметрии [21].

Для анализа мезоструктурных характеристик использовали высечки листьев, фиксированные в 70 % растворе этанола. Мезоструктурный анализ проводили согласно методике А. Т. Мокроносова и Р. А. Борзенковой [16]. Поперечные срезы листьев получали с использованием замораживающего микротома МЗ-2 (Россия). С помощью окуляр-микрометра и объект-микрометра изучали толщину листа, соотношение палисадного и губчатого мезофилла. С помощью системы анализа изображений Simagis Mesoplant Macro (ООО «СИАМС», г. Екатеринбург) определяли объем, площадь поверхности и площадь проекции хлоропласта. Повторность измерений 50-кратная.

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b* и каротиноиды) в листьях определяли в 80 % растворе ацетона спектрофотометрически, измеряя оптическую плотность экстракта при длинах волн 440,5; 649 и 665 нм. Расчет содержания хлорофиллов проводили по формуле Vernon, содержания каротиноидов – по Wettstein [3].

Содержание флавоноидов определяли в спиртовом (1 % раствор тритона в 96 % этаноле) экстракте с использованием лимонноборного реактива на спектрофотометре при длине волны 420 нм. При определении содержания аскорбиновой кислоты за основу взят метод спектрофотометрического определения аскорбата E. J. Hewitt и G. J. Dickes[2].

Определение содержания фотосинтетических пигментов и низкомолекулярных антиоксидантов проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. Биологическая повторность представляла собой смешанный образец листьев, собранных с 10 деревьев из каждого местообитания.

Статистическая обработка данных. Достоверность различий оценивали по непараметрическому критерию Манна – Уитни при $p < 0,05$. В таблицах и на рисунке представлены средние арифметические значения из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические параметры листовой пластинки древесных растений отражают реакцию организма на все многообразие действующих на него факторов и могут использоваться в качестве биоиндикационных показателей [8], [10].

Морфометрические характеристики листьев *B. pendula*, произрастающей на исследуемых участках, приведены в табл. 1.

Минимальные значения длины и ширины, а также площади листовой пластинки были обнаружены у растений с участка СУГРЭС-2. Это объясняется высоким уровнем освещенности, поскольку этот участок более молодой по сравнению с остальными и сомкнутость крон еще небольшая. Вероятно, уменьшение листовой поверхности является проявлением ксерофитизации листьев *B. pendula* в условиях недостаточного обеспечения влагой.

Таблица 1

Морфометрические характеристики листовой пластинки *B. pendula*

Показатели	СУГРЭС-1	СУГРЭС-2	Биостанция (контроль)
Длина листа, см			
Среднее	5,3 ± 0,1	5,1 ± 0,1	5,8 ± 0,1
Мин	4,0	3,2	4,2
Макс	6,1	6,4	7,0
Cv, %	9,2	13,7	12,6
Максимальная ширина листа, см			
Среднее	4,6 ± 0,1	4,1 ± 0,2	4,4 ± 0,1
Мин	3,3	3,2	3,7
Макс	5,4	5,4	5,3
Cv, %	9,1	12,4	8,6
Масса сухого листа, мг			
Среднее	73,0 ± 3,0	86,1 ± 3,0	90,2 ± 3,0
Мин	32,0	44,0	55,0
Макс	117,2	133,0	139,0
Cv, %	28,2	23,9	20,8
Площадь листа, см^2			
Среднее	14,7 ± 0,4	11,9 ± 0,4	14,2 ± 0,4
Мин	6,8	6,4	9,4
Макс	20,9	19,7	21,0
Cv, %	19,4	23,3	17,8

В табл. 1 приведены также коэффициенты вариации, которые дают возможность сравнивать изменчивость изученных признаков. Для растений из всех местообитаний отмечена высокая изменчивость таких признаков, как масса и площадь листовой пластинки. Линейные размеры листа (длина и ширина) характеризовались средними значениями коэффициентов вариации. Сопоставление совокупности морфометрических характеристик листовой пластинки березы с золоотвалов выявило достоверные различия по всем изученным показателям по сравнению с контрольным участком.

Результаты исследования структурно-функциональных параметров листьев показали (табл. 2), что *B. pendula* на СУГРЭС-1 и СУГРЭС-2, в сравнении с растениями из контрольного местообитания, отличались достоверно большей толщиной листовой пластинки. Максимальная ее величина была характерна для березы с более молодого участка с хорошей освещенностью и низкой

Таблица 2

Структурно-функциональные параметры листьев *B. pendula*

Показатели	СУГРЭС-1	СУГРЭС-2	Биостанция (контроль)	Южная тайга*
Толщина листа, мкм	170,0 ± 3,0	188,0 ± 1,5	164,0 ± 1,9	199,0 ± 6,0
Соотношение палисадного и губчатого мезофилла листа, % / %	34/66	43/57	33/67	–**
УППЛ, мг/дм^2	491,0 ± 11,2	725,0 ± 12,3	639,0 ± 15,0	564,0 ± 22,7
Коэффициент асимметрии	0,047	0,041	0,050	–**

Примечание. * – по литературным данным [16]; **– нет данных.

влажностью почвы (СУГРЭС-2). Растения этого участка отличались также увеличением толщины палисадного и снижением толщины губчатого мезофилла. Толщина листовой пластинки у *B. pendula* на СУГРЭС-2 приближалась к среднему значению по южной тайге, в то время как на СУГРЭС-1 и биостанции толщина листа была меньше.

Одним из важнейших показателей активности физиологических процессов в растении является удельная поверхностная плотность листа (УППЛ, мг/дм^2), или сухой вес единицы площади листа, тесно связанный со скоростью роста, интенсивностью фотосинтеза и газообмена [13]. Максимальной величиной УППЛ отличались растения с участка СУГРЭС-2, что, очевидно, можно объяснить высокой степенью освещенности и низкой влажностью почвы. Для этих же растений, как было показано выше, характерна минимальная площадь и максимальная толщина листовой пластинки. Полученные данные согласуются с результатами исследования других авторов [8], которые показали, что растения в условиях хорошего освещения отличались максимальной толщиной листа и величиной УППЛ. Сочетание небольшой площади листа со значительной толщиной листовой пластинки является адаптивным свойством растений, способствующим более интенсивному максимальному фотосинтезу [18]: уменьшение площади листа приводит к снижению транспирации, а увеличение его толщины – к возрастанию ассимилирующей поверхности.

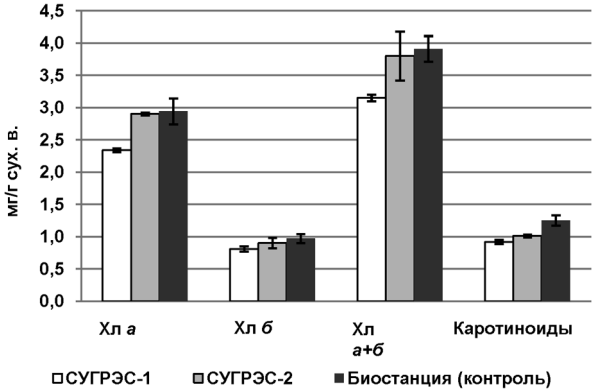
Состояние природных популяций билатерально симметричных организмов может быть оценено величиной флуктуирующей асимметрии, характеризующей мелкие ненаправленные нарушения стабильности развития и являющейся интегральным ответом организма на состояние окружающей среды [7].

Согласно классификации показателей флуктуирующей асимметрии высших растений А. Б. Стрельцова [21], полученные нами коэффициенты (см. табл. 2) соответствуют 1 баллу (< 0,055), что указывает на благоприятные условия для произрастания растений. Следовательно, показатель флуктуирующей асимметрии не является надежным биомаркером техногенно нарушенных условий обитания *B. pendula*. К аналогичному выводу пришли другие исследователи при оценке степени трансформации среды в зоне влияния выбросов медеплавильного комбината [10].

Фотосинтетический аппарат растений обеспечивает их функционирование в различных экологических условиях, в том числе техногенно нарушенной среде. Эффективность фотоассимиляции углекислого газа в значительной степени обусловлена состоянием пигментной системы.

Результаты определения содержания фотосинтетических пигментов, представленные на рисунке, свидетельствуют о том, что наименьшее количество хлорофиллов наблюдалось в листьях *B. pendula* на золоотвале СУГРЭС-1. На участке СУГРЭС-2 и контрольном участке содержание хлорофиллов было примерно на одном уровне. Содержание каротиноидов в листьях березы на контрольном участке в среднем на 20 % превышало соответствующие показатели растений с золоотвалов.

Фотосинтетический аппарат растений, функционирование которого определяется количеством пигментов и их соотношением, является достаточно чувствительным к техногенному воздействию [4], [24]. Уменьшение количества фотосинтетических пигментов в условиях техногенно нарушенной среды часто объясняют их деградацией либо ингибированием синтеза в результате активации процессов свободнорадикального окисления [4]. Однако наше исследование показало, что на таких нарушенных территориях, как золоотвалы, по-видимому, эти процессы не были заметно выражены.



Содержание фотосинтетических пигментов в листьях *B. pendula*

Одним из важных показателей напряженности энергетических процессов в хлоропластах является отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* и суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам. Вследствие этого изучение изменения их содержания имеет большое значение при оценке устойчивости растений к внешним стрессорам. Анализ соотношения фотосинтетических пигментов показал, что у *B. pendula* на золоотвалах и контрольном участке отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* было примерно одинаковым. Вместе с тем отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам в листьях березы на золоотвалах было выше по сравнению с контролем. Это может быть связано с тем, что каротиноиды выполняют широкий спектр функций в растительном организме, в том числе и антиоксидантную, реализация которой сопряжена с участием этих пигментов в инактивации активных форм кислорода.

Адаптивные перестройки фотосинтетического аппарата в ответ на неблагоприятные условия среды затрагивают изменения фотоактивной поверхности, регулируемой размерами и числом пластид в клетке. Наши исследования показали (табл. 3), что у *B. pendula* на контрольном участке значения площади проекции и поверхности, а также объема хлоропластов были достоверно выше, чем на нарушенных землях. Поскольку содержание хлорофилла в листьях растений всех исследованных участков было примерно на одном уровне, можно предположить, что число хлоропластов в расчете на единицу площади листа у березы на золоотвалах выше.

Таким образом, проведенные исследования показали, что у березы, произрастающей на нарушенных землях, происходит изменение структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата. Эти изменения имеют приспособительный характер, поскольку связаны как с особенностью техногенного субстрата (недостаток и низкая доступность биогенных элементов), так и с особенностями светового и водного режимов. Данные морфологические и анатомические изменения являются, очевидно, одной из форм адаптации этого вида к техногенным субстратам.

Под действием различных неблагоприятных факторов растительный организм может подвергаться разрушающему действию активных форм кислорода, что в конечном итоге приводит к развитию окислительного стресса.

У всех живых организмов одним из механизмов, обеспечивающих устойчивость к различным стрессорам внешней среды, является активизация компонентов антиоксидантной системы, включая низкомолекулярные антиоксиданты: флавоноиды, аскорбат, каротиноиды, глутатион и другие.

Флавоноиды выполняют целый ряд функций в жизнедеятельности растений, их защитная роль, как правило, выражается в повышении биосинтеза этих соединений в ответ на действие неблагоприятных факторов [26]. Например, показано, что в условиях роста уровня загрязнения среды в хвое *Pinus sylvestris* L. повышался уровень флавоноидов, таких как рутин и катехин. При этом отмечена положительная корреляция между содержанием в хвое тяжелых металлов и концентрацией изученных флавоноидов. Данный факт, по мнению автора, связан со способностью флавоноидов инактивировать активные формы кислорода, препятствуя развитию окислительного стресса и способствуя повышению толерантности голосеменных растений к загрязнению [1].

Минимальный уровень флавоноидов у *B. pendula* наблюдался на золоотвале СУГРЭС-1 (табл. 4). Очевидно, это можно объяснить истощением пула вследствие дисбаланса между процессами синтеза и расходования. Максимальное содержание флавоноидов было отмечено у растений, произрастающих на более молодом золоотвале СУГРЭС-2. Очевидно, это связано с большей освещенностью местообитания, поскольку известно, что под действием света в растениях происходит активация ряда ферментов, принимающих участие в биосинтезе фенольных соединений [6].

Данный факт свидетельствует об изменении хода метаболических процессов и биохимического состава растений *B. pendula*, адаптированных к комплексу условий среды: недостаточному обеспечению влагой, низкому плодородию субстрата, высокой освещенности.

Аскорбиновая кислота принимает участие в процессах роста, цветения, вегетативной и репродуктивной дифференциации, в водном обмене, регуляции ферментативной активности, стимуляции реакций метаболизма, связанных

Таблица 3

Параметры хлоропластов в листьях *B. pendula*

Показатели	СУГРЭС-1	СУГРЭС-2	Биостанция (контроль)
Площадь проекции, мкм^2	7,6 ± 0,4	7,9 ± 0,3	8,2 ± 0,4
Площадь поверхности, мкм^2	28,2 ± 1,4	27,7 ± 1,1	33,3 ± 1,7
Объем, мкм^3	14,5 ± 1,0	13,9 ± 0,8	18,6 ± 1,5

Таблица 4

Содержание низкомолекулярных антиоксидантов в листьях *B. pendula*

Местообитание	Флавоноиды, мг/г сух. в.	Аскорбат, мг/г сух. в.
СУГРЭС-1	9,20 ± 2,00	0,055 ± 0,001
СУГРЭС-2	31,70 ± 1,90	0,053 ± 0,004
Биостанция (контроль)	19,04 ± 2,80	0,066 ± 0,003

с обменом нуклеиновых кислот и синтезом белка, в антиоксидантных реакциях. Имеющиеся литературные данные указывают на увеличение концентрации аскорбата в растениях при действии на них различных неблагоприятных факторов [2], [19]. Однако в нашем исследовании наблюдалось достоверное (хотя и не столь значительное) снижение содержания аскорбиновой кислоты у *B. pendula* на обоих золоотвалах. Аналогичная тенденция была отмечена и для каротиноидов. Вероятно, это свидетельствует об истощении пула данных антиоксидантов вследствие отставания процессов синтеза от процессов расходования. Таким образом, однозначной тенденции в изменении содержания низкомолекулярных антиоксидантов (аскорбиновой кислоты, флавоноидов, каротиноидов) у *B. pendula* на золоотвалах не выявлено. Следовательно, уровень их накопления у березы повислой не является надежным маркером нарушенности среды при произрастании в неблагоприятных условиях обитания.

ВЫВОДЫ

1. У *Betula pendula*, произрастающей на техногенно нарушенных землях (золоотвалах), выявлены изменения структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата, связанные как с низкой обеспеченностью зольного субстрата доступными питательными веществами, так и с особенностями водного режима.

2. Растения *Betula pendula*, выросшие на более молодом золоотвале (СУГРЭС-2), отличались минимальной площадью и максимальной толщиной и удельной плотностью листовой пластинки в сравнении с растениями из других местообитаний.

3. Неблагоприятные условия техногенно нарушенных местообитаний не оказали влияния на коэффициент флуктуирующей асимметрии листовой пластинки.

4. Фотосинтетический аппарат *Betula pendula* на нарушенных землях оказался чувствительным к действию стрессовых факторов. Это проявилось в достоверном уменьшении размеров хлоропластов, в то время как существенного снижения содержания фотосинтетических пигментов не произошло.

5. Однозначной тенденции в изменении содержания низкомолекулярных антиоксидантов (аскорбиновой кислоты, флавоноидов, каротиноидов) у *Betula pendula* на золоотвалах не выявлено.

6. Выявленные изменения морфофизиологических параметров у *Betula pendula* на техногенно нарушенных территориях имеют приспособительный характер. Отсутствие однонаправленных тенденций в изменении изученных показателей свидетельствует о сложности ответных реакций растительного организма на действие стрессовых факторов и необходимости оценки состояния растений по комплексу показателей.

* Работа выполнена при финансовой поддержке со стороны Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 2014/236, код проекта 2485.

ПРИМЕЧАНИЯ

[1] Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2014. Екатеринбург, 2015 [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.mprso.ru (дата обращения 25.02.2016).

[2] Методы оценки антиоксидантного статуса растений: Учеб.-метод. пособие / Г. Г. Борисова и др.; Отв. ред. Н. В. Чукина. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2012. 72 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Афанасьева Л. В. Изменение содержания фенольных соединений в хвое сосны обыкновенной в условиях техногенного стресса // Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде: Материалы Всероссийской научной конференции. Иркутск, 2013. С. 27–30.
2. Баландайкин М. Э. Коррелирование содержания аскорбиновой кислоты в ассимиляционном аппарате *Betula pendula* Roth с действием патологического агента // Химия растительного сырья. 2014. № 1. С. 153−157.
3. Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 256 с.
4. Гарифзянов А. Р., Иванищев В. В., Музафаров Е. Н. Оценка устойчивости *Betula pendula* Roth при произрастании на техногенно загрязненных территориях // Известия ТуГУ. 2011. Вып. 2. С. 315–324.
5. Ерофеева Е. А., Наумова М. М., Нижегородцев А. А. Морфогенетические и биохимические аспекты оценки стабильности развития на примере листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth) // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Биология. 2007. № 5. С. 75–77.
6. Запрометов М. Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения: 56-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1996. 45 с.
7. Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов Б. И., Валецкий А. В., Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Чубинишвили А. Т. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 68 с.
8. Иванова Л. А., Пьянков В. И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 12. С. 17–28.
9. Калашникова И. В. Структура фитомассы берез (*Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh.) в условиях зольного субстрата: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2014. 166 с.
10. Коротеева Е. В., Веселкин Д. В., Куянцева Н. Б., Чащина О. Е. В градиенте влияния выбросов Карабашского медеплавильного комбината изменяется размер, но не флуктуирующая асимметрия листа березы повислой // Доклады Академии наук. 2015. Т. 460. № 3. С. 364–367.

11. Коротеева Е. В., Веселкин Д. В., Куянцева Н. Б., Мумбер А. Г., Чащина О. Е. Накопление тяжелых металлов в разных органах березы повислой возле Карабашского медеплавильного комбината // Агрохимия. 2015. № 3. С. 94–102.
12. Махнев А. К., Чибрик Т. С., Трубина М. Р., Лукина Н. В., Гебель Н. Э., Терин А. А., Еловиков Ю. И., Топорков Н. В. Экологические основы и методы биологической рекультивации золоотвалов тепловых электростанций на Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 355 с.
13. Махнев А. К., Мигалина С. В. Особенности адаптаций популяций лесообразующих видов берез на южном пределе распространения // Материалы Международной конференции «Биоразнообразие степных сообществ». Костанай, 2006. С. 18–28.
14. Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 6. С. 948–953.
15. Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Изменение морфологии листа *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология. 2010. № 4. С. 257–265.
16. Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. С. 119–133.
17. Николайченко И. В. Особенности естественного лесозарастания породных отвалов угольных разрезов // Рекультивация нарушенных земель в Сибири: Сб. науч. трудов. Кемерово: Типография «ИНТ», 2005. Вып. 1. С. 112–116.
18. Придача В. Б., Сазонова Т. А. Морфофизиологические показатели березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) на ранних этапах онтогенеза // Сборник статей и лекций IV Всероссийской школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники». Уфа: Издательский центр «МедиаПринт», 2012. С. 610–615.
19. Рябухина М. В. Содержание аскорбиновой кислоты – информативный показатель мониторинга окружающей среды крупных промышленных центров (на примере г. Оренбурга) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2011. № 2 (30). С. 231–233.
20. Скрипальщикова Л. Н., Стасова В. В. Биоиндикационные показатели стабильности развития насаждений в нарушенных ландшафтах // Сибирский лесной журнал. 2014. № 2. С. 62–72.
21. Стрельцов А. Б. Региональная система биологического мониторинга. Калуга: Изд-во Калужского ЦНТИ, 2003. 158 с.
22. Цандекова О. Л., Неверова О. А. Влияние выбросов автотранспорта на пигментный комплекс листьев древесных растений // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010. Т. 12. № 1 (3). С. 853–856.
23. Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. 268 с.
24. Шубина А. Г. Содержание хлорофилла и каротиноидов в листьях одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*) и березы повислой (*Betula pendula*), растущих в г. Тамбове // Вестник ТГУ. 2011. Т. 6. № 1. С. 353–355.
25. Neverova O. A., Legoshchina O. M., Bykov A. A. Anatomy of leaves of *Betula pendula* (Roth) affected by air emissions in industrial area of Kemerovo City // Middle-East Journal of Scientific Research. 2013. Vol. 17 (3). P. 354–358.
26. Pietrowska-Borek M., Chadzinikolau T., Kozłowska M. Effect of urban pollution on 4-coumarate: CoA ligase and flavonoid accumulation in *Berberis thunbergii* // Dendrobiology. 2010. Vol. 64. P. 79–85.

Chukina N. V., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Filimonova E. I., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Fayruzova A. I., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)
Borisova G. G., Ural Federal University (Ekaterinburg, Russian Federation)

MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL FEATURES OF *BETULA PENDULA* ROTH GROWING ON ASH DUMPS OF THE MIDDLE URALS

The aim of this work was to study multiple morphological and physiological parameters of some woody plants growing on ash dumps (for example, *Betula pendula* Roth) and to identify the most informative biomarkers of habitat destruction. A comparative analysis of the leaf's structural and functional parameters (size, weight, thickness, specific leaf weight, fluctuating asymmetry, the chloroplasts size, the content of photosynthetic pigments, flavonoids and ascorbic acid) from anthropogenically disturbed territories (ash dumps of Sredneuralsk GES) and natural habitats (university biological station) was carried out. It was shown that in disturbed areas (ash dumps) *B. pendula* changes its mesostructural parameters when compared with plants from natural habitats. It is caused by the nutrients' deficit and lower water supply of ash substrates. Plants growing on ash dumps significantly differ in their leaf morphometric parameters, their chloroplast size and in the content of carotenoids and flavonoids. It was found that such morphological and physiological changes have adaptive nature. It was concluded that plants from disturbed habitats have no unidirectional changes of studied parameters. The research results speak of the necessity to use a set of parameters to estimate the level of complex changes in the plants in focus.

Key words: ash dumps, *Betula pendula*, leaf morphology, fluctuating asymmetry, mesostructure of the photosynthetic apparatus, photosynthetic pigments, flavonoids, ascorbate

REFERENCES

1. Afanas'eva L. V. Changes in compounds of phenolic content in pine needles under anthropogenic stress [Izmenenie soderzhaniya fenol'nykh soedineniy v khvoe sosny obyknovennoy v usloviyakh tekhnogennogo stressa]. *Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii "Faktory ustoychivosti rasteniy v ekstremal'nykh prirodnykh usloviyakh i tekhnogennoy srede"*. Irkutsk, 2013. P. 27–30.
2. Balandaykin M. E. Correlation of the ascorbic acid content in the assimilation apparatus *Betula pendula* Roth with the action of the pathological agent [Korrelirovanie soderzhaniya askorbinovoy kisloty v assimilyatsionnom apparate *Betula pendula* Roth s deystviem patologicheskogo agenta]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2014. № 1. P. 153–157.
3. Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. *Bol'shoy praktikum po fotosintezu* [Large workshop on photosynthesis]. Moscow, Akademiya Publ., 2003. 256 p.

4. Garifzyanov A. R., Ivanishchev V. V., Muzafarov E. N. Estimation of Betula pendula Roth stability when growing in the industrially polluted territories [Otsenka ustoychivosti *Betula pendula* Roth pri proizrastanii na tekhnogenno zagryaznennykh territoriyakh]. *Izvestiya TuGU* [Proceedings of TuSU]. 2011. Issue 2. P. 315–324.
5. Erofeeva E. A., Naumova M. M., Nizhegorodtsev A. A. Morphogenetic and biochemical aspects of developmental stability estimation: the case of leaf blades of birch tree (*Betula pendula* Roth) [Morfogeneticheskie i biokhimicheskie aspekty otsenki stabil'nosti razvitiya na primere listovoy plastinki berezy povisloy (*Betula pendula* Roth)]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo. Biologiya* [Bulletin of the Nizhny Novgorod University named after Lobachevskii. Biology]. 2007. № 5. P. 75–77.
6. Zaprometov M. N. *Fenol'nye soedineniya i ikh rol' v zhizni rasteniya: 56-e Timiryazevskoe chtenie* [Phenolic compounds and their role in plant life: 56th Timiryazev reading]. Moscow, Nauka Publ., 1996. 45 p.
7. Zakharov V. M., Baranov A. S., Borisov B. I., Valetskiy A. V., Kryazheva N. G., Chistyakov E. K., Chubinishvili A. T. *Zdorov'e sredy: metodika otsenki* [Environment Health: assessment methodology]. Moscow, 2000. 68 p.
8. Ivanova L. A., P'yankov V. I. Influence of environmental factors on the leaf mesophyll structural indicators [Vliyanie ekologicheskikh faktorov na strukturnye pokazateli mezofilla lista]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Journal]. 2002. Vol. 87. № 12. P. 17–28.
9. Kalashnikova I. V. *Struktura fitomassy berez (Betula pendula Roth i B. pubescens Ehrh.) v usloviyakh zol'nogo substrata: Dis. ... kand. biol. nauk* [Structure of birch biomass (Betula pendula Roth and B. pubescens Ehrh.) under the ash substrate]. Ekaterinburg, 2014. 166 p.
10. Koroteeva E. V., Veselkin D. V., Kuyantseva N. B., Chashchina O. E. The size, but not the fluctuating asymmetry of the leaf, the silver birch changes under the gradient influence of emissions of the Karabash copper smelter plant. *Doklady Biological sciences.* 2015. Vol. 460. № 1. P. 36–39.
11. Koroteeva E. V., Veselkin D. V., Kuyantseva N. B., Mumber A. G., Chashchina O. E. Accumulation of heavy metals in different organs of birch near the Karabash copper smelter plant [Nakoplenie tyazhelykh metallov v raznykh organakh berezy povisloy vozle Karabashskogo medeplavil'nogo kombinata]. *Agrokhimiya* [Agrochemistry]. 2015. № 3. P. 94–102.
12. Makhnev A. K., Chibrik T. S., Trubina M. R., Lukina N. V., Gebel' N. E., Terin A. A., Elovikov Yu. I., Toporkov N. V. *Ekologicheskie osnovy i metody biologicheskoy rekul'tivatsii zolootvalov teplovykh elektrostantsiy na Urale* [Ecological bases and methods of biological reclamation of ash dumps of thermal power plants in the Urals]. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2002. 355 p.
13. Makhnev A. K., Migalina S. V. Features of adaptations of populations of forest forming species of birch trees on the southern limits of distribution [Osobennosti adaptatsiy populyatsiy lesoobrazuyushchikh vidov berez na yuzhnom predele rasprostraneniya]. *Materialy Mezhdunar. konf. "Bioraznoobrazie stepnykh soobshchestv".* Kostanay, 2006. P. 18–28.
14. Migalina S. V., Ivanova L. A., Makhnev A. K. Size of the Leaf as a Marker of Birch Productivity at a Distance from the Climatic Optimum. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2009. Vol. 56. № 6. P. 858–862.
15. Migalina S. V., Ivanova L. A., Makhnev A. K. Changes of leaf morphology in *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. along a zonal-climatic transect in the Urals and Western Siberia. *Russian Journal of Ecology.* 2010. Vol. 41. № 4. P. 293–301.
16. Mokronosov A. T., Borzenkova R. A. Methods of quantitative evaluation of the structure and functional activity of photosynthetic tissues and organs [Metodika kolichestvennoy otsenki struktury i funktsional'noy aktivnosti fotosinteziruyushchikh tkaney i organov]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii.* 1978. Vol. 61. P. 119–133.
17. Nikolaychenko I. V. Features of the natural forest overgrowth on rock dumps of coal mines [Osobennosti estestvennogo lesozarastaniya porodnykh otvalov ugol'nykh razrezov]. *Sbornik nauchykh trudov "Rekul'tivatsiya narushennykh zemel' v Sibiri".* Kemerovo, INT Publ., 2005. Issue 1. P. 112–116.
18. Pridacha V. B., Sazonova T. A. Morphophysiological indicators of birch trees (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in the early stages of ontogenesis [Morfofiziologicheskie pokazateli berezy borodavchatoy (*Betula pendu*la Roth) i berezy pushistoy (*Betula pubescens* Ehrh.) na rannikh etapakh ontogeneza]. *Sbornik statey i lektsiy IV Vserossiyskoy shkoly-konferentsii "Aktual'nye problemy geobotaniki".* Ufa, MediaPrint Publ., 2012. P. 610–615.
19. Ryabukhina M. V. The content of ascorbic acid − an informative indicator of environmental monitoring of large industrial centers (the example of Orenburg) [Soderzhanie askorbinovoy kisloty − informativnyy pokazatel' monitoringa okruzhayushchey sredy krupnykh promyshlennykh tsentrov (na primere g. Orenburga)]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Orenburg State]. 2011. № 2 (30). P. 231–233.
20. Skripal'shchikova L. N., Stasova V. V. Bioindicative indicators of plant's stability in disturbed landscapes [Bioindikatsionnye pokazateli stabil'nosti razvitiya nasazhdeniy v narushennykh landshaftakh]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Journal of Forestry]. 2014. № 2. P. 62–72.
21. Strel'tsov A. B. *Regional'naya sistema biologicheskogo monitoringa* [Regional system of biological monitoring]. Kaluga, Kaluga StNTI Publ., 2003. 158 p.
22. Tsandekova O. L., Neverova O. A. Influence of the motor transport emissions on the pigmentary complex of woody plants' leaves [Vliyanie vybrosov avtotransporta na pigmentnyy kompleks list'ev drevesnykh rasteniy]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2010. Vol. 12. № 1 (3). P. 853–856.
23. Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonov E. I., Glazyrina M. A. *Ekologicheskie osnovy i opyt biologicheskoy rekul'tivatsii narushennykh promyshlennost'yu zemel'* [Ecological bases and experience of the biological land reclamation industry]. Ekaterinburg, UGU Publ., 2011. 268 p.
24. Shubina A. G. Maintenance of chlorophyll and carotinoids in leaves of dandelion medicinal (*Taraxacum officinale*) and birches (*Betula pendula*), growing in Tambov [Soderzhanie khlorofilla i karotinoidov v list'yakh oduvanchika lekarstvennogo (*Taraxacum officinale*) i berezy povisloy (*Betula pendula*), rastushchikh v Tambove]. *Vestnik TGU* [Vestnik of Tambov State University]. 2011. Vol. 6. № 1. P. 353–355.
25. Neverova O. A., Legoshchina O. M., Bykov A. A. Anatomy of leaves of *Betula pendula* (Roth) affected by air emissions in industrial area of Kemerovo City. *Middle-East Journal of Scientific Research*. 2013. Vol. 17 (3). P. 354–358.
26. Pietrowska-Borek M., Chadzinikolau T., Kozłowska M. Effect of urban pollution on 4-coumarate: CoA ligase and flavonoid accumulation in *Berberis thunbergii*. *Dendrobiology.* 2010. Vol. 64. P. 79–85.

Поступила в редакцию 25.03.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 76–81 **Общая биология** **2016**

УДК 630*165.7

АНАТОЛИЙ ПЕТРОВИЧ ЦАРЕВ
доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры лесного хозяйства и ландшафтной архитектуры Института лесных, инженерных и строительных наук, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
anatolytsa@gmail.com

РАИСА ПЕТРОВНА ЦАРЕВА
кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории селекции, Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии (Воронеж, Российская Федерация)
tsarais42@mail.ru

ИССЛЕДОВАНИЕ РОСТА И СОХРАННОСТИ ЧЕРНЫХ ПИРАМИДАЛЬНЫХ ТОПОЛЕЙ В ЦЕНТРАЛЬНОМ ЧЕРНОЗЕМЬЕ

Представлены результаты 40-летнего испытания черных пирамидальных тополей в Семилукском популетуме (30 км к юго-западу от г. Воронежа). Почва – типичный чернозем, уровень грунтовых вод 4–5 м, размещение растений 5 × 4 м. Число повторений – 4. Размещение делянок в повторениях рандомизированное. Число рамет (растений одного клона) на делянке – 6. Каждый клон и сорт представлен 24 растениями на площади 480 м² (20 м² × 6 рамет × 4 повторности). Посадка произведена стеблевыми черенками. Из высаженных 9 клонов и сортов до 40-летнего возраста сохранилось только 4: Пионер и Русский селекции А. С. Яблокова; Черный-гибрид-ЭД-120 (ЭД-120) селекции Ф. Копецкого и Пирамидально-осокоревый Камышинский (ПОК) селекции А. В. Альбенского. У тополей Пионер и ЭД-120 сохранность составила 42 %, а у тополей Русского и ПОК резко снизилась после 20–25-летнего возраста до 12,5 %. Средние высоты колебались от 27,3 (ПОК) до 34,7 м (Пионер). Средние диаметры – от 31,4 (ПОК) до 42,7 см (Пионер). Средние объемы – от 0,825 (ПОК) до 1,912 м^3 (Пионер). Запасы стволовой древесины – от 52 (ПОК) до 398 м^3/га (Пионер). Низкие показатели у ПОК, как и у тополя Русского, объясняются низкой сохранностью. Динамика ростовых показателей и сохранности тополей в течение исследуемого отрезка онтогенеза показана на графиках. Закономерности изменения изученных показателей с возрастом представлены соответствующими уравнениями кривых: логарифмическими для высоты, диаметра и объема стволов и полиномическими для запаса стволовой древесины у тополей Пионер и ЭД-120. В целом по всем показателям лучшим оказался тополь Пионер, который может быть рекомендован для создания массивных и полезащитных насаждений.

Ключевые слова: черные пирамидальные тополя, гибриды, рост, сохранность, продуктивность

ВВЕДЕНИЕ

Черные пирамидальные тополя относятся к роду *Populus* L., подроду *Eupopulus* Dode, секции *Aegiri* Dode. Они широко используются в озеленении, в то же время ряд их гибридов, клонов и сортов обладают быстрым ростом и высокой продуктивностью древесины. Это позволяет вводить их в плантационные и защитные насаждения [5], [9], [10], [11], [12], [13].

Первые упоминания о черных пирамидальных тополях относятся еще к античности. Но ввиду их южного происхождения, естественно произрастающие черные пирамидальные тополя не отличаются высокой зимостойкостью. Это ведет, как правило, к обмерзанию ветвей и формированию метловидной кроны в северных районах произрастания этих тополей.

Для повышения зимостойкости пирамидальных тополей исследователями проводятся специальные селекционные работы. В нашей стране этой проблемой занималась целая плеяда ученых: А. В. Альбенский, А. С. Яблоков, Н. В. Старова и др. [1], [4], [8]. Методом гибридизации зимостойкого осокоря и пирамидальных особей теплолюбивых черных тополей были выведены довольно зимостойкие в определенных регионах страны формы и сорта.

С целью изучения, насколько некоторые из этих гибридов приспособлены к культивированию в Центральном Черноземье, было проведено их сортоиспытание, результаты которого излагаются в настоящей работе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Морфолого-систематическая группа черных пирамидальных тополей изучалась на Семилукском популетуме, заложенном по инициативе и под непосредственным руководством одного из авторов статьи А. П. Царева весной 1974 года.

© Царев А. П., Царева Р. П., 2016

Популетум (общей площадью 4,5 га) расположен в 30 км к юго-западу от г. Воронежа (примерно 52° с. ш. и 42° в. д.). Почва – типичный чернозем, уровень грунтовых вод 4–5 м, размещение растений 5 × 4 м. Число высаженных клонов и сортов – 80. Число повторений – 4. Размещение делянок в повторениях – рандомизированное. Число рамет (растений одного клона) на делянке – 6. Каждый клон и сорт представлен 24 растениями на площади 480 м² (20 м² × 6 рамет × 4 повторности). Некоторые другие детали характеристики этого популетума приведены в более ранних публикациях [6].

Из черных пирамидальных тополей с пирамидальной и полупирамидальной кроной в испытание на популетуме было введено 9 клонов: Алжирский пирамидальный, инв. № 1 (получен из Присивашской ЛОС, местный клон); Алжирский пирамидальный, инв. № 25 (получен из СредАзНИИЛХ, местный клон); Пионер, инв. № 42 (оригинатор А. С. Яблоков); Русский, инв. № X_4 (оригинатор А. С. Яблоков); Пирамидально-осокоревый Камышинский, инв. № 91 (оригинатор А. В. Альбенский, далее будет обозначаться как ПОК); Полтавский-2, инв. № 14 (гибрид УкрНИИЛХА); Черный (гибрид) ЭД-120, инв. № 28 (оригинатор Ф. Копецкий, далее будет обозначаться как ЭД-120); Черный пирамидальный (итальянский), инв. № 11 (получен из Цюрупинской ЛОС, местный клон); Черный пирамидальный, инв. № X_3 (заготовлен в г. Семилуки Воронежской обл., происхождение неизвестно). Все клоны высажены стеблевыми черенками длиной 25 см.

Большая часть этих клонов, в основном южного и неизвестного происхождения, погибла в раннем возрасте. К 40-летнему возрасту сохранилось 4 сорта: ПОК, Русский, ЭД-120 и Пионер. Эти сорта были довольно известны еще в советский период. С ними и проведены исследования, изложенные в данной работе.

Изучались рост по высоте, диаметру на высоте 1,3 м, объему стволов. Высоты определялись с помощью немецкого высотомера «Blume-Leiss» или по специальным таблицам в зависимости от диаметров [7]. Диаметры получались через измерение окружностей стволов на высоте 1,3 м. Средние диаметры рассчитывались с использованием площадей сечения деревьев на высоте 1,3 м. Объемы стволов деревьев определялись вычислением видовых цилиндров и умножением их значений на видовое число, равное 0,39.

Сохранность оценивалась как процент сохранившихся растений от общего числа посадочных мест [3]. С учетом объемов стволов и сохранности растений в опыте определялись запасы, а также средние приросты по запасу. Статистические показатели определялись стандартными методами [2]. Динамика показателей определена в формате MS-Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты математической обработки фактических полевых наблюдений и измерений черных пирамидальных тополей в возрасте 40 лет представлены в табл. 1.

Из данных табл. 1 видно, что лучшей сохранностью к этому возрасту обладают тополя Пионер и ЭД-120 (около 42 %). Однако, если учесть, что укореняемость стеблевых черенков тополя Пионер в первые годы роста была значительно меньше (63 %), чем у ЭД-120 (96 %), как это показано на рис. 1, то можно считать, что сохранность уже прижившихся растений у тополя Пионер является самой высокой среди испытуемых тополей.

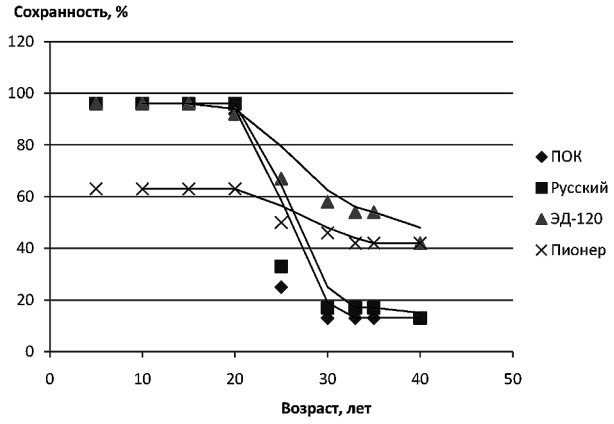


Рис. 1. Динамика сохранности черных пирамидальных тополей

Таблица 1

Показатели роста и сохранности черных пирамидальных тополей в 40-летнем возрасте

Наименование тополей	Число деревьев	Сохранность, %	Высота, м	Диаметр, см	Объем ствола, м³	Запас, м³/га	Средний прирост, м³/га/год
ПОК	3	12,5	27,3 ± 0,76	31,4 ± 0,88	0,825 ± 0,071	51,6	1,29
Русский	3	12,5	30,3 ± 1,56	39,4 ± 2,03	1,440 ± 0,160	90,0	2,25
ЭД-120	10	41,7	33,9 ± 0,85	39,1 ± 2,98	1,588 ± 0,311	330,8	8,27
Пионер	10	41,7	34,7 ± 1,22	42,4 ± 2,43	1,912 ± 0,300	398,3	9,96
Среднее		27,1	31,6	38,1	1,44	217,7	5,44

У этого же тополя оказались самыми высокими и показатели роста по высоте, диаметру, объему столов и запасу. Статистические сравнения объемов стволов у разных клонов показали, что достоверная разница между ними выявлена только у тополя ПОК по отношению к остальным исследованным тополям (табл. 2). Разница в объемах стволов у остальных трех тополей оказалась недостоверной при их сравнении между собой. По-видимому, это связано как с биологическими особенностями клонов, так и с малым числом сравниваемых деревьев, на которое повлиял низкий уровень их сохранности.

Таблица 2

Достоверность различий по объему ствола между исследованными клонами черных пирамидальных тополей

Тополя	Русский	ЭД-120	Пионер
ПОК	3,51*	2,18*	3,53*
Русский	–	0,39	1,39
ЭД-120		–	0,62

Примечание. * – значение достоверно при 5-процентном уровне значимости.

Самый высокий запас оказался у тополя Пионер (см. табл. 1). Для этих условий это не очень высокий уровень запаса по сравнению с ростом тополей из других морфолого-систематических групп [6]. Однако показатели запасов у других тополей из этой же морфолого-систематической группы черных пирамидальных (ПОК и Русского) оказались существенно ниже. Исследования динамики ростовых характеристик изученных тополей показали, что так было не всегда. В течение онтогенеза параметры роста у этих тополей отличались от других тополей или несущественно, или в отдельные периоды были даже выше (рис. 2).

Соответствующие уравнения закономерностей роста по различным показателям приведены в табл. 3.

Эти уравнения показывают, что линии тренда развития по высоте, диаметру и объему стволов представлены логарифмическими кривыми, а линии тренда по запасам для тополей Пионер и ЭД-120 – полиномическими. Линии тренда по запасам для тополей Русского и ПОК в данном отрезке онтогенеза не вписывались в эти кривые, поскольку их естественный рост после 20-летнего возраста резко снизился в результате неблагоприятного воздействия условий внешней среды (см. рис. 1). Эти условия сказались и на тополях Пионер и ЭД-120, но в меньшей степени.

В целом уравнения динамики роста по высоте, диаметру, объему стволов и запасам стволовой древесины можно использовать для расчета рос-

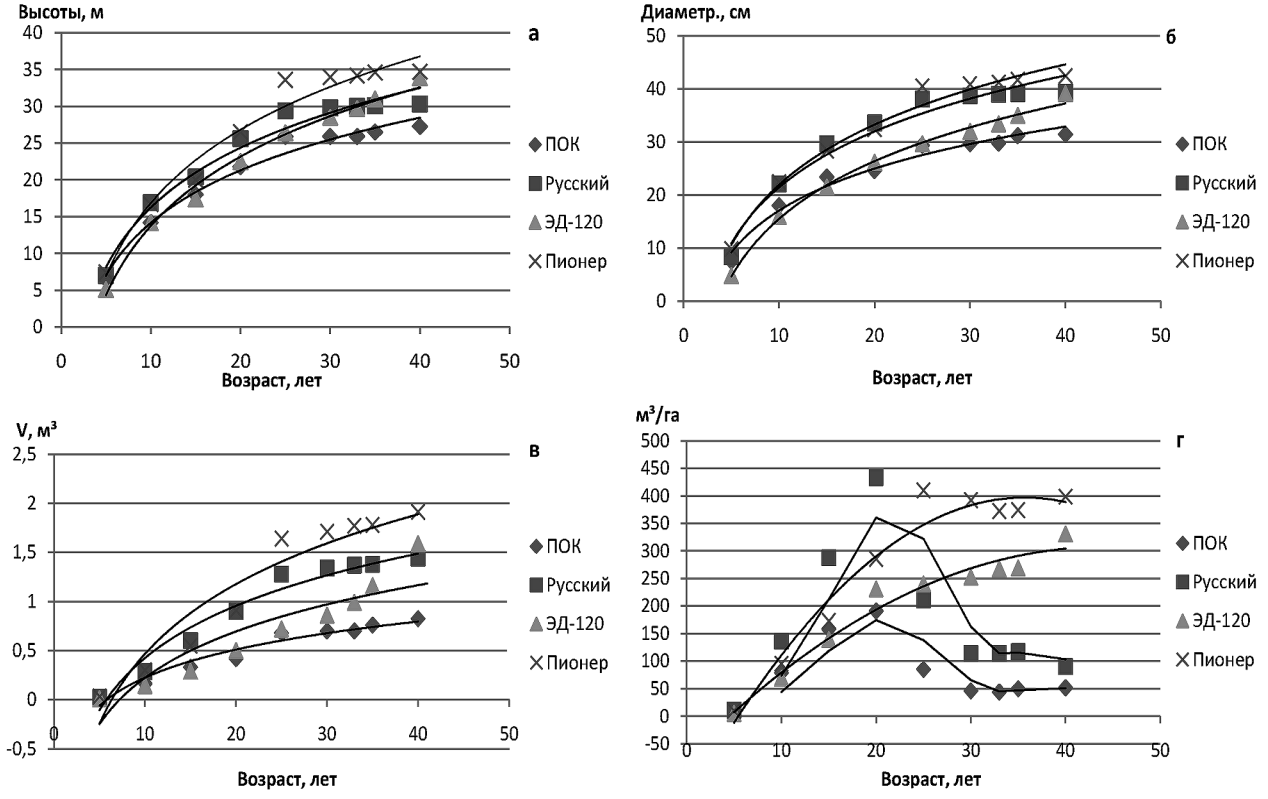


Рис. 2. Динамика роста черных пирамидальных тополей: а) высоты, м; б) диаметры, см; в) объемы стволов, м³; г) запасы, м³/га

Таблица 3

Закономерности роста черных пирамидальных тополей в Центральном Черноземье в период их онтогенеза с 5 до 40 лет

Наименование тополей	Уравнения для ростовых показателей	
	Высоты	Диаметры
Пионер	$y = 14{,}38\ln(x) - 16{,}248$	$y = 16{,}236\ln(x) - 15{,}432$
ЭД-120	$y = 12{,}848\ln(x) - 15{,}801$	$y = 15{,}239\ln(x) - 19{,}568$
Русский	$y = 11{,}716\ln(x) - 10{,}729$	$y = 15{,}188\ln(x) - 13{,}524$
ПОК	$y = 10{,}288\ln(x) - 9{,}5254$	$y = 11{,}351\ln(x) - 9{,}0337$
	Объемы стволов	Запасы
Пионер	$y = 1{,}0382\ln(x) - 1{,}9258$	$y = -0{,}4657x^2 + 32{,}131x - 163{,}38$
ЭД-120	$y = 0{,}6897\ln(x) - 1{,}366$	$y = -0{,}3125x^2 + 21{,}559x - 102{,}51$
Русский	$y = 0{,}7435\ln(x) - 1{,}2853$	–
ПОК	$y = 0{,}4114\ln(x) - 0{,}7223$	–

товых показателей в любом конкретном возрасте растений в данном отрезке онтогенеза. Они могут также использоваться для краткосрочного прогноза значений данных показателей.

Ввиду неблагоприятного воздействия условий внешней среды, линии тренда сохранности всех тополей (см. рис. 2), а также роста тополей Русского и ПОК (рис. 2г) получены в результате линейной фильтрации данных. Показанные на рис. 2 тенденции сохранности и роста дают определенное представление о поведении исследованных показателей в течение изученного периода роста деревьев.

Рис. 3. Тополь Пионер. В возрасте 40 лет это дерево имело диаметр 53 см, высоту 35,5 м, объем ствола 3,05 м^3. Семилукский популетум. Май 2015 года. Фото А. П. Царева

В целом многолетнее сортоиспытание показало, что наиболее перспективным из группы черных пирамидальных тополей оказался тополь Пионер (рис. 3).

Как уже отмечалось выше, этот гибрид получен А. С. Яблоковым от скрещивания тополя черного пирамидального и осокоря. У него полупирамидальная крона, пол женский, он зимостоек. В Центральном Черноземье тополь Пионер показал хороший рост не только на почвах исследуемого популетума, но и в других условиях местопроизрастания. Так, в Жировской даче вблизи г. Воронежа на сортоиспытательном участке, заложенном под руководством сотрудников ВНИИЛМ, на пойменных аллювиальных тяжелосуглинистых почвах в 19-летнем возрасте этот тополь показал среднюю высоту 24,2 м, средний диаметр 22,7 см, запас 460 м^3/га [9]. То есть этот тополь в данном регионе отличается высокой экологической стабильностью быстрого роста. Ввиду этого он может быть рекомендован для широкого внедрения в массивные и полезащитные насаждения.

ВЫВОДЫ

Сортоиспытание черных пирамидальных тополей в Центральном Черноземье позволяет сделать следующие выводы:

1. Черные пирамидальные тополя южного происхождения не всегда устойчиво переносят климатические условия региона исследования. Из введенных в сортоиспытание сортов и клонов до 40-летнего возраста сохранилось только 4 сорта.

2. Несмотря на невысокую приживаемость черенков (63 %) тополя Пионер селекции А. С. Яблокова, он показал наиболее высокую сохранность (42 % к числу посадочных мест). Такая же сохранность наблюдалась и у тополя Черный (гибрид) ЭД-120 селекции Ф. Копецкого. Одна-

ко у последнего была более высокая приживаемость (96 %).

3. Лучшие результаты по росту показали также эти два тополя. Запас у тополя Пионер к 40 годам составил 398 м³/га, а у ЭД-120 – 331 м³/га. Для этих условий это не очень высокие запасы по сравнению с ростом тополей из других морфолого-систематических групп, но они значительно превышают запасы тополей Русского и ПОК, которые показали очень низкие запасы (51–90 м³/га) в результате высокой чувствительности к неблагоприятным и нестабильным условиям окружающей среды.

4. Исследование динамики роста по высоте, диаметру, объему стволов и запасам позволило получить уравнения связи этих показателей с возрастом. Эти уравнения могут быть использованы для расчета ростовых показателей в любом конкретном возрасте растений в данном отрезке онтогенеза. Они могут также использоваться для краткосрочного прогноза значений данных показателей.

5. В целом изученные черные пирамидальные тополя могут быть использованы как в массивных и полезащитных насаждениях Центрального Черноземья (Пионер и ЭД-120), так и для обогащения урбофлоры населенных пунктов южнее 52-й параллели (Русский и ПОК). Однако для целей озеленения в районах севернее этой параллели необходимо проводить дальнейшую селекцию по выведению более зимостойких мужских форм и сортов черных пирамидальных тополей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1959. 306 с.
2. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Изд. 2-е. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
3. Лесное хозяйство: Терминологический словарь / Под общ. ред. А. Н. Филипчука. М.: ВНИИЛМ, 2002. 480 стр.
4. Старова Н. В. Селекция ивовых. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 208 с.
5. Царев А. П., Погиба С. П., Лаур Н. В. Селекция лесных и декоративных древесных растений: Учебник / Под общ. ред. А. П. Царева. М.: МГУЛ, 2014. 552 с.
6. Царев А. П., Царева Р. П., Царев В. А. Динамика сохранности и продуктивности настоящих тополей при испытании в условиях умеренного климата // Информационный вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 2. С. 255–264.
7. Царев В. А., Царева Р. П. Методический подход к ускоренному определению высот в спелых тополевых насаждениях // Актуальные направления научных исследований XXI века: теория и практика: Материалы Международной заочной научно-практической конференции. Воронеж, ВГЛТА, 10–12 декабря 2014. 2014. Т. 2. № 5. Ч. 3. С. 63–66.
8. Яблоков А. С. Пирамидальные тополи. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1956. 58 с.
9. First International Conference on the future of poplar culture. Rome, 13–15 November 2003: FAO headquarters – Report and Round Table, 2003. 114 p.
10. Improving lives with poplars and willows / International Poplar Commission. 24th Session. Dehradun, India, 30 October – 2 November 2012. Rome, Italy: FAO. Abstracts of Submitted Papers. Working Paper IPC/11, 2012. 226 p.
11. More D., White J. Enciclopédie des arbres. Paris: Flamarion, 2013. 831 p.
12. Poplars and Willows – Trees for Society and the Environment / Edited by J. G. Isebrands and J. Richardson. Rome, FAO: Published jointly by CAB International and FAO, 2014. 634 p.
13. Poplars, Willows and People's Wellbeing. 23rd Session of International Poplar Commission Beijing, China, 27–30 October 2008. Abstract and Submitted Papers. Rome: FAO, Working Paper IPC/5, 2008. 259 p.

Tsarev A. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Tsareva R. P., All-Russian Scientific Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology (Voronezh, Russian Federation)

RESEARCH OF THE BLACK PYRAMIDAL POPLARS' GROWTH AND SURVIVAL RATE IN THE CENTRAL BLACK SOIL REGION

Research results of the 40 years study of black pyramidal poplars growing in Semiluksky populetum (30 km to the southwest from Voronezh) are introduced in the article. The soil of the area is presented by typical black soil; the level of ground waters is 4–5 m, the placement of plants amounts to 5 x 4 m. The number of repetitions reaches 4. The placement of plots in patterns is random. The number of ramats (plants of the same clone) on one plot is 6. Each clone and cultivars are presented by 24 plants on the area of 480 m² (20 m² x 6 ramats x 4 frequency). The planting is made by stem cuttings. Only 4 species from 9 planted clones lived till the age of 40 years: 'The Pioneer' and ' The Russian' selected by A. S. Yablokov; 'The Black-hybrid-ED-120' ('ED-120') selected by F. Kopetsky and 'The Pyramidal Osokorevy Kamyshinsky' ('POK') selected by A. V. Albensky. In poplars of ' The Pioneer' breed and in 'the ED-120' selection the survival rate amounted to 42 %. In poplars of 'The Russian' and 'The POK breeds the general survival rate sharply decreased after 20–25-years of growth and fell to 12,5 %. The average heights fluctuated from 27,3 ('The POK') to 34,7 m ('The Pioneer'). The average diameters fluctuated from 31,4 ('The POK') to 42,7 cm ('The Pioneer'). The average volumes fluctuated from 0,825 (The POK) to 1,912 m3 (The Pioneer). The stock of stem wood fluctuated from 52 (' The POK') to 398 m3/hectare ('The Pioneer'). Low indicators in 'The POK', as well as in ' The Russian' poplar are explained by their low survival rate. The general dynamics of growth indicators and poplars' survival rate during the period of study is shown on presented graphs. Correlations of studied indicators reflecting age related changes are presented by corresponding equations of

curves: logarithmic data on the height, diameter and the trunks' volume and polynomic data on the amount of stock in the stem wood of 'the Pioneer' and 'The ED-120' poplars. By all indicators 'The Pioneer' poplar proved to be the strongest for the area and; therefore, can be recommended for massive and field-protecting plantings' development.

Key words: black pyramidal poplars, hybrids, growth, survival, productivity

REFERENCES

1. Al' benskiy A. V. *Selektsiya drevesnykh porod i semenovodstvo* [Breeding of tree species and seed farming]. Moscow, Leningrad, Goslesbumizdat Publ., 1959. 306 p.
2. Ivanter E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennuyu biologiyu* [Introduction to quantitative biology]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2011. 302 p.
3. *Lesnoe khozyaystvo: Terminologicheskiy slovar'* / *Pod obshch. red. A. N. Filipchuka* [Forestry: terminological dictionary / Under the general edition of A. N. Filipchuk]. Moscow, VNIILM Publ., 2002. 480 p.
4. Starova N. V. *Selektsiya ivovykh* [Breeding of Salicaceae]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1980. 208 p.
5. Tsarev A. P., Pogiba S. P., Laur N. V. *Selektsiya lesnykh i dekorativnykh drevesnykh rasteniy: Uchebnik* / *Pod obshch. red. A. P. Tsareva* [Breeding of forest and ornamental wood plants: textbook / Under the general edition of A. P. Tsarev]. Moscow, MGUL Publ., 2014. 552 p.
6. Tsarev A. P., Tsareva R. P., Tsarev V. A. Dynamics of safety and efficiency of the *Eupopulus* in tests in conditions of a temperate climate [Dinamika sokhrannosti i produktivnosti nastoyashchikh topoley pri ispytanii v usloviyakh umerennogo klimata]. *Informatsionnyy vestnik VOGiS* [Information bulletin of Vavilov Society of Genetics and Breeders]. 2010. Vol. 14. № 2. P. 255–264.
7. Tsarev V. A., Tsareva R. P. Metodical approach to the accelerated determination of heights in ripe poplar plantings [Metodicheskiy podkhod k uskorennomu opredeleniyu vysot v spelykh topolevykh nasazhdeniyakh]. *Aktual'nye napravleniya nauchnykh issledovaniy XXI veka: teoriya i praktika: Materialy Mezhdunarodnoy zaochnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Voronezh, 2014. Vol. 2. № 5. Part 3. P. 63–66.
8. Yablokov A. S. *Piramidal'nye topoli* [Pyramidal poplars]. Moscow, Leningrad, Goslesbumizdat Publ., 1956. 58 p.
9. First International Conference on the future of the poplar culture. Rome, 13–15 November 2003: FAO headquarters – Report and Round Table, 2003. 114 p.
10. Improving lives with poplars and willows / International Poplar Commission. 24th Session. Dehradun, India, 30 October – 2 November 2012. Rome, Italy: FAO. Abstracts of Submitted Papers. Working Paper IPC/11, 2012. 226 p.
11. More D., White J. Enciclopédie des arbres. Paris: Flamarion, 2013. 831 p.
12. Poplars and Willows – Trees for the Society and Environment / Edited by J. G. Isebrands and J. Richardson. Rome, FAO: Published jointly by CAB International and FAO, 2014. 634 p.
13. Poplars, Willows and People's Wellbeing. 23rd Session of International Poplar Commission Beijing, China, 27–30 October 2008. Abstract and Submitted Papers. Rome: FAO, Working Paper IPC/5, 2008. 259 p.

Поступила в редакцию 28.03.2016

№ 6 (159). С. 82–86 **Общая биология** **2016**

УДК 595.772

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

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

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

НАТАЛЬЯ СЕРГЕЕВНА СИККИЛЯ
кандидат биологических наук, заместитель директора по научно-исследовательской работе заповедника «Костомукшский» (Костомукша, Российская Федерация)
zamber.nat@mail.ru

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МУХИ МЕРТВЫХ (*CYNOMYA MORTUORUM*) В КАРЕЛИИ И ПРИМЕНЕНИЕ ЭТИХ ДАННЫХ В СУДЕБНО-МЕДИЦИНСКОЙ ПРАКТИКЕ*

Рассмотрены эколого-биологические особенности мухи *Cynomya mortuorum* в Республике Карелия. Вид встречается по всей республике, но не многочислен. *C. mortuorum* относится к полупоселковым видам, приурочен к открытым биоценозам, встречается в светлохвойном и смешанном типах леса. Для *C. mortuorum* выявлена сезонная активность – на трупах личинки встречаются в летний и осенний периоды. Изучено питание имаго в лабораторных условиях – они могут питаться черным хлебом, не употребляют молоко и спелые ягоды черники. Личинки участвуют в утилизации трупов животных различной массы и систематической принадлежности, они хорошо развиваются на рыбных приманках, на трупах птиц, млекопитающих, но не отмечены на говяжьей печени. На начальных этапах разложения *C. mortuorum* колонизирует трупы различных животных, в том числе и крупных (домашней свиньи *Sus scrofa* f. *domestica* L., 1758), что позволяет использовать эти данные в судебно-медицинской практике. Продолжительность развития от яйца до вылета имаго составляет 20–21 день, развитие яйца и личинки длится в течение 10 дней.

Ключевые слова: муха мертвых, *Cynomya mortuorum*, судебная энтомология, разложение, труп, Calliphoridae

Муха мертвых (*Cynomya mortuorum* Linnaeus, 1761) является одним из наиболее широко распространенных видов в семействе мясных мух (Calliphoridae). Встречается по всей Палеарктике [12], проникая на севере до арктических широт [11].

Муха мертвых – это типичный некрофаг, ее личинки развиваются на разлагающейся животной органике. В ряде работ [10], [11] и др. отмечено питание личинок на трупах полевок и рыб. Известны также случаи паразитизма – личинки могут вызывать миазы у некоторых млекопитающих [7].

Муха мертвых относится к видам, имеющим важное судебно-медицинское значение [4]. Присутствие их на трупах позволяет применять методику ретроспективного анализа и установить продолжительность постмортального интервала в тех случаях, когда трупы находятся на разных стадиях разрушения, а традиционные методы судебной медицины становятся неточными и бессильными. Например, с помощью личинок определена дата смерти женщины, что в свою очередь явилось доказательством совершения правонарушений относительно денежных средств погибшей уже после наступления ее смерти [6].

В задачи данной работы входило изучение биотопического распределения, сезонной активности *Cynomya mortuorum* в условиях севера Европейской части, аттрактивности трупных приманок, установление имагинального питания в лабораторных условиях и изучение участия личинок мух в разложении трупов различных животных.

© Лябзина С. Н., Приходько А. Н., Лаврукова О. С., Сиккиля Н. С., 2016

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение биотопической приуроченности и сезонной активности

Исследования проводили в течение 16 сезонов (с 2000 по 2015 год) в четырех районах Республики Карелия: заповедник «Костомукшский» (Костомукшский район, 64°30′ с. ш., 30°,30′ в. д.), с. Кончезеро (Кондопожский район, 62°,06′ с. ш., 34°,00′ в. д.), с. Пряжа (Пряжинский район, 61°,41′ с. ш., 33°,37′ в. д.) и с. Лососинное (Прионежский район, 61°,39′ с. ш., 34°,01′ в. д.). В качестве приманок были использованы кусочки говяжьей печени (массой 40 г) и трупы животных из разных классов (рыбы, птицы, млекопитающие: полевки, кошки, собаки, туша домашней свиньи) массой от 30 г до 70 кг. Приманки раскладывали в различных биоценозах, характерных для зоны таежной тайги (светло- и темнохвойные леса: сосняк черничный, сосняк лишайниковый, ельник кисличный; березняк разнотравный, открытые биоценозы: влажноразнотравные и суходольные луга, вырубка). Во всех биотопах были размещены однотипные приманки (рыбы, полевки) в равном количестве (15). Имаго собирали в дневное время, всего отловлено 270 особей.

Небольшие приманки раскладывали на поверхность почвы, а мелкие помещали в почвенные ловушки. При изучении фауны на крупных трупах (домашняя свинья *Sus scrofa* f. *domestica* L., 1758) массой 50–70 кг применяли особые приспособления [2]. Сбор имаго и личинок осуществляли непосредственно с трупных приманок, и при необходимости личинок доращивали в лабораторных условиях на рыбе. Значимость отличий частот отмеченных личинок мухи мертвых и других видов мух проверяли с помощью критерия χ^2.

Сезонную активность изучали с мая по сентябрь 2014 года в Пряжинском районе. В течение трех месяцев (май, июль, сентябрь) в период с 10 по 15 числа выставляли рыбные приманки массой 60–100 г для привлечения некрофильных двукрылых. Каждую приманку укладывали в небольшое полиэтиленовое ведро (высота 20 см, диаметр 15 см), наполовину наполненное песком. Ведра с приманками выставляли на открытых участках на пять дней. После этого их закрывали капроновой сеткой из мелкой ячеи и оставляли для наблюдений и выведения имаго в лаборатории при естественных (переменных) условиях освещения.

Изучение питания имаго

Питание имаго изучали в лабораторных условиях. Использовали четыре пищевых субстрата: рыбу, дрожжевой черный хлеб, молоко (3,5 % жирности) и спелые ягоды черники. Для этого в банку с небольшим слоем песчаного грунта отдельно помещали навеску пищевого субстрата и несколько (3–4) особей самок и самцов. Проводили визуальное наблюдение за питанием имаго предлагаемым субстратом. Исследования проводили в пяти повторностях.

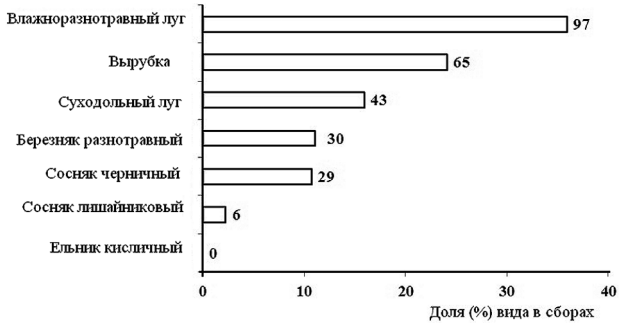
Изучение аттрактивности трупных приманок для развития личинок

Аттрактивность трупных приманок для мухи мертвых изучали на четырех разлагающихся субстратах: кусочки говяжьей печени (массой 40 г) и трупы различных животных: плотвы (массой 100 г), птенца чайки (массой 60 г), рыжей полевки (массой 30 г). Для этого, как и в предыдущих опытах, использовали ведра, внутрь которых помещали приманки и подсаживали несколько самцов и самку. Самки откладывали яйца, после этого взрослых мух убирали и проводили наблюдения за развитием личинок. Исследования проводили без повторностей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биотопическая приуроченность и сезонная активность

В Карелии муха мертвых встречается во всех исследованных районах. Вид предпочитает открытые биоценозы (луга, вырубки), светлохвойные и смешанные леса и избегает темнохвойные леса ($\chi^2 > 177{,}5$; $df = 6$; $p < 0{,}001$). Среди изученных семи биотопов наибольшее число представителей вида отмечено на влажноразнотравном лугу (рисунок). На открытых теплых, прогреваемых участках муха мертвых попадалась не только на приманках, но и на цветущих растениях (купырь, дудник).



Встречаемость *Cynomya mortuorum* в исследуемых биотопах Карелии. Над столбиками абсолютное значение отловленных особей

На урбанизированных территориях муха мертвых предпочитает окраины, где, как правило, обычны участки с хорошо развитой травянистой растительностью. Очень редко особи вида отмечались в центральной части поселков на придорожных растениях из семейства зонтичных.

В условиях севера Европейской части для мухи мертвых выявлена сезонная динамика активности. Личинки были отмечены на приманках во все месяцы исследования, при этом осенью выведено наибольшее число особей (табл. 1). В мае отмечены единичные личинки мухи мертвых, однако приманки колонизировали другие виды некрофильных двукрылых из семейств мясных

Таблица 1

Количество выведенных некрофильных двукрылых в весенне-осенние месяцы из рыбной приманки (масса 80–150 г)

Представители	Май	Июль	Сентябрь	Всего
Cynomya mortuorum	2	15	32	49
Protophormia terraenovae	37	28	5	70
Calliphora spp.	15	22	4	41
Lucilia spp.	–	8	2	10
Fannia spp.	–	3	–	3
Sarcophaga spp.	6	26	–	32
Всего	60	102	43	205

Примечание. – имаго не выведено.

мух (*Protophormia terraenovae*, *Calliphora spp.*) и серых мясных мух (*Sarcophaga spp.*).

В июле было отмечено наибольшее число некрофильных двукрылых, способных колонизировать и развиваться в органическом субстрате (см. табл. 1). В сентябре видовой состав двукрылых уменьшился до трех видов, из них доминировала муха мертвых ($\chi^2 > 27{,}2$; $df = 1$; $p < 0{,}001$). Осенью трупные приманки активно колонизировали труп мухи из рр. *Lucilia*, *Sarcophaga*, *Protophormia*, *Calliphora*, *Fannia*, они питались разлагающимся веществом, но личинок отмечено не было.

Питание имаго

Для полноценной жизнедеятельности и нормального физиологического состояния имаго мухи мертвых необходимо питание. В ходе эксперимента выяснено, что из предложенных пищевых субстратов (черный хлеб, молоко, плоды черники) мухи питались только хлебом, а молоко и ягоды их не привлекали. Если животные не питались, то это приводило к ранней гибели – они были активны только в течение 2–3 дней (табл. 2). Черным хлебом питались как самки, так и самцы, однако продолжительность их активности также невысока – 10–12 дней. Тем не менее отсутствие белковой пищи животного происхождения в их рационе, вероятно, и привело к гибели всех мух.

Таблица 2

Активность имаго *Cynomya mortuorum* при питании на разных субстратах

Пищевой субстрат	Продолжительность активности (сутки)
Черный хлеб (дрожжевой)	10–12
Молоко (3,5 %)	2–3
Спелая ягода (черника)	2–3

Аттрактивность трупных приманок для развития личинок

Взрослым особям мухи мертвых было предложено использовать различные субстраты для откладки яиц и развития их личинок, отличающиеся некоторыми признаками (наличие чешуи, волос, перьев и пр.). В результате были выявлены следующие различия. Самым привлекательным субстратом для питания личинок мухи мертвых оказалась рыба (табл. 3). На таких субстратах развивалось наибольшее число особей ($\chi^2 > 29{,}93$; $df = 3$; $p < 0{,}001$). На приманках же птицы и полевки тоже были отмечены личинки, но численность их значительно ниже. Абсолютно не привлекательными для имаго были кусочки говяжьей печени, на которых личинки отсутствовали.

Таблица 3

Аттрактивность различных трупных приманок для *Cynomya mortuorum*

Приманки	Количество выведенных особей
Кусочки говяжьей печени (150 г)	–
Рыба (плотва 100 г)	25
Птица (птенец чайки 60 г)	7
Полевка рыжая (30 г)	13

Примечание. – имаго не выведено.

Развитие мухи мертвых от яйца до имаго в летний период (при температуре воздуха 20–21 °С) и в условиях естественного (переменного) освещения происходило за 20–21 день. Самки откладывали яйца на трупы в укромные места на хорошо защищенные участки, личинки также в основном вели себя скрытно. На развитие от яйца до куколки необходимо около 10 дней, за этот период личинки вырастали до 1 см и окукливались в почве. Перед окукливанием личинки около суток не питались и углублялись в почву около трупа на глубину 3–5 см. Развитие пупариев продолжалось в течение 10–11 дней. Первые взрослые особи появлялись на 20-й день наблюдений, а уже на следующий день происходил их массовый вылет.

Личинки всегда очень активно питались на субстрате из рыбы, большинство особей находились на нем в течение суток. На других же приманках (птица, полевка) они чаще всего располагались в почве под трупом, периодически мигрируя на него. На всех субстратах личинки последнего возраста, закончившие питание, блуждали в поисках места для окукливания.

Использование данных о развитии *Cynomya mortuorum* в судебно-медицинской практике

Установлено, что личинки способны развиваться на крупной падали и колонизировать трупы в начальный период разложения. Эти и другие эколого-биологические особенности относят вид к группе двукрылых, имеющих важное судебно-медицинское значение. В 2015 году были проведены эксперименты по изучению разложения в естественной среде на крупных трупах (домашняя свинья), из которых выведено 12 особей имаго. Все личинки были собраны на стадии раннего разложения – на 9–12-й день после закладки. Продолжительность развития также происходила в течение 20 дней, и эти данные соотносятся с отдельно поставленными экспериментами по

изучению аттрактивности трупных приманок для развития личинок.

Непосредственное участие личинок мухи мертвых в разложении трупов крупных животных и установление времени развития до имаго позволяет использовать эти сведения в судебно-медицинской практике. Кроме того, по присутствию личинок можно предполагать о перемещении трупа. Так, в результате проведенных исследований по изучению состава некрофильных двукрылых на трупах людей установлено, что личинки мухи мертвых не встречаются на трупах, погибших и найденных в помещении [3]. Во всех шести случаях трупы людей были обнаружены в помещениях и находились в разной степени гнилостных изменений. Это подтверждает распространение вида преимущественно в естественных биоценозах и его отсутствие в закрытых помещениях.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Карелии, как и на других территориях севера Европейской части, например Финляндии, Мурманской области, а также на Дальнем Востоке, муха мертвых относится к полупоселковым видам [5], [8], [10]. Плотность в районах исследования, как и в других местах распространения, невысока [9].

По типу имагинального питания муху мертвых можно отнести к факультативным некрофагам, так как отмечен переход к полифагии. Так, в наших экспериментах они питались черным хлебом, а по литературным данным выявлено, что и экскременты могут быть для них дополнительным источником питания [10].

Личинки мухи мертвых, напротив, являются облигатными некробионтами и их питание имеет более строгую специфичность. В исследованиях установлено, что они не развиваются на говяжьей печени, предпочитают рыбу и в небольших количествах отмечаются на птице и мелких млекопитающих. Для двукрылых личиночное питание имеет большое значение и влияет на скорость развития и в дальнейшем на потенциальную плодовитость [1].

Личинки мухи мертвых играют важную роль в деструкции как мелких, так и крупных трупов. Небольшие трупы рыб, полевок они способны утилизировать за десять дней, оставляя лишь фрагменты скелета и шерсти. Личинки также выявлены на крупных трупах, но их плотность на приманках данного типа невысока, как, например, мухи новоземельской (*Protophormia terraenovae* R. D., 1830), а периодическое перемещение в почву затрудняет их отлов. Возможно, это являлось причиной отсутствия *C. mortuorum* на крупной падали во многих исследованиях. Так, изучая фауну трупов крупных животных, Н. Сулак и М. Бартак [14] личинок мухи мертвых не находили и отлавливали лишь имаго на поздних стадиях разложения. Тем не менее в практике судебной медицины описываются случаи, подтверждающие возможность устанавливать время наступления смерти человека на основе данных о сезонной активности мухи мертвых и продолжительности развития личинок на трупе [6], [13].

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Виноградова Е. Б. Влияние пищи и температуры на репродукцию мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) – популярного модельного объекта биологических исследований // Энтомологическое обозрение. 2009. № 88 (1). С. 38–45.
2. Лябзина С. Н., Приходько А. Н., Лаврукова О. С. Метод изучения некрофильных насекомых на трупах крупных животных // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 2. С. 91–98.
3. Приходько А. Н., Лаврукова О. С., Лябзина С. Н., Горбач В. В. К изучению состава некрофильных двукрылых в Европейской части России и их судебно-медицинское значение // Судебно-медицинская экспертиза. 2016. № 59 (3). С. 24–30.
4. Судебная медицина и судебно-медицинская экспертиза: национальное руководство / В. В. Альшевский и др.; Гл. ред. Ю. И. Пиголкин; АСМОК. Ассоц. мед. о-в по качеству. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2014. 727 с.
5. Artamonov S. D. Ecological Characterization of Calliphoridae (Calliphoridae, Diptera: Insecta) of the Russian Far East // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5. № 1. P. 46–49.
6. Benecke M. Arthropods and Corpses // Forensic Pathology Reviews. 2005. Vol. 2. P. 207–240.
7. Itamies, J., Koskela P. *Cynomyia mortuorum* myiasis in Lepus timidus. // Annales Entomologici Fennici. 1980. Vol. 46 (1). P. 24.
8. Kozlov M., Whitworth T. Population densities and diversity of Calliphoridae (Diptera) around a nickel-copper smelter at Monchegorsk, Northwestern Russia // Entomol. Fennica. 2002. № 13. P. 98–104.
9. Kuusela S. and Hanski I. The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion // Holarctic Ecology. 1982. № 5. P. 337–348.
10. Nuorteva P. Synantropy of blowflies (Diptera. Calliphoridae) in Finland // Ann. Ent. Fennici. 1963. Vol. 29. P. 1–49.
11. Nuorteva P. A three-year survey of the duration of development of *Cynomyia mortuorum* (L.) (Dipt., Calliphoridae) in the conditions of a subarctic fell // Ann Entomol Fenn. 1972. № 38. P. 65–74.
12. Rognes K. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. 1991. Vol. 24. P. 1– 272.

13. Stærkeby M. Dead larvae of *Cynomya mortuorum* (L.) as indicators of post mortem interval – a case history from Norway // Forensic Sci Int. 2001. № 120. P. 77–78.
14. Šulakova H., Bartak M. Forensically important Calliphoridae (Diptera) associated with animal and human decomposition in the Czech Republic: preliminary results // Čas. Slez. Muz. Opava (A). 2013. № 62. P. 255–266.

Lyabzina S. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Prikhod'ko A. N., Forensic Medical Expertise Bureau of the Republic of Karelia (Petrozavodsk, Russian Federation)
Lavrukova O. S., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Sikkilya N. S., Kostomuksha Nature Reserve (Kostomuksha, Russian Federation)

BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF KARELIAN *CYNOMYA MORTUORUM* AND THEIR EMPLOYMENT IN FORENSIC PRACTICE

Ecological and biological features of the blow fly (*Cynomya mortuorum*) found in Karelian Republic are studied in the article. The presence of species in focus (*C. mortuorum*) is common to all areas of the Republic, but its numerical strength is rather low. The blow fly (*C. mortuorum*) is refered to species with synanthropic preferences, but it is also found in coniferous and mixed forests. The fly (*C. mortuorum*) is seasonally active on the corpses of larvae. Seasonal activity of this species spikes during the summer and autumn periods. We studied imago nutrition in laboratory conditions. Imago eats black bread but avoids milk or ripe blueberries. Larvae are involved in disposal of versatile dead animals notwithstanding their sizes. They grow well on fish baits and can be found on the corpses of birds and mammals. The fly was not found on the liver of cows. The fly (*C. mortuorum*) colonizes carcasses of different animals including the bodies of home pigs (*Sus scrofa f. domestica* L., 1758) in early stages of decomposition. The fly's (*C. mortuorum*) development period from an egg to imago lasts from 20–21 days. The development period of the fly's egg and of the fly's larva takes about 10 days. The results of the study can be used for the benefits of forensic medicine.

Key words: *Cynomya mortuorum*, forensic entomology, blow fly, carcasses, Calliphoridae

REFERENCES

1. Vinogradova E. B. Effects of the food and temperature on the reproduction of the blow fly *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) a popular model object in biological research. *Entomological Review*. 2009. Vol. 89. № 2. P. 137–142.
2. Lyabzina S. N., Prikhod'ko A. N., Lavrukova O. S. Methods of studying necrophilic insects residing on the bodies of large size animals [Metod izucheniya nekrofil'nykh nasekomykh na trupakh krupnykh zhivotnykh]. *Printsipy ekologii*. 2016. Vol. 5. № 2. P. 91–98.
3. Prikhod'ko A. N., Lavrukova O. S., Lyabzina S. N., Gorbach V. V. On the study of necrophilia Diptera composition in the European part of Russia and its forensic significance [K izucheniyu sostava nekrofil'nykh dvukrylykh v Evropeyskoy chasti Rossii i ikh sudebno-meditsinskoe znachenie]. *Sudebno-meditsinskaya ekspertiza*. 2016. № 59 (3). P. 24–30.
4. *Legal and Forensic medicine: the national quide [Sudebnaya meditsina i sudebno-meditsinskaya ekspertiza: natsional'noe rukovodstvo].* Moscow, GEOTAR-Media Publ., 2014. 727 p.
5. Artamonov S. D. Ecological Characterization of Calliphoridae (Calliphoridae, Diptera: Insecta) of the Russian Far East // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5. № 1. P. 46–49.
6. Benecke M. Arthropods and Corpses // Forensic Pathology Reviews. 2005. Vol. 2. P. 207–240.
7. Itamies, J., Koskela P. *Cynomyia mortuorum* myiasis in Lepus timidus. // Annales Entomologici Fennici. 1980. Vol. 46 (1). P. 24.
8. Kozlov M., Whitworth T. Population densities and diversity of Calliphoridae (Diptera) around a nickel-copper smelter at Monchegorsk, Northwestern Russia // Entomol. Fennica. 2002. № 13. P. 98–104.
9. Kuusela S. and Hanski I. The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion // Holarctic Ecology. 1982. № 5. P. 337–348.
10. Nuorteva P. Synantropy of blowflies (Diptera. Calliphoridae) in Finland // Ann. Ent. Fennici. 1963. Vol. 29. P. 1–49.
11. Nuorteva P. A three-year survey of the duration of development of *Cynomyia mortuorum* (L.) (Dipt., Calliphoridae) in the conditions of a subarctic fell // Ann Entomol Fenn. 1972. № 38. P. 65–74.
12. Rognes K. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. 1991. Vol. 24. P. 1– 272.
13. Stærkeby M. Dead larvae of *Cynomya mortuorum* (L.) as indicators of post mortem interval – a case history from Norway // Forensic Sci Int. 2001. № 120. P. 77–78.
14. Šulakova H., Bartak M. Forensically important Calliphoridae (Diptera) associated with animal and human decomposition in the Czech Republic: preliminary results // Čas. Slez. Muz. Opava (A). 2013. № 62. P. 255–266.

Поступила в редакцию 19.05.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 87–91 **Физико-химическая биология** **2016**

УДК 57.054

ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА КИВЕР
преподаватель кафедры безопасности жизнедеятельности и здоровьесберегающих технологий Института физической культуры, спорта и туризма, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
hoiya@yandex.ru

ВАЛЕНТИНА МИХАЙЛОВНА КИРИЛИНА
кандидат биологических наук, доцент, директор Института физической культуры, спорта и туризма, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
kirilina@petsu.ru

АНАТОЛИЙ НИКОЛАЕВИЧ ФЕДИН
доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории сравнительной физиологии дыхания, Институт эволюционной физиологии и биохимии имени И. М. Сеченова РАН (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
fedin_anatoliy_n@mail.ru

АЛЕКСАНДР ИВАНОВИЧ КРИВЧЕНКО
доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией сравнительной физиологии дыхания, Институт эволюционной физиологии и биохимии имени И. М. Сеченова РАН (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
office@iephb.ru

ВЛИЯНИЕ ГИСТАМИНОВЫХ H2- И H3-РЕЦЕПТОРОВ НА ГЛАДКУЮ МЫШЦУ НИЖНИХ ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПУТЕЙ КРЫСЫ

Изучены изменения сократительной активности гладкой мышцы трахеи и бронхов при действии низких доз гистамина (0,1 и 10 мкг) на фоне блокады тормозных гистаминовых H2- и H3-рецепторов. Эксперименты проводили в условиях электрической стимуляции преганглионарных и постганглионарных нервных волокон и стимуляции мышцы. Блокатор H2-рецепторов циметидин не изменял ответов гладкой мышцы при всех видах стимуляции. Гистамин на фоне действия циметидина усиливал сокращения трахеи и бронхов при стимуляции пре- и постганглионарных нервов и мышцы. Блокатор H3-рецепторов бетагистин снижал ответы при стимуляции мышцы и постганглионарных нервных волокон, но не изменял величину сокращений при стимуляции преганглионарных нервов. Гистамин на фоне совместной блокады H2- и H3-рецепторов дозозависимо увеличивал ответы трахеи и бронхов при стимуляции преганглионарных нервов. Действие гистамина на фоне циметидина и бетагистина уменьшало амплитуду сокращений при стимуляции постганглионарных волокон, но не изменяло при электростимуляции мышцы. Заключили, что характер ответа зависит от локализации тормозных H2- и H3-рецепторов и их влияния на другие нервные структуры нижних дыхательных путей – постганглионарные нервные окончания и чувствительные окончания С-волокон.

Ключевые слова: гистаминовые рецепторы, гладкая мышца трахеи и бронхов, сократительная активность

ВВЕДЕНИЕ

Действие гистамина реализуется благодаря его связыванию со специфическими гистаминовыми рецепторами различных подтипов, которые выделяют на основании их биохимических свойств, локализации в области синапса и опосредуемых биологических эффектов. Все рецепторы гистамина принадлежат к метаботропным рецепторам, связанным с G-белками (G protein-coupled receptors –GPCRs). Разные типы рецепторов гистамина сопряжены с разными типами G-белков: Gq, Gs и Gi|0, что позволяет опосредовать разные типы внутриклеточных сигналов. В настоящее время изучены гистаминовые H1-, H2-, H3-, H4-рецепторы, имеющие различное функциональное влияние, – рецепторы первого типа являются активирующими, а H2-, H3- и H4-рецепторы – тормозными [1], [2], [8], [12].

В респираторном тракте распространены гистаминовые рецепторы первого, второго и третьего типа; присутствие гистаминовых рецепторов четвертого типа к настоящему моменту остается спорным, хотя в литературе встречаются данные, что этот подтип обнаруживался в тканях легких [8]. В дыхательных путях гистаминовые рецепторы экспрессируются миоцитами гладких мышц трахеи и бронхов, кровеносных сосудов, хондроцитами, эндотелиоцитами, нейтрофилами, эозинофилами, моноцитами, дендритными клетками, Т- и В-лимфоцитами и собственно тучными клетками [2], [7], [11]. На местном (локальном) уровне гистаминергическая регуляция осуществляется

© Кивер Е. Н., Кирилина В. М., Федин А. Н., Кривченко А. И., 2016

тучноклеточной системой нижних дыхательных путей и представительством разных типов гистаминовых рецепторов. При этом немаловажную роль играет то обстоятельство, где именно локализуются активирующие и тормозные подтипы гистаминовых рецепторов и на какие структуры дыхательных путей они оказывают свое непосредственное действие.

Целью нашей работы являлось изучение влияния тормозных гистаминовых Н2- и Н3-рецепторов при действии низких доз гистамина, близких к естественному физиологическому уровню в организме, на активность гладкой мышцы нижних дыхательных путей. Чтобы рассмотреть действие каждого подтипа рецепторов, мы использовали селективные гистаминовые блокаторы. Для изучения чистого эффекта тормозных Н2- и Н3-рецепторов действие активирующих Н1-рецепторов устранялось во всех опытах. Исследовалось изменение величины сокращения гладкомышечной стенки трахеи и бронхов в условиях электрической стимуляции преганглионарных и постганглионарных нервных волокон, а также при стимуляции непосредственно мышцы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования являлись 32 крысы линии Вистар обоего пола с массой тела 180–350 г. Подготовленные препараты трахеи и бронхов помещались в специализированные камеры с физиологическим раствором Кребса – Хензелайта, где поддерживался необходимый уровень кислорода и температурный режим. Для получения препаратов от грудной части трахеи и бронхов 2–6-го порядка выделялись сегменты длиной около 5 мм с обязательным включением бифуркации, в которых находятся нервные ганглии. Выделенные сегменты помещались в термостатируемую камеру, через которую проходила постоянная перфузия аэрированного раствора Кребса – Хензелайта. При стимуляции преганглионарных нервов частота стимулов составляла 8 Гц, длительность 0,5 мс, амплитуда 20 В, продолжительность стимуляции 10 с. При стимуляции постганглионарных нервов частота стимулов составляла 30 Гц, длительность 0,5 мс, амплитуда 20 В, продолжительность стимуляции 10 с. При стимуляции мышцы частота стимулов составляла 30 Гц, длительность 2 мс, амплитуда 20 В, продолжительность стимуляции 10 с. Промежуток времени между стимуляциями составлял 2,5 мин. В ходе экспериментов экзогенно вводились следующие вещества: гистамин (в дозе 0,1 и 10 мкг) для изменения реактивности гладкомышечных клеток, циметидин (100 мкг/мл) – для устранения эффектов, опосредованных Н2-рецепторами, супрастин (100 мкг/мл) – для устранения эффектов, опосредованных Н1-рецепторами, бетагистин/бетасерк (100 мкг/мл) – для устранения эффектов, опосредованных Н3-рецепторами. Циметидин подавался в экспериментальную камеру методом перфузии; остальные вещества вводились аппликацией в объеме 0,2 мл. В исследовании вычислялись среднее значение признака и ошибка среднего. Достоверность различий двух средних величин определяли по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Электростимуляция мышцы

При перфузии блокатора Н2-рецепторов гистамина циметидина в концентрации 10 мкг/мл достоверных изменений ответа гладкой мышцы не наблюдалось (трахея – 100,3 ± 2,2 %, бронхи – 95,3 ± 2,1 %). На фоне блокады Н2-рецепторов гистамин дозозависимо усиливал ответы, вызванные стимуляцией электрическим полем непосредственно гладкомышечных клеток, и при дозе 10 мкг гистамина ответы трахеи достигали 110,5 ± 3,2 %, а бронхов – 115,3 ± 4,3 % ($P < 0,05$). Достоверных различий в ответах между трахеей и бронхами не выявлено (рис. 1).

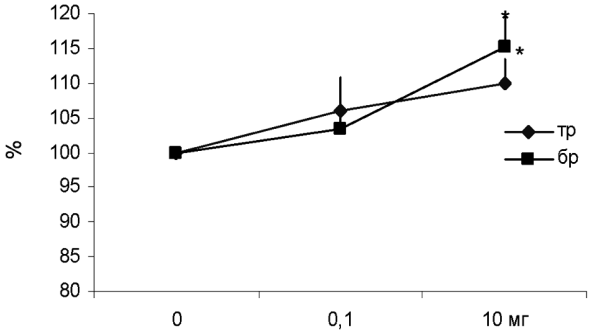


Рис. 1. Действие гистамина на сокращения гладкой мышцы трахеи и бронхов на фоне блокады Н2-рецепторов. По оси абсцисс – концентрация гистамина в мкг, по оси ординат – изменения ответов в %. За 100 % принимается величина сокращений препаратов на фоне циметидина; тр и бр – трахея и бронхи соответственно; * – достоверные ($P < 0,05$) отличия эффекта гистамина

На фоне блокады Н1- и Н2-гистаминовых рецепторов блокатор Н3-рецепторов бетасерк в концентрации 100 мкг/мл снижал ответы гладкой мышцы бронхов, вызванные стимуляцией гладкомышечных клеток, до 72,7 ± 1,0% и ответы трахеи до 81,7 ± 3,0 %. Латентный период ответа увеличивался у препаратов бронхов с 0,97 ± 0,12 с, у препаратов трахеи – с 0,98 ± 0,09 с до 1,42 ± 0,22 с ($P < 0,05$). Кроме того, амплитуда расслабления на бронхах уменьшалась с 18,0 ± 1,3 до 7,6 ± 1,4 мг ($P < 0,05$), на трахее – с 22,5 ± 1,3 до 8,2 ± 1,1 мг. На фоне блокады трех гистаминовых рецепторов амплитуда сокращения и расслабления трахеи и бронхов под влиянием гистамина практически не изменялась.

Электростимуляция постганглионарных нервных волокон

Применение блокатора Н2-рецепторов гистамина 10 мкг циметидина практически не меняло сокращения трахеи и бронхов. На фоне блокады

Н2-рецепторов под действием гистамина дозозависимое усиление сокращений наблюдалось на бронхах при 0,1 мкг (до 109 ± 2,2 %), на трахее при дозе 10 мкг повышение амплитуды сокращения достигало 121,2 ± 1,5 % (P < 0,05). Ответы трахеи и бронхов имели значимые различия (рис. 2).

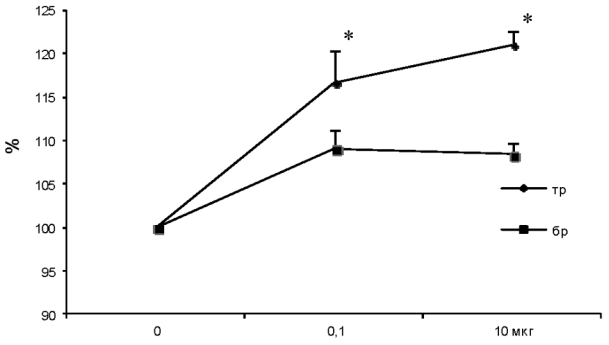


Рис. 2. Действие гистамина на сокращения гладкой мышцы трахеи и бронхов на фоне блокады Н2-рецепторов. По оси абсцисс – концентрация гистамина в мкг, по оси ординат – изменения ответов в %. За 100 % принимается величина сокращений препаратов на фоне циметидина; * – достоверные (P < 0,05) отличия эффекта гистамина

При полной блокаде гистаминовых рецепторов 100 мкг/мл супрастина, 10 мкг/мл циметидина и 100 мкг/мл бетасерка на трахее и бронхах регистрировалось достоверное (P < 0,05) снижение сокращений, вызванных стимуляцией постганглионарных нервных волокон. На трахее величина сокращений составляла 90,03 ± 2,3 %, на бронхах – 87,54 ± 2,8 % от исходных значений.

0,1 мкг гистамина на фоне блокады всех трех гистаминовых рецепторов вызывал дальнейшее снижение сократительных ответов до 84,2 ± 2,8 % на трахее и до 76,5 ± 2,5 % на бронхах. Доза 10 мкг не изменяла ответов трахеи, но продолжала снижать сокращения бронхов до 71,0 ± 2,9 % (P < 0,05). При обеих дозах гистамина величина сокращений бронхов была достоверно ниже, чем трахеи (рис. 3).

Электростимуляция преганглионарных нервных волокон

Применение антагониста гистаминовых Н2-рецепторов циметидина не изменяло ответов, вызванных стимуляцией преганглионарных нервов, на трахее и бронхах. Применение гистамина на фоне блокады Н2-рецепторов вызывало усиление ответов на трахее (до 109,7 ± 1,0 %) и на бронхах (до 111,6 ± 2,8 %) (P < 0,05) при дозе 10 мкг гистамина (рис. 4). Различий в величине сокращений трахеи и бронхов не отмечалось.

Совместное действие циметидина, супрастина и антагониста Н3-рецепторов гистамина бетасерка не изменяло величину сокращений трахеи и бронхов. Применение гистамина на фоне блокады всех гистаминовых рецепторов дозозависимо увеличивало ответы трахеи до 113,4 ± 2,5 % и ответы бронхов до 121,4 ± 3,4 % (P < 0,05) при дозе 10 мкг (рис. 5).

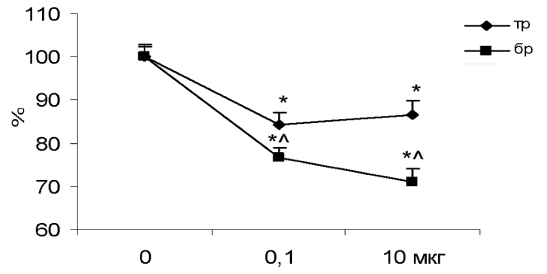


Рис. 3. Действие гистамина на сокращения гладкой мышцы трахеи и бронхов на фоне блокады Н1-, Н2- и Н3-рецепторов. По оси абсцисс – концентрация гистамина в мкг, по оси ординат – изменения ответов в %. За 100 % принимается величина сокращений препаратов на фоне циметидина, супрастина и бетасерка; * – достоверные (P < 0,05) отличия эффекта гистамина; ^ – достоверные (P < 0,05) отличия между ответами препаратов трахеи и бронхов

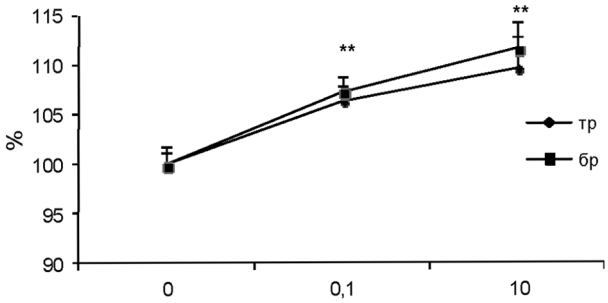


Рис. 4. Действие гистамина на фоне циметидина на сокращения трахеи и бронхов. По оси абсцисс – доза гистамина в мкг, по оси ординат – изменения ответов в %. За 100 % принимается величина сокращений препаратов трахеи и бронхов на фоне циметидина; тр, бр – трахея и бронхи соответственно; * – достоверные (P < 0,05) отличия эффекта гистамина

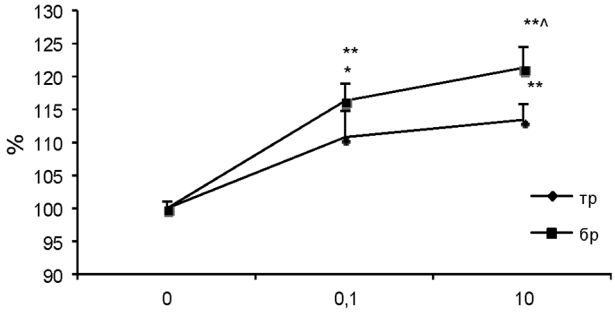


Рис. 5. Действие гистамина на фоне циметидина, супрастина, бетасерка на сокращения трахеи и бронхов: По оси абсцисс – доза гистамина в мкг, по оси ординат – изменения ответов в %. За 100 % принимается величина сокращений препаратов трахеи и бронхов на фоне циметидина, супрастина и бетасерка; * – достоверные (P < 0,05) отличия эффекта гистамина; ^ – достоверные (P < 0,05) отличия между ответами препаратов трахеи и бронхов

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Н2-рецепторы локализованы на гладкомышечной ткани, а локализацию Н3-рецепторов связывают с тормозной НАНХ-системой [3]. При стимуляции мышцы блокада Н2-рецепторов приводила к усилению ответов трахеи и бронхов на гистамин, эффект на бронхах проявлялся сильнее, при блокаде Н3-рецепторов гистамин не изменял величины сокращения мышцы. Аналогичный результат был получен при изучении влияния блокаторов Н2- и Н3-рецепторов на тонические сокращения на препараты трахеи и бронхов быка [10]. Можно заключить: при воздействии на мышцу электрическим полем, что в некоторой степени можно рассматривать как влияние на тонус, Н3-рецепторы не принимают участия.

При стимуляции постганглионарных нервов блокада Н2-рецепторов не изменяла ответов мышцы на стимуляцию нервов, но вызывала усиление ответов на гистамин, причем на трахее сильнее, чем на бронхах. Блокада Н3-рецепторов приводила к одинаковому снижению ответов трахеи и бронхов до 90 %. После блокады Н3-рецепторов гистамин незначительно (на 5 %) уменьшал ответы на препаратах трахеи, а на препаратах бронхов – до 15 %. Таким образом, при стимуляции постганглионарных нервов, то есть в тех условиях, когда выделяется ацетилхолин из нервных окончаний, блокада Н2-рецепторов приводит к усилению сокращений гладкой мышцы трахеи и бронхов, а блокада Н3-рецепторов – к их снижению.

При стимуляции преганглионарных нервов блокада Н2- и Н3-рецепторов не изменяла величины сокращений, но усиливала ответы на гистамин, эффект проявлялся сильнее на бронхах при блокаде Н3-рецепторов. Учитывая, что при стимуляции постганглионарных нервов регистрируется снижение ответов, можно предположить, что тормозные Н3-рецепторы расположены на постганглионарных структурах. Усиление ответов при блокаде Н3-рецепторов и стимуляции преганглионарных нервов предполагает, что рецепторы локализованы на преганглионарных структурах, возможно, на чувствительных нервных окончаниях С-волокон. Известно, что Н3-рецепторы С-волокон могут снижать чувствительность этих окончаний к различным активирующим, в том числе и патогенным агентам, действующим на С-волокна [4], [5].

На трахее морской свинки показано, что эффекты Н3-рецепторов связаны с холинергическими ганглиями, а именно с постганглионарными нервными окончаниями, через их активацию происходит торможение выхода медиатора из НАНХ нервов [6], [9]. Кроме того, имеются данные, показывающие, что Н3-рецепторы могут действовать как нейронные ингибирующие авторецепторы [12]. Можно предположить, что Н3-рецепторы располагаются на разных структурах дыхательных путей: на постганглионарных тормозных нервах и на чувствительных окончаниях С-волокон. При стимуляции пост- или преганглионарных нервов в большей степени проявляется действие тех или иных рецепторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Манина И. В., Сергеев А. Ю., Григорьева И. Н., Кудрявцева Е. В. Иммунопатология и биохимические основы терапии атопических состояний // Лечащий врач. 2012. № 4. С. 19–24.
2. Соколов А. С. Гистаминергическая система и ее роль в развитии аллергии // Фарматека. 2001. № 2. С. 34–36.
3. Burgaud J. L., Javellaud J., Oudart N. Bronchodilator action of an agonist for histamine H3-receptors in guinea pig perfused bronchioles and lung parenchymal strips // Lung. 1992. Vol. 170 (2). P. 95–108.
4. Canning B. J., Mori N., Mazzone S. B. Vagal afferent nerves regulating the cough reflex // Respir. Physiol. Neurobiol. 2006. Jul. 28. Vol. 152 (3). P. 223–242.
5. De Swert K. O., Lefebvre R. A., Pauwels R. A., Joos G. F. Role of the tachykinin NK(1) receptor in mediating contraction to 5-hydroxytryptamine and antigen in the mouse trachea // Pulm. Pharmacol. Ther. 2007. Vol. 20 (5). P. 588–595.
6. Ea-Kim L., Javellaud J., Oudart N. Exogenous irritant-induced airway hyperreactivity and inhibition of soluble guanylyl cyclase // Biol. Res. Nurs. 2008. Oct. Vol. 10 (2). P. 93–101.
7. Hill S. J. Distribution, properties, and functional characteristic of three classes of histamine receptor // Pharmacol. Rev. 1990. № 42. P. 45–83.
8. Huang J. F., Thurmond R. L. The new biology of histamine receptors. // Curr. Allergy Asthma Rep. 2008. Mar. Vol. 8 (1). P. 21–27.
9. Ichinose M., Barnes P. J. Histamine H3-receptors modulate nonadrenergic noncholinergic neural bronchoconstriction in guinea-pig in vivo // Eur. J. Pharmacol. 1989. Dec. Vol. 174 (1). P. 49–55.
10. Jolly S., Desmecht D. Functional identification of epithelial and smooth muscle histamine-dependent relaxing mechanisms in the bovine trachea, but not in bronchi // Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol. 2003. Jan. Vol. 134 (1). P. 91–100.
11. Müller T., Myrtek D., Bayer H., Sorichter S., Schneider K., Zissel G., Norgauer J., Idzko M. Functional characterization of histamine receptor subtypes in a human bronchial epithelial cell Line // Int. J. Mol. Med. 2006. Nov. 18 (5). P. 925–931.
12. Repka-Ramirez M. S. New concepts of histamine receptors and actions // Curr. Allergy Asthma. Rep. 2003. May 3 (3). P. 227–231.

Kiver E. N., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Kirilina V. M., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Fedin A. N., Institute of evolutionary physiology and biochemistry I. M. Sechenov (St. Petersburg, Russian Federation)
Krivchenko A. I., Institute of evolutionary physiology and biochemistry I. M. Sechenov (St. Petersburg, Russian Federation)

HISTAMINE H2- AND H3-RECEPTORS' EFFECT ON SMOOTH MUSCLES OF THE RAT'S RESPIRATORY TRACT

All possible changes in contractile activity of the trachea's smooth muscle and in the smooth muscle of bronchi under the influence of the small dosage of histamine (0,1 и 10 mkg) in case of histamine H2- and H3- receptors' blockage were studied. The experiments were performed by means of electric field stimulation of preganglionic and postganglionic nerves and the muscle in focus. The blocker of H2-receptor, cimetidine, did not change any responses of the smooth muscle notwithstanding the types of stimulation. Histamine with cimetidine increased contractions of the trachea and bronchi during stimulation of the pre- and postganglionic nerves and muscles. The blocker of H3-receptors, betagistin, reduced responses of the stimulated muscle and postganglionic nerve fibers but did not change the magnitude of contractions under the stimulation of preganglionic nerves. Histamine with combined blockage of H2- and H3-receptors increased responses of the trachea and bronchi dose-dependent type during stimulation of preganglionic nerves. The effect of histamine in combination with cimetidine and betahistine diminished the amplitude of contractions under the stimulation of postganglionic fibers but did not change the volume of contraction during electrical stimulation of the muscle. It was concluded that the medical response depends on the location of the H2- blocker and H3-receptors and upon their influence on other neural structures of the lower respiratory tract – postganglionic nerve and sensory C-fibers.

Key words: histamine receptors, smooth muscle trachea and bronchies, contractile activity

REFERENCES

1. Manina I. V., Sergeev A. Yu., Grigor'eva I. N., Kudryavtseva E. V. Immunopathology and biochemical basis of treatment of atopic conditions [Immunopatologiya i biokhimicheskie osnovy atopicheskikh sostoyaniy]. *Lechashchiy vrach*. 2012. № 4. P. 19–24.
2. Sokolov A. S. Histaminergic system and its role in the development of Allergy [Gistaminergicheskaya sistema i ee rol' v razvitii allergii]. *Farmateka*. 2001. № 2. P. 34–36.
3. Burgaud J. L., Javellaud J., Oudart N. Bronchodilator action of an agonist for histamine H3-receptors in guinea pig perfused bronchioles and lung parenchymal strips // Lung. 1992. Vol. 170 (2). P. 95–108.
4. Canning B. J., Mori N., Mazzone S. B. Vagal afferent nerves regulating the cough reflex // Respir. Physiol. Neurobiol. 2006. Jul. 28. Vol. 152 (3). P. 223–242.
5. De Swert K. O., Lefebvre R. A., Pauwels R. A., Joos G. F. Role of the tachykinin NK(1) receptor in mediating contraction to 5-hydroxytryptamine and antigen in the mouse trachea // Pulm. Pharmacol. Ther. 2007. Vol. 20 (5). P. 588–595.
6. Ea-Kim L., Javellaud J., Oudart N. Exogenous irritant-induced airway hyperactivity and inhibition of soluble guanylyl cyclase // Biol. Res. Nurs. 2008. Oct. Vol. 10 (2). P. 93–101.
7. Hill S. J. Distribution, properties, and functional characteristic of three classes of histamine receptor // Pharmacol. Rev. 1990. № 42. P. 45–83.
8. Huang J. F., Thurmond R. L. The new biology of histamine receptors. // Curr. Allergy Asthma Rep. 2008. Mar. Vol. 8 (1). P. 21–27.
9. Ichinose M., Barnes P. J. Histamine H3-receptors modulate nonadrenergic noncholinergic neural bronchoconstriction in guinea-pig in vivo // Eur. J. Pharmacol. 1989. Dec. Vol. 174 (1). P. 49–55.
10. Jolly S., Desmecht D. Functional identification of epithelial and smooth muscle histamine-dependent relaxing mechanisms in the bovine trachea, but not in bronchi // Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol. Pharmacol. 2003. Jan. Vol. 134 (1). P. 91–100.
11. Müller T., Myrtek D., Bayer H., Sorichter S., Schneider K., Zissel G., Norgauer J., Idzko M. Functional characterization of histamine receptor subtypes in a human bronchial epithelial cell Line // Int. J. Mol. Med. 2006. Nov. 18 (5). P. 925–931.
12. Repka-Ramirez M. S. New concepts of histamine receptors and actions // Curr. Allergy Asthma. Rep. 2003. May 3 (3). P. 227–231.

Поступила в редакцию 18.07.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 92–99 **Физико-химическая биология** **2016**

УДК 547.979.733+547.233+541.124+541.121:536.7

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

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

АННА ВЛАДИМИРОВНА ЗАЧИНЯЕВА
доктор биологических наук, старший преподаватель кафедры микробиологии, Военно-медицинская академия имени С. М. Кирова (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
anvzanna@aol.com

НУКЛЕОФИЛЬНОСТЬ N-ДОНОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ХЛОРОФОРМЕ, ВОДЕ И ГАЗОВОЙ ФАЗЕ

Рассматривается нуклеофильность n-донорных лигандов (амины, анилины, пиридины, N-оксиды пиридинов, спирты, простые эфиры, меркаптаны, органические сульфиды (тиоэфиры)) при взаимодействии с протоном в газовой фазе (GB – газовая основность, PA – сродство к протону) и цинк-тетрафенилпорфирином (Zn-ТФП) в хлороформе. Проводятся сравнения с водными системами. В газовой фазе при координации с протоном более важны электронные факторы, а в хлороформе при комплексообразовании с Zn-ТФП роль стерических факторов резко возрастает. Модельная система определения нуклеофильности n-донорных лигандов с Zn-ТФП в хлороформе позволяет оценить GB и PA в газовой фазе, а также реакционную способность порфиринсодержащих ферментов в водных системах.

Ключевые слова: металлопорфирины, пероксидазы, координация, нуклеофильность, основность, газовая фаза, апротонные и протонные растворители, электронная спектроскопия

Неослабевающий интерес к координационным свойствам металлопорфиринов (МП) обусловлен прежде всего их биологической значимостью. В биологических системах [4], [9] МП за счет образования молекулярных комплексов осуществляют такие жизненно важные процессы, как дыхание, ферментативный катализ и ингибирование, регуляторные функции, транспорт лекарственных препаратов и токсических веществ, ионный перенос и т. д.

Полагают, что именно процессами аксиальной координации обусловлена биологическая активность некоторых лекарственных веществ. Например, такие антималярийные хинолиновые препараты, как хинин, хлорохин, амодиахин и мефлохин, дают аддукты с гематином (который образуется в малярийном плазмодии из гема гемоглобина хозяина), оказывающие токсическое действие на малярийный плазмодий [10].

Кроме того, успешное использование металлопорфиринов в лечебной практике (при создании эффективных кровезаменителей, лекарственных препаратов, транспортных агентов) требует наличия информации о зависимости влияния природы металлопорфирина на его комплексообразующие свойства по отношению к электронодонорным лигандам. Особенно это актуально в связи с обнаруженным усилением в 7–10 раз действия ряда лекарственных препаратов, вызванных добавлением цинкового комплекса протопорфирина [4].

Однако природа образования донорно-акцепторных связей МП с различными типами лигандов изучена к настоящему времени в недостаточной степени, что вызвано сложностью исследования межмолекулярных (специфических) взаимодействий в воде и плохой растворимостью природных МП (10^{-7}–10^{-4} моль/л) в органических растворителях [2].

Поэтому вопросы образования, устойчивости и строения молекулярных комплексов как природных, так и синтетических металлопорфиринов являются одной из актуальнейших проблем современной химии.

© Андреев В. П., Соболев П. С., Зачиняева А. В., 2016

Последние находят все большее применение в науке и технике (как правило, более устойчивы и доступны, чем природные), в медицине используются в качестве лекарственных препаратов, реагентов, усиливающих действие антибиотиков [4], при диагностике и терапии онкологических заболеваний. В последние годы существенно возрос интерес к данным макрогетероциклическим реагентам как к высокоселективным и эффективным катализаторам, сенсорам, аналитическим реагентам, фотосенсибилизаторам, полупроводниковым материалам и др. [4]. В связи с этим для решения указанных практических задач все более важным становится количественное сравнение электронодонорной способности органических нуклеофилов/оснований/лигандов по отношению к МП.

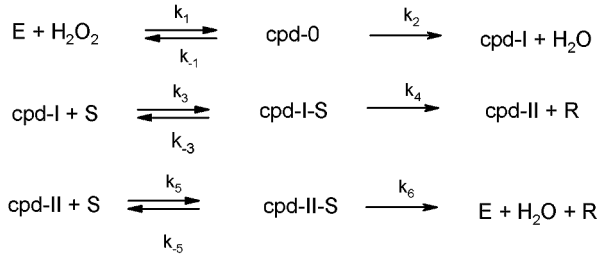
Ранее [1], [4] нами было предложено в качестве модельного процесса при исследовании нуклеофильности реагентов использовать реакцию их комплексообразования с цинк-тетрафенилпорфирином (Zn-ТФП) в хлороформе, а в качестве параметра нуклеофильности константу устойчивости молекулярного комплекса Zn-ТФП·L состава 1 : 1 или величины смещения максимумов полос поглощения металлопорфирина в электронных спектрах в процессе координации.

Применение хлороформа в качестве растворителя обусловлено его гораздо меньшей токсичностью по сравнению с бензолом и четыреххлористым углеродом [8], лучшей растворимостью в нем большинства полярных органических веществ и тем, что он, обладая способностью к образованию слабых водородных связей и комплексов с переносом заряда, может позволить использовать указанный параметр нуклеофильности к процессам, протекающим как в отсутствие, так и при наличии не очень сильных специфических взаимодействий.

Нами было показано [4], что между значениями констант устойчивости комплексов Zn-ТФП с анилинами в хлороформе (координационная химия), константами скоростей реакций нуклеофильного замещения с участием анилинов (органическая, физическая химия [12], [13]) и константами скоростей для стадии взаимодействия анилинов с соединением cpd-II пероксидазы хрена (биологическая химия) в воде и органических растворителях выполняются линейные уравнения.

Чрезвычайно важно, что очень часто металлопорфирины выступают в качестве простетической группы ряда ферментов (например, пероксидаз, оксигеназ, оксидаз и т. д.), катализирующих реакции окисления.

В качестве ферментативной модельной реакции, позволяющей оценить возможность описанных выше корреляций, мы выбрали окисление анилинов (субстрат) пероксидазой хрена (хромопротеид), для описания взаимодействия которой с различными субстратами в настоящее время широко используется механизм, предложенный Родригес-Лопес [14] (схема).



Механизм взаимодействия пероксидазы хрена с различными субстратами, где cpd-0 – комплекс фермента с H_2O_2; S – восстанавливающий субстрат; cpd-I-S и cpd-II-S – комплексы (соединения) I и II пероксидазы с субстратом; S и R – генерируемый свободный радикал

Под табл. 1 приводятся корреляционные уравнения, которые показывают, что на основании физико-химических данных (pK_a, σ-констант, Δλ, K) в органических растворителях можно предсказывать скорости ферментативных реакций в водных средах.

Кроме того, мы показали, что эти значения находятся в линейной зависимости от нуклеофильности анилинов в различных международных шкалах (при взаимодействии со $SbCl_5$, BF_3, йодом [5] и кислотами Бренстеда – Лоури [6] в апротонных растворителях), то есть введенная нами новая шкала нуклеофильности/основности является универсальной при описании различных био- и физико-химических процессов, протекающих в растворах и связанных с изменением электронной плотности на гетероатоме.

В данной статье мы решили проверить, будут ли соблюдаться линейные корреляции между константами устойчивости комплексов Zn-ТФП с n-донорными лигандами в хлороформе, величинами газовой основности GB (Gase Basicity), σ-константами Гаммета и σ^*-константами заместителей в анилинах, пиридинах, N-оксидах пиридинов, аминах, спиртах, простых эфирах, меркаптанах и органических сульфидах (тиоэфирах).

Известно, что для взаимодействия соединения M с протоном в газовой

$$M\,(г) + H^+\,(г) \rightarrow MH^+(г) \qquad (1)$$

фазе основность GB выражается изменением стандартной свободной энергии ΔG (ккал/моль) этой реакции, взятой с отрицательным знаком. Основность в газовой фазе также часто выражают сродством PA (ккал/моль) молекулы M к протону, то есть энтальпией ΔH (ккал/моль) реакции (1), взятой с обратным знаком. Однако обычно эти величины довольно близки, так как энтропийный вклад очень мал [7].

Сначала мы проверили корреляции для анилинов (значения GB и PA взяты из обзора [10]). Оказалось (рис. 1), что зависимость GB в газовой фазе для 3- и 4-замещенных производных от

Таблица 1

Константы устойчивости (K) молекулярных комплексов Zn-ТФП с анилинами в хлороформе при 25 °C, смещения максимумов полос поглощения II ($\Delta\lambda_{II}$) в электронном спектре Zn-ТФП при комплексообразовании, константы скорости (k) реакции окисления анилинов соединением cpd-II пероксидазы хрена в фосфатном буфере, pH 7,0, σ^- и σ^+ – константы Гаммета и Брауна соответственно, pK_a анилинов в воде при 25 °C [3], [4]

№	X	K, л·моль$^{-1}$	k, л·моль$^{-1}$·сек$^{-1}$	σ	σ^+	pKa, 25 °C	$\Delta\lambda_{II}$, нм
1	4-OCH_3	343 ± 3	6670000	–0,268	–0,778	5,34	15,4
2	4-CH_3	199 ± 2	610000	–0,170	–0,311	5,07	14,8
3	3-CH_3	174 ± 3	179000	–0,069	–0,046	4,72	14,5
4	H	141 ± 2	85900	0	0	4,60	13,9
5	3-OCH_3	112± 3	62600	0,115	0,047	4,23	13,7
6	3-Cl	72 ± 2	1520	0,373	0,399	3,52	13,1
7	2-Cl	36 ± 1	1010	–	–	2,64	12,8

$lgK = -0{,}99\sigma + 2{,}19$ r = 0,97
$lgK = -0{,}57\sigma^+ + 2{,}12$ r = 0,98
$lgK = 0{,}33\ \Delta\lambda_{II} - 2{,}55$ r = 0,97

$lgk = -5{,}19\sigma + 5{,}11$ r = 0,98
$lgk = -2{,}96\sigma^+ + 4{,}78$ r = 0,97
$lgk = 1{,}43\ \Delta\lambda_{II} - 15{,}27$ r = 0,98
$lgk = 4{,}14\ lgK - 3{,}86$ r = 0,97

σ-констант Гаммета описывается двумя различными линейными уравнениями, то есть влияние электронных эффектов заместителей в этих положениях на нуклеофильность аминогруппы не подчиняется единому правилу.

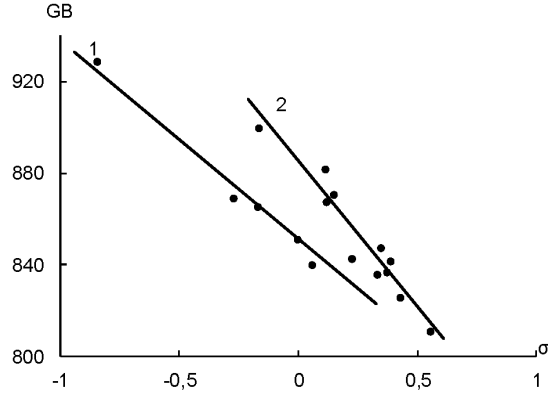


Рис. 1. Зависимость GB в газовой фазе 4-замещенных ((1); X = H, Me, OMe, Cl, F, NMe_2; GB = –86,29 σ + 851,4; r = 0,983, n = 6) и 3-замещенных ((2); X = OMe, SMe, Br, Cl, F, I, OH, CF_3, CN, NH_2; GB = –127,8 σ + 885,4; r = 0,983, n = 10) анилинов от σ-констант Гаммета заместителей в бензольном кольце

Вообще с точки зрения механизмов индуктивного и мезомерного эффектов (в положении 4 действуют оба эффекта, а в положении 3 – только индуктивный) электронное влияние заместителей в ароматическом кольце должно описываться двумя типами констант Гаммета: $\sigma_{пара}$ и $\sigma_{мета}$. Однако нуклеофильность анилинов в растворах с помощью этих констант обычно подчиняется единой прямой (без учета σ^+- и σ^--констант). На наш взгляд, это объясняется тем, что исходно численные значения σ-констант Гаммета подбирали так, чтобы выполнялась единая линейная зависимость. Наличие же двух прямых в газовой фазе, по-видимому, обусловлено отсутствием сольватации и связанными с этим различиями в статической поляризации молекул с заместителями в положениях 3 и 4. Удивительно другое: почему точка для незамещенного анилина находится именно на левой прямой (см. рис. 1), а не на пересечении обеих.

В дополнение мы прокоррелировали константы скорости (k) реакции окисления анилинов соединением cpd-II пероксидазы хрена в фосфатном буфере, pH 7,0 (см. табл. 1) со значениями GB и также обнаружили между ними линейную зависимость (lgk = 0,0943 GB – 75,6; r = 0,95; X = 4-OMe, 4-Me, 3-Me, H, 3-Cl), то есть протонирование анилинов в газовой фазе, так же как и реакция окисления их пероксидазой в водной среде и комплексообразование анилинов с Zn-ТФП в хлороформе, линейно связаны с электронной плотностью на атоме азота этих органических соединений.

Известно, что основность 3- и 4-замещенных анилинов в воде линейно коррелирует с σ-константами Гаммета ($pK_a = -2{,}57\sigma + 4{,}56$; r = 0,99; n = 11), однако 3- и 4-галогенанилины (а также сам анилин) не подчиняются линейной зависимости pK_a – GB для других аналогов (рис. 2).

Интересно, что точка для 4-хлоранилина на рис. 1 также лежит выше прямой (без нее r = 0,995). Кроме того, значения GB (835,5 – 846,8 ккал/моль) для 4-фтор-, 4-хлор- и 3-галогенанилинов довольно близки. Ввиду того что корреляция между pK_a в воде и $lgK_{Zn\text{-}ТФП}$ в хлороформе для этих анилинов, включая галогенопроизводные, хорошая (r = 0,98), следует прийти к выводу, что необычное поведение галогенанилинов в газовой фазе связано именно с отсутствием сольватации, то есть с особенностями статической (в газовой фазе) и динамической (в растворе) поляризации этих молекул.

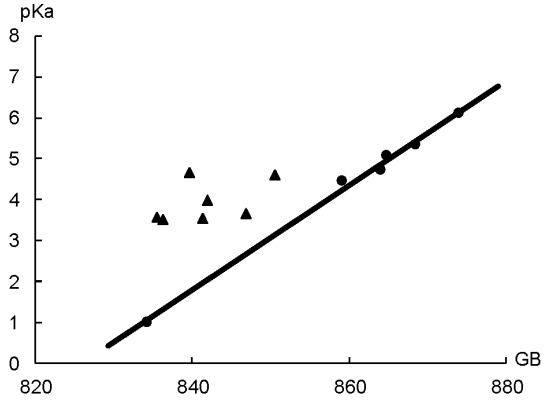


Рис. 2. Зависимость pK_a в воде при 25 °C от GB в газовой фазе для 2-, 3- и 4-замещенных (треугольники, X = H, 4-F, 4-Cl, 3-F, 3-Cl, 3-Br, 3-I; кружочки, X = 4-Me, 4-OMe, 4-NH_2, 3-Me, 3-NO_2, 2-Me; pK_a = 0,128 CB – 105; r = 0,998; n= 6) анилинов

Для того чтобы детальнее понять особенности поведения атомов галогенов в качестве заместителей в ароматическом кольце, мы исследовали корреляции в ряду пиридинов.

Оказалось, что зависимость GB в газовой фазе для 3-замещенных пиридинов (данных Gb для 4-замещенных пиридинов нет в литературе) от σ-констант Гаммета заместителей описывается прямой (рис. 3).

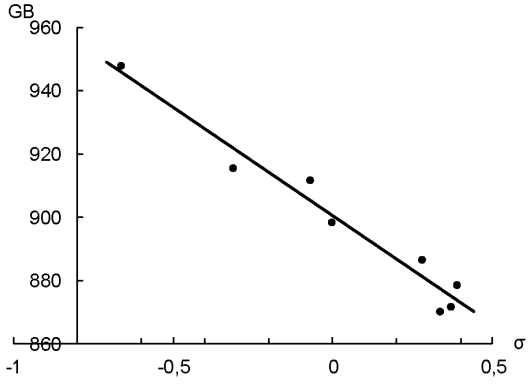


Рис. 3. Зависимость GB в газовой фазе 4- и 3-замещенных (X = H, 4-NH_2, 4-Me, 3-Me, 3-$CONH_2$, 3-Cl, 3-Br, 3-I; GB = –68,80 σ + 900,3; r = 0,98; n = 8) пиридинов от σ-констант Гаммета заместителей в ароматическом кольце

Однако, в отличие от анилинов (см. рис. 2), зависимость GB в газовой фазе от pK_a в воде (рис. 4) является линейной для всех пиридинов, включая 2- и 3-галогенопроизводные, то есть особое поведение галогенанилинов обусловлено их природой.

В то же время зависимость GB в газовой фазе от $lgK_{Zn\text{-}ТФП}$ в хлороформе для 3-замещенных пиридинов является линейной, но от нее отклоняются 2-галогенанилины (рис. 5, точки слева). Это, по-видимому, связано с различием в стерических препятствиях при координации пиридинов с протоном H^+ и металлопорфирином Zn-ТФП.

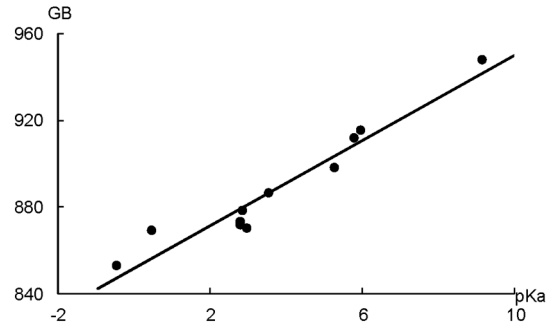


Рис. 4. Зависимость GB в газовой фазе от pK_a в воде для 2-, 3- и 4-замещенных (X = H, 4-NH_2, 4-Me, 3-Me, 3-$CONH_2$, 3-Cl, 3-Br, 3-I, 2-F, 2-Cl, 2-Br; GB = 9,831 pK_a + 851,7; r = 0,97; n = 11) пиридинов

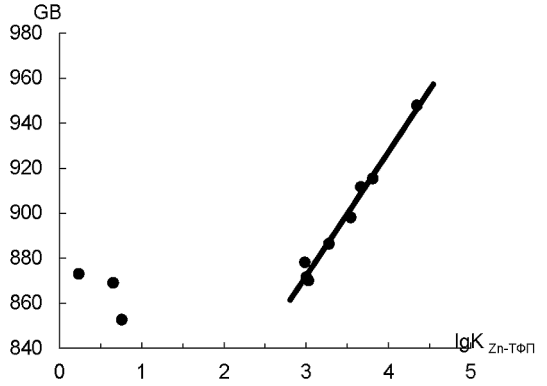


Рис. 5. Зависимость GB в газовой фазе от $lgK_{Zn\text{-}ТФП}$ в хлороформе для 2- (слева – F, Cl, Br), 4- и 3-замещенных (X = H, 4-NH_2, 4-Me, 3-Me, 3-$CONH_2$, 3-Cl, 3-Br, 3-I; GB = 54,93 $lgK_{Zn–ТФП}$ + 707,4; r = 0,99; n = 8) пиридинов

Таким образом, различие в нуклеофильности анилинов и пиридинов в растворах и в газовой фазе по отношению к протону (основность) и Zn-ТФП обусловлено как природой соединений, так и различиями в их сольватации (статическая и динамическая поляризация).

N-оксиды пиридинов

Нами показано, что между величинами GB и σ-константами Гаммета заместителей для N-оксидов пиридинов выполняется уравнение GB = –76,6σ + 893 (X = 4-Cl, 4-CN, 4-NO_2, H, 3-Me, 3-F, 3-CN; r = 0,99). Линейная зависимость наблюдается и между GB и $lgK_{Zn–ТФП}$ в хлороформе ($lgK_{Zn–ТФП}$ = 0,0132 GB – 8,875; r = 0,97; n = 4) и $\Delta\lambda_{II}$ ($\Delta\lambda_{II}$ = 0,0536 GB – 34,6; r = 0,97; n = 4).

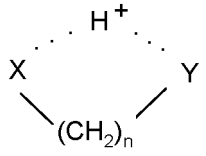
Амины

Для анилинов и пиридинов в большом количестве случаев атомы азота пространственно хорошо доступны для взаимодействия с электрофилами, в частности с протоном, но с аминами обычно стерические эффекты очень важны. Однако для первичных, вторичных и третичных аминов, как и для предыдущих классов соединений, выполняется великолепная линейная корреляция GB – PA (GB = 0,9875 PA + 43,796;

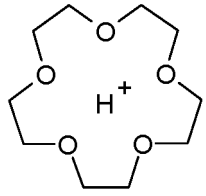
n = 108, r = 0,9997). Исключение составляют (табл. 2) диамины (первичные, вторичные и третичные), диолы, метоксиспирты, диметоксиалканы, аминоспирты, дикетоны, сложные эфиры вида $X(CH_2)_nY$ (n = 2-7; X,Y = H_2N, NHMe, Me_2N, OH, OMe, MeCO, MeCONH, COOMe), а также соединения $Ph(CH_2)_nPh$ (n = 4-6), для которых определены низкие значения ΔS_p (PA-GB = $-3{,}358\Delta S_p$ + 109,0; r =1; n = 36), понижающиеся с увеличением n от 2 до 4. Для них при этом также возрастают PA и GB: во всех случаях наблюдается последовательность 10 < 7 < 6 < 8 < 9 < 5 < 1 < 3 < 4 (1 < 2 < 4), то есть метоксиспирт < диол < диэфир < дикетон < аминоспирт < первичный диамин < вторичный диамин < третичный диамин (см. табл. 2).

Как и ожидалось, наиболее устойчивыми являются аминопроизводные, но при этом, в отличие от водных растворов, +I эффект метильных групп более важен, чем стерические препятствия с их стороны процессу протонирования. Подчеркнем, что в случае соединений 6–8 нет такой простой зависимости.

При дальнейшем удлинении цепи (см. табл. 2, n > 4) значения PA, GB и ΔS_p остаются постоянными (для соединения 8 убывают). Ввиду того что протонирование в газовой фазе аминокислот (например, гистамин, глутамин, гистидин, лизин, аргинин) и краун-эфиров (15-краун-5 и 18-краун-6), способных к образованию хелатов, также характеризуется низкими значениями ΔS_p, следует сделать вывод, что во всех перечисленных случаях образуются циклические структуры типа



X,Y = H_2N, NHMe, Me_2N, OH, OMe, MeCO, MeCONH, COOMe



15-crown-5

Отметим, что при n = 4–7 в газовой фазе величина ΔS_p практически постоянна для каждого типа соединений ввиду малой вероятности образования столь больших циклов.

Интересно, что в случае 2-хлор-, 2-фтор-, 2-бромэтанолов, 2-циано-, 2-метокси-, 2-фенилэтиламинов и терминальных тригалогенэтил- и тригалогенбутиламинов ΔS_p мало отличается от нуля.

Наконец, нам хотелось бы остановиться на некоторых особенностях комплексообразования диаминов в газовой фазе и растворах. Как было отмечено выше, в газовой фазе с увеличением числа метиленовых групп от 2 до 4 возрастает основность соединений $H_2N(CH_2)_nNH_2$ (см. табл. 2). Аналогичное изменение наблюдается и в ацетонитриле, и в воде, но в меньшей степени (табл. 3). При этом в газовой фазе (большое понижение энтропии) диамины являются более сильными основаниями, чем н-пропиламин (небольшое понижение энтропии).

При координации подобных аминов с Zn-ТФП в хлороформе устойчивость комплексов изменяется более сложным образом: $Me_2N(CH_2)_2NMe_2$ < н-$C_3H_7NH_2$ < $H_2N(CH_2)_2NH_2$ < $H_2N(CH_2)_4NH_2$. В этом случае стерические факторы столь существенны, что тетраметильное производное (наиболее сильное из них основание в газовой фазе), несмотря на самое низкое значение ΔH (см. табл. 3) из-за отрицательного ΔS, образует наименее стабильный ассоциат. Для остальных трех комплексов порядок устойчивости в хлороформе соответствует изменению основности в газовой фазе (не совпадает с тем, который наблюдается в воде) и сопровождается положительными изменениями энтропии.

Мы решили проверить, насколько хорошо для аминов выполняются корреляции между GB в газовой фазе и $lgK_{Zn\text{-}ТФП}$ в хлороформе. Оказалось, что точки образуют три основных группы (18 первичных, 7 вторичных и 6 третичных аминов) в соответствии с их стерическими факторами. Вместе с первичными аминами группируются вторичные диметиламин, морфолин и пиперидин; со вторичными диэтил-, ди-н-пропил- и ди-н-бутиламинами объединяются третичные триметиламин, диметилаллил- и бензиламины; вторичный диизопропиламин группируется с третичными триэтил-, триаллил- и три-н-бутиламином.

Первичные амины (за исключением трет-бутиламина) ложатся на две прямые. Одна включает метил-, этил-, н-пропил-, н-бутил-, н-пентил-, н-гексил-, н-гептил-, н-децил-, изо-бутиламины и этилендиамин (r = 0,91; n = 10), другая – изо-пропил-, втор-бутил-, циклогексил-, аллил-, пропаргил-, бензиламины и 2-аминоэтанол (r = 0,89; n = 7). При этом наибольшей нуклеофильностью при протонировании в газовой фазе (GB) и при взаимодействии с Zn-ТФП в хлороформе (K) обладает этилендиамин (образует циклическую структуру (GB)), а наименьшей – пропаргиламин (sp-гибридизация атома углерода). В обоих случаях в соответствии с +I эффектом нуклеофильность возрастает в ряду $MeNH_2$ < n-$EtNH_2$ < n-$PrNH_2$ < n-$BuNH_2$.

Однако величины GB увеличиваются (+I эффект) от н-пропил- к изо-пропиламину и в ряду н-бутиламин < изо-бутиламин < втор-бутиламин < трет-бутиламин, в то время как значения $lgK_{Zn\text{-}ТФП}$ в хлороформе изменяются в обратной последовательности: изо-пропиламин < н-пропиламин; трет-бутиламин < втор-бутиламин < изобутиламин < н-бутиламин, указывая во втором случае на большее значение стерических фак-

Таблица 2

Значения ΔS_p для протонирования лигандов в газовой фазе в зависимости от количества метиленовых групп (n) в соединении

№	Лиганд / n (А / Б / В*)	2	3	4	5	6	7
1	$H_2N(CH_2)_nNH_2$	912,5/951,6/–22,1	940 /987/–49	954,3/1005,6/–63	946,2/ 999,6/–70	946,2/999,5/–70	944,9/998,5/–71
2	$H_2N(CH_2)_nNMe_2$	–	975,3/1025/–58	–	–	–	–
3	$MeNH(CH_2)_nNHMe$	946,9/989,2/–33	–	–	–	–	–
4	$Me_2N(CH_2)_nNMe_2$	970/1012,8/–33	985,4/1035,2/–58	992,2/1046,3/–71	946,2/999,6/–71	–	–
5	$H_2N(CH_2)_nOH$	896,8/930,3/–3,3	917,3/962,5/–43	932,1/984,5/–67	872,5/931,3/–70	–	–
6	$HO(CH_2)_nOH$	773,6/815,9/–33	825,9/876,2/–60	854,9/915,6/–95	–	–	–
7	$MeO(CH_2)_nOH$	729,8/768,8/–22	–	–	–	–	–
8	$MeO(CH_2)_nOMe$	820,2/858,0/–18	858,6/897,2/–20,6	880,6/931,5/–62	879,5/931,3/–65	–	–
9	$MeCO(CH_2)_nOCMe$	851,8/892,0/–26	–	–	–	–	–
10	$Ph(CH_2)_nPh$	–	–	779,8/822,0/–33	782,4/824,7/–33	783,8/826,1/–33	–

Примечание. * А / Б / В – это GB (ΔH ккал/моль) / PA (ΔG ккал/моль) / ΔS_p кал/моль/град.; для н-пропиламина эти величины равны 883,9, 917,8 и -8 единиц соответственно.

Таблица 3

Константы устойчивости (К), термодинамические константы (ΔH, ΔS) образования молекулярных комплексов Zn-ТФП с аминами в хлороформе при 25 °С и значения основности (pK_a) аминов в воде при 25 °С

	К	–ΔH	ΔS	pK_a (H_2O)*
$Me_2N(CH_2)_2NMe_2$	2380 ± 50	20,48 ± 0,43	–3,8 ± 0,4	–
н-$C_3H_7NH_2$	11130 ± 260	12,68 ± 0,28	34,6 ± 1,5	10,53 [4]
$H_2N(CH_2)_2NH_2$	19750 ± 230	11,52 ± 0,16	43,5 ± 1,6	10,09 [7]
$H_2N(CH_2)_4NH_2$	32700 ± 260	16,96 ± 0,4	29,5 ± 1,3	10,80 [7]

Примечание. * – значения pK_a (H_2O) 1,3-диаминопропана 10,62, 1,5-диаминопентана 10,86 [7].

торов по сравнению с электронными. Это вполне объяснимо с точки зрения различий в размерах протона и молекулы цинк-тетрафенилпорфирина.

Спирты и простые эфиры

Значения Gb и PA в газовой фазе предельных спиртов возрастают в следующей последовательности:

метанол < этанол < н-пропанол < н-бутанол < изо-пропанол, изо-бутанол < нео-пентанол < трет-бутанол < втор-бутанол,

то есть симбатно увеличению +I эффекта алкильных групп. Однако в случае трет-бутанола стерические факторы становятся столь существенными, что он проявляет более слабые нуклеофильные свойства по отношению к протону, чем втор-бутанол.

При анализе рис. 6 видно, что за исключением трет-бутанола и изо-пропанола (звездочка) предельные спирты подчиняются одной линейной зависимости Gb – σ^* (квадратики), а при наличии электроноакцепторных заместителей (атомов галогенов или бензильной группы) или циклогексанового кольца – другой (крестики). При этом

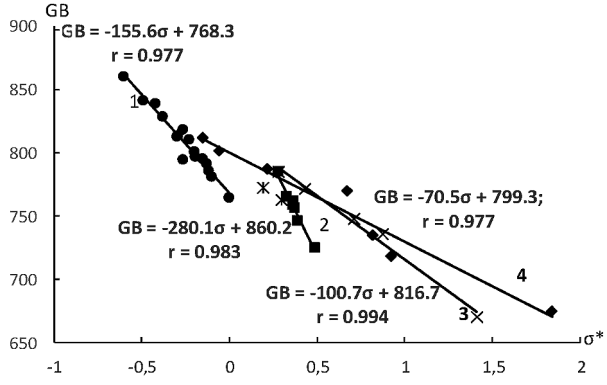


Рис. 6. Зависимость Gb в газовой фазе спиртов (*квадратики*: метанол, этанол, пропанол-1, бутанол-1, 2-метилпропанол-1, бутанол-2, 3-метилбутанол, 2,2-диметилпропанол-1; *крестики*: циклогексилкарбинол, 2-хлорэтанол-1, 2,2,2-трифторэтанол-1, бензиловый спирт, бутанол-2; *звездочки*: трет-бутанол, пропанол-2) и простых эфиров (*кружочки*: диметиловый, метилэтиловый, метил-изо-пропиловый, метил-н-пропиловый, диэтиловый, этил-изо-пропиловый, метил-трет-бутиловый, ди-изо-пропиловый, ди-н-пропиловый, изо-пропил-трет-бутиловый, ди-н-бутиловый, ди-трет-бутиловый, ди-втор-бутиловый и метил-н-бутиловый эфиры, пентагидропиран, тетрагидрофуран; *ромбики*: метиловый эфир циклогексилкарбинола, метилбензиловый, 1,4-диоксан, этокси-2,2,2-трифторэтан, метокси-2,2,2-трифторэтан, 2,2,2-трифторэтокси-2,2,2-трифторэтан, метоксициклогексан) от σ^*-констант

бутанол-2 подчиняется как одному, так и другому математическому уравнению.

Более или менее аналогичные зависимости выполняются и для простых эфиров: большинство из них подчиняются одному уравнению зависимости Gb – $\Sigma\sigma^*$ (кружочки), но при появлении атомов галогена, кислорода, бензильного заместителя или циклогексанового кольца (ромбики) – другому. При этом точка для диизопропилового эфира находится на пересечении этих прямых.

Следует отметить, что в случае простых эфиров стерические факторы уже играют меньшую роль по сравнению с электронными. Гораздо большее значение в этом смысле циклогексанового кольца по сравнению с трет-бутильной группой (и циклопентановым кольцом) как для спиртов, так и для эфиров вызывает некоторое удивление.

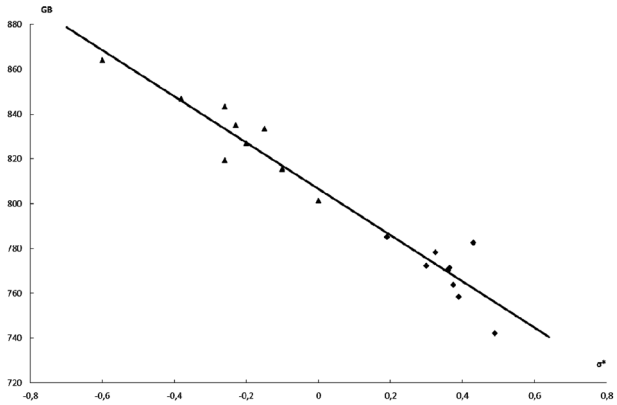


Рис. 7. Зависимость Gb в газовой фазе меркаптанов (*ромбики*: метил-, этил-, н-пропил-, изо-пропил-, н-бутил-, изо-бутил-, трет-бутил- и нео-пентилмеркаптаны) и тиоэфиров (*треугольники*: диметил-, метилэтил-, диэтил-, ди-н-пропил-, ди-н-бутил-, метилциклогексил- и ди-трет-бутилсульфиды, тетрагидротиофен) от σ^*-констант

Меркаптаны и простые тиоэфиры (органические сульфиды)

Значения Gb и PA в газовой фазе предельных меркаптанов возрастают практически в той же последовательности, что и для спиртов:

метилмеркаптан < < этилмеркаптан < н-пропилмеркаптан < н-бутилмеркаптан < изобутилмеркаптан < изо-пропилмеркаптан < неопентилмеркаптан < трет-бутилмеркаптан.

Однако зависимость Gb – $\Sigma\sigma^*$ для меркаптанов и тиоэфиров описывается единой математической зависимостью, причем, как и в случае спиртов и простых эфиров, точки для меркаптанов и сульфидов, содержащих циклогексановое кольцо, сильно отклоняются от прямой.

По-видимому, описанные выше особенности поведения кислород- и серусодержащих соединений (см. рис. 6, 7) объясняются прежде всего различием в размерах этих атомов, а следовательно, и различиями в их электроотрицательности, поляризуемости и пространственной доступности (при наличии одинаковых заместителей).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев В. П., Нижник Я П., Лебедева Н. Ш. Новая шкала основности/нуклеофильности, основывающаяся на параметрах, характеризующих образование аксиальных (n,v-типа) комплексов Zn-ТФП с лигандами (основаниями/нуклеофилами) // Журнал органической химии. 2008. Т. 44. № 6. С. 914–922.
2. Андреев В. П. Влияние электронных факторов на реакционную способность гетероароматических N-оксидов // ХГС. 2010. № 2. С. 227–242.
3. Андреев В. П., Соболев П. С. Количественные корреляции, связывающие взаимодействие Zn(II)-тетрафенилпорфина и пероксидазы хрена с аминами // Биоорганическая химия. 2012. Т. 38. № 2. С. 242–250.
4. Андреев В. П., Соболев П. С. Молекулярные комплексы металлопорфиринов как модельная система исследования донорно-акцепторных взаимодействий n,v-типа. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2015. 355 с.
5. Андреев В. П., Соболев П. С., Мухина Н. И. Сравнение нуклеофильности n-донорных лигандов при взаимодействии с Zn-ТФП, $SbCl_5$, BF_3 и йодом в апротонных растворителях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2015. № 4 (149). С. 98–103.
6. Андреев В. П., Соболев П. С. Сравнение нуклеофильности n-донорных лигандов при взаимодействии с кислотами Бренстеда – Лоури и цинк-тетрафинилпорфином в апротонных растворителях // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 2 (155). С. 98–104.
7. Кабачник М. И. Новое в теории кислот и оснований // Успехи химии. 1979. Т. 48. Вып. 9. С. 1523–1547.
8. Титце Л., Айхер Т. Препаративная органическая химия: реакции и синтезы в практикуме органической химии и научно-исследовательской лаборатории. М.: Мир, 1999. С. 17.
9. Эндрюс Л., Кифер Р. Молекулярные комплексы в органической химии. М.: Мир, 1967. 207 с.
10. Egan T. J., Hunter R., Kaschula C. H., Marques H. M., Misplon A., Walden J. Structure-function relationships in aminoquinolines: effect of amino and chloro groups on quinoline-hematine complex formation, inhibition of β-hematin formation, and antiplasmodial activity // J. Med. Chem. 2000. Vol. 43. № 2. P. 283–291.
11. Hunter E. P. L., Lias Sh. G. Evaluated gas phas basicities and proton affinities of molecules: an update // J. Phys. Chem. Ref. Data. 1998. Vol. 27. № 3. P. 413–656.
12. Lee I., Sohn S. C., Kang C. H., Oh Y. J. Nucleophilic substitution of benzyl benzenesulphonates with anilines in methanol-acetonitrile mixtures. Part 2.Variation in transition-state structure // Chem. Soc. Perkin. Trans. II. 1986. № 10. P. 1631–1634.
13. Lee B. C., Yoon J. H., Lee C. G., Lee I. Kinetics and mechanism of aminolisis of benzoic anhydrides // J. Phys. Org. Chem. 1994. Vol. 7. P. 273–279.
14. Rodriguez-Lopez J. N., Gilabert M. A., Tudela J., Thorneley R. N. F., Garcia-Canovas F. Reactivity of horseradish peroxidase compound II toward for a two-step mechanism // Biochem. 2000. Vol. 39. P. 13201–13209.

Andreev V. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Sobolev P. S., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Zachinyaeva A. V., S. M. Kirov Military Medical Academy (St. Petersburg, Russian Federation)

NUCLEOPHILICITY OF THE N-DONOR COMPOUNDS IN CHLOROFORM, WATER AND GAS PHASES

Nucleophilicity of the n-donor ligands (amines, anilines, pyridines, pyridines, pyridine N-oxides, alcohols, ethers, mercaptans, organic sulfides (tioethers)) interacting with protons in the gas phase (GB – gas basicity, PA – proton affinity) and zinc-tetraphenylporphyrin (Zn-TPhP) in the chloroform environs is studied. Comparisons with water systems are conducted. Electronic factors play a much more significant role in the gas phase coordinated with the proton. In chloroform environs, after complexation with Zn-TPhP , the role of steric factors increases dramatically. The model system, which determines nucleophilicity level of the n-donor ligands with Zn- TPhP in chloroform environs, allows estimation of GB and PA in the gas phase. The system also helps to define the level of porphyrin-containing enzymes' reactivity in aqueous systems.

Key words: metalloporphyrins, peroxidases, coordination, nucleophilicity, basicity, gas phase, and proton aprotic solvents, electron spectroscopy

REFERENCES

1. Andreev V. P., Nizhnik Ya. P., Lebedeva N. Sh. New Basicity/Nucleophilicity Scale on the Basis of Parameters of Formation of Axial n,v-Complexes Derived from Tetraphenylporphyrinatozinc(II) and Base/Nucleophile as Ligands. *Russian journal of organic chemistry.* 2008. Vol. 44. № 6. P. 906–915.
2. Andreev V. P. The Effect of electronic factors on the reactivity of heteroaromatic N-oxides. *Chemistry of heterocyclic Compounds*. 2010. Vol. 46. № 2. P. 184–195.
3. Andreev V. P., Sobolev P. S. Quantitative Correlations Related to the Interaction of Zn(II)-Tetraphenylporphine and Horseradish Peroxidase with Amines. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry.* 2012. Vol. 38. № 2. P. 211–218.
4. Andreev V. P., Sobolev P. S. *Molekulyarnye kompleksy metalloporfirinov kak model'naya sistema issledovaniya donorno-aktseptornykh vzaimodeystviy n,v-tipa* [Molecular complexes of metaloporphyrins as a model system of investigation of donor-aceptor interactions of n,v-type]. Petrozavodsk, 2015. 355 p.
5. Andreev V. P., Sobolev P. S. Comparison of nucleophilicity of n-donor ligands in the interaction with Zn-ТФП, $SbCl_5$, BF_3 and iodine in an aprotic solvent [Sravnenie nukleofil'nosti n-donornykh ligandov pri vzaimodeystvii s Zn-ТФП, $SbCl_5$, BF_3 i iodom v aprotonnykh rastvoritelyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2015. № 4 (149). P. 98–103.
6. Andreev V. P., Sobolev P. S. Comparison of nucleophilicity of n-donor ligands in the interaction with acids of Bronsted-Lowry and zinc-tetraphenylporphine in aprotic solvents. [Sravnenie nukleofil'nosti n-donornykh ligandov pri vzaimodeystvii s kislotami Brensteda – Louri i tsink-tetrafenilporfinom v aprotonnykh rastvoritelyakh]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Petrozavodsk State University]. 2016. № 2 (155). P. 98–104.
7. Kabachnik M. I. New in the theory of acids and substrata [Novoe v teorii kislot i osnovaniy]. *Uspekhi khimii*. 1979. Vol. 48. Issue 9. P. 1523–1547.
8. Tittse L., Aykher T. *Preparativnaya organicheskaya khimiya: reaktsii i sintezy v praktikume organicheskoy khimii i nauchno-issledovatel'skoy laboratorii* [Preparative organic chemistry: reactions and syntheses in the organic chemistry workshop and research laboratories]. Moscow, Mir Publ., 1999. P. 17.
9. Endryus L., Kifer P. *Molekulyarnye kompleksy v organicheskoy khimii* [Molecular complexes in organic chemistry]. Moscow, Mir Publ., 1967. 207 p.
10. Egan T. J., Hunter R., Kaschula C. H., Marques H. M., Misplon A., Walden J. Structure-function relationships in aminoquinolines: effect of amino and chloro groups on quinoline-hematine complex formation, inhibition of b-hematin formation, and antiplasmodial activity // J. Med. Chem. 2000. Vol. 43. № 2. P. 283–291.
11. Hunter E. P. L., Lias Sh. G. Evaluated gas phas basicities and proton affinities of molecules: an update // J. Phys. Chem. Ref. Data. 1998. Vol. 27. № 3. P. 413–656.
12. Lee I., Sohn S. C., Kang C. H., Oh Y. J. Nucleophilic substitution of benzyl benzenesulphonates with anilines in methanol-acetonitrile mixtures. Part 2.Variation in transition-state structure // Chem. Soc. Perkin. Trans. II. 1986. № 10. P. 1631–1634.
13. Lee B. C., Yoon J. H., Lee C. G., Lee I. Kinetics and mechanism of aminolisis of benzoic anhydrides // J. Phys. Org. Chem. 1994. Vol. 7. P. 273–279.
14. Rodriguez-Lopez J. N., Gilabert M. A., Tudela J., Thorneley R. N. F., Garcia-Canovas F. Reactivity of horseradish peroxidase compound II toward a two-step mechanism // Biochem. 2000. Vol. 39. P. 13201–13209.

Поступила в редакцию 15.03.2016

№ 6 (159). С. 100–105 **Физико-химическая биология** **2016**

УДК 664.871

КСЕНИЯ АНДРЕЕВНА ПЕТРОВА
преподаватель кафедры зоотехнии, рыбоводства и товароведения агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
petrovaks@petrsu.ru

АЛЕНА СЕРГЕЕВНА МАЙОРОВА
заместитель директора, Петрозаводский кооперативный техникум Карелреспотребсоюза (Петрозаводск, Российская Федерация)
alena07071975@mail.ru

АНАТОЛИЙ ЕФРЕМОВИЧ БОЛГОВ
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой зоотехнии, рыбоводства и товароведения агротехнического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
bolg@petrsu.ru

БИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ, РАЗРАБОТКА РЕЦЕПТУР И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ОБРАЗЦОВ НОВЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРОДУКТОВ НА ОСНОВЕ НАТУРАЛЬНЫХ ИНГРЕДИЕНТОВ*

Непереносимость белка глютена, или глютеновая энтеропатия (целиакия), является распространенным заболеванием, масштабы которого с каждым годом увеличиваются. Функциональные продукты питания, не содержащие белка глютена и сходных с ним белков, в России реализуются через крупные торговые предприятия и интернет-магазины мегаполисов, в то время как в регионах они практически недоступны. В этой связи разработка полезных и вкусных функциональных смесей в широком ассортименте важна для улучшения качества жизни и здоровья населения. Целью работы была разработка рецептур и экспериментальных образцов новых функциональных продуктов для людей с выявленной непереносимостью глютена и сходных с ним белков на основе натуральных ингредиентов для применения в пищевой промышленности. Обоснованы, выбраны и проанализированы 19 видов натурального пищевого сырья по органолептическим и физико-химическим показателям. Качество всего используемого сырья соответствует требованиям нормативных и законодательных документов. Изучена процедура разработки рецептур новых пищевых продуктов. Разработаны рецептуры и изготовлены экспериментальные образцы функциональных смесей для производства первых и вторых блюд. Проведена органолептическая оценка и доработка рецептур. Экспериментальные образцы пяти новых функциональных смесей изготовлены из натуральных ингредиентов, не содержат белка глютена и сходных с ним белков, обладают положительными вкусовыми характеристиками. Исследованы физико-химические показатели, показатели безопасности, проведен расчет пищевой ценности экспериментальных образцов. Все экспериментальные образцы функциональных смесей для производства первых и вторых блюд соответствуют требованиям нормативных и правовых документов.

Ключевые слова: функциональные продукты, смеси для приготовления первых и вторых блюд, здоровое питание, глютен, целиакия, глютеновая энтеропатия

ВВЕДЕНИЕ

Обеспечение продовольственной безопасности страны является важнейшей составляющей демографической политики, фактором государственности и суверенитета Российской Федерации, условием повышения качества жизни. Все это обеспечивается путем гарантирования высоких стандартов жизнеобеспечения населения страны.

Одно из приоритетных направлений государственной политики РФ в области здорового питания населения на период до 2020 года – создание функциональных продуктов питания, которые призваны удовлетворить физиологические потребности организма человека в пищевых веществах и энергии. Одной из проблем является разработка технологий пищевых продуктов специального назначения, направленных на профилактику алиментарнозависимых заболеваний. Одним из них является непереносимость белка глютена, или глютеновая энтеропатия (целиакия). Это наследственное заболевание связано с нарушением пищеварения, вызванным повреждением ворсинок тонкой кишки пищевыми продуктами, которые содержат определенный белок (глиадин/глютен в пшенице, близкие к нему белки других злаковых культур: секалин во ржи, гордеин в ячмене, авенин в овсе) (Об утверждении рекомендаций по рациональным нормам потребления пищевых продуктов, отвечающим современным

© Петрова К. А., Майорова А. С., Болгов А. Е., 2016

требованиям здорового питания: Приказ Минздравсоцразвития РФ от 02.08.2010 № 593н (Зарегистрировано в Минюсте РФ 11.10.2010 № 18680)).

Эти зерновые культуры широко используют при производстве хлеба, макаронных и мучных кондитерских изделий, которые занимают значительную часть рациона питания людей. Количество больных целиакией с каждым годом растет. По данным Всемирной гастроэнтерологической организации (World Gastroenterology Organization; WGO), распространенность целиакии оценивается как 1:300 человек, поэтому при разработке продуктов целесообразно учитывать, чтобы они были безглютеновыми.

В РФ проблема целиакии и сопутствующих заболеваний не ставилась до последнего времени широко, отсутствовала практика диагностики этого заболевания. На сегодняшний день этой проблеме уделено большое внимание, и, как следствие, число больных растет достаточно быстро (благодаря диагностике).

Проблема целиакии крайне актуальна еще и потому, что заболевание не только поражает тонкую кишку, но и становится причиной всевозможных функциональных расстройств и заболеваний желудочно-кишечного тракта и внекишечных органов (нервной, эндокринной, половой, костно-мышечной систем, психической сферы и др.). Целиакия рассматривается как предраковое состояние, поскольку существенно увеличивает риск жизненно опасных патологических состояний – тонкокишечной лимфомы, рака различных отделов пищеварительного канала и кишечных кровотечений. Целиакия наиболее часто сочетается с такими аутоиммунными заболеваниями, как сахарный диабет 1-го типа, аутоиммунный тиреоидит, ревматоидный артрит [2], [3].

Люди с непереносимостью глютена сталкиваются с недостатком и узким ассортиментом функциональных продуктов, рынок которых представлен в основном импортом. Их производство в России совершенно недостаточно.

Безглютеновая продукция в России реализуется через крупные торговые предприятия и интернет-магазины мегаполисов, а в регионах практически не представлена. В этой связи разработка массового полезного и вкусного безглютенового продукта в широком ассортименте важна для улучшения качества жизни и здоровья населения.

Целью работы была разработка рецептур и экспериментальных образцов новых функциональных продуктов для людей с выявленной непереносимостью глютена и сходных с ним белков на основе натуральных ингредиентов для применения в пищевой промышленности.

НОРМАТИВНО-ПРАВОВАЯ БАЗА

В 2010 году Министерством здравоохранения и социального развития РФ были утверждены рекомендации по рациональным нормам потребления пищевых продуктов, отвечающие современным требованиям здорового питания и необходимые для активного и здорового образа жизни. Данные нормы разработаны в целях укрепления здоровья детского и взрослого населения, улучшения демографической ситуации в Российской Федерации, профилактики неинфекционных заболеваний, обусловленных недостатком микронутриентов.

В основу разработки новых пищевых функциональных смесей для приготовления первых блюд были положены «Нормы физиологических потребностей в энергии и пищевых веществах для различных групп населения Российской Федерации» (МР 2.3.1.2432-08), представляющие собой среднюю величину пищевых и биологически активных веществ, которые необходимы для наилучшего осуществления биохимических процессов в организме человека.

Оценка качества сырья осуществляется по органолептическим, физико-химическим, микробиологическим показателям и показателям безопасности согласно требованиям нормативных и законодательных документов, действующих на территории Российской Федерации.

Основным документом, регламентирующим требования к качеству используемого сырья, является Технический регламент таможенного Союза – ТР ТС 021/2011 «О безопасности пищевой продукции». В рамках технического регламента соответствие пищевой продукции обеспечивается выполнением его требований безопасности и выполнением требований безопасности технических регламентов Таможенного союза на отдельные виды пищевой продукции. Так, соответствие зерновых культур требованиям безопасности обеспечивается выполнением требований технического регламента ТР ТС 015/2011 «О безопасности зерна».

Методы исследований и измерений пищевой продукции устанавливаются в Перечне стандартов, содержащих правила и методы исследований и измерений, в том числе правила отбора образцов, необходимые для применения и исполнения требований настоящего технического регламента и осуществления оценки (подтверждения) соответствия пищевой продукции.

В рамках настоящих исследований применялись следующие нормативные документы: ГОСТ Р 52622-2006 «Овощи сушеные. Общие технические условия», ГОСТ 28432-90 «Картофель сушеный. Технические условия», ГОСТ 7758-75 «Фасоль продовольственная. Технические условия».

Соответствие используемого сырья показателям безопасности (для товаров, подлежащих обязательной сертификации или декларированию соответствия) обеспечено наличием обязательных товарно-сопроводительных документов по качеству. К вышеуказанным документам относятся сертификаты соответствия и декларации о соответствии.

В рамках положений Федеральных законов «О защите прав потребителей», «О техническом регулировании», Постановлениями Правительства РФ «Об утверждении единого перечня продукции, подлежащей обязательной сертификации, и единого перечня продукции, подтверждение соответствия которой осуществляется в форме принятия декларации о соответствии» и «Правилами продажи отдельных видов товаров» определена необходимость сопровождения продукции декларациями о соответствии или сертификатами соответствия.

Другие виды сертификатов, в том числе карантинный и фитосанитарный, не могут заменить обязательные сопроводительные документы по качеству [1].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В процессе работы обоснованы, выбраны и проанализированы 19 видов натурального пищевого сырья по органолептическим и физико-химическим показателям.

Исследования физико-химических показателей сырья и созданных экспериментальных образцов проводились в аккредитованной лаборатории Торгового Дома «Ярмарка» в соответствии с техническими регламентами Таможенного союза и стандартами, содержащими правила и методы исследований и измерений, в том числе правила отбора образцов, необходимые для применения и исполнения требований технического регламента и осуществления оценки (подтверждения) соответствия пищевой продукции.

Основное отличие создания новых продуктов в пищевой индустрии заключается в том, что формирование желаемых функциональных свойств продукта определяется не только содержанием и оптимальным соотношением основных ингредиентов. Поэтому учитывались также органолептические показатели: вкус, запах, аромат, консистенция, внешний вид, в том числе цвет. При этом учитывали, что вышеуказанные показатели являются субъективными для восприятия.

Каждый человек имеет свои индивидуальные органолептические предпочтения, формируемые национальными, семейными традициями, условиями проживания, социальным положением и личными физиологическими особенностями. Это часто является причиной того, что одна и та же качественная характеристика пищевого продукта может быть по-разному оценена разными людьми.

Для объективного подхода к оценке новых пищевых продуктов были созданы дегустационные комиссии целевой группы потребителей.

По результатам анализа их мнения внесены коррективы в качественный и количественный состав разрабатываемого продукта. Такая процедура проводилась до получения желаемых характеристик продукта.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проделанной работы изучен спектр потенциального пищевого сырья для производства функциональных продуктов.

Обоснован выбор натурального пищевого сырья с желательными свойствами: фасоль красная, киноа, красный рис, бурый рис, сушеные картофель, морковь, лук репчатый, чеснок, томаты, баклажаны, цукини, перец сладкий, укроп, базилик, орегано, лавровый лист, карри, белые грибы, шампиньоны. Данное сырье содержит необходимые питательные вещества и позволяет корректировать нутриентный состав при нарушенной функции пищеварения. Проведен анализ шестнадцати видов сырья по органолептическим и физико-химическим показателям. В качестве примера приведены результаты анализа фасоли красной и сушеной моркови (табл. 1, 2).

Установлено, что качество всего используемого сырья соответствует требованиям нормативных и законодательных документов (ТР ТС 021/2011 «О безопасности пищевой продукции» и ТР ТС 015/2011 «О безопасности зерна»).

Соответствие всего использованного сырья показателям безопасности обеспечено наличием деклараций о соответствии, за исключением грибов сушеных, соответствие показателям безопасности которых обеспечено наличием сертификата соответствия.

Согласно декларациям о соответствии и сертификату соответствия все используемое сырье соответствует санитарно-эпидемиологическим правилам и нормативам – СанПиН 2.3.2.1078-01 «Гигиенические требования к безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов» и не превышает предельно допустимые уровни.

Изучив сырье, его пищевую ценность и процедуру разработки рецептур пищевых продуктов, были созданы пять новых функциональных смесей для производства первых и вторых блюд.

Оценка качества экспериментальных образцов смесей осуществлялась по органолептическим показателям в два этапа. Сущность метода определения органолептических показателей заключалась в оценке внешнего вида, цвета, запаха, консистенции и вкуса исследуемого образца.

Для получения объективных сведений в отношении качественных характеристик смесей нами была разработана пятибалльная шкала, основанная на требованиях ГОСТ Р 50847-96 «Концентраты пищевые первых и вторых обеденных блюд быстрого приготовления. Технические условия», по которой оценивались органолептические показатели создаваемых функциональных смесей. Из целевой группы потенциальных потребителей были выбраны члены дегустационной комиссии в количестве 25 человек. Свои оценки по органолептическим показателям и рекомендации по улучшению качественных характеристик смесей они фиксировали в дегустационных картах. Об-

Таблица 1

Органолептическая и физико-химическая оценка фасоли красной

№ п/п	Показатель анализа	Значение показателя		
		Фактическое		Нормативное
		На момент приемки	После доработки	
1	Цвет	Красный различных оттенков		Красный разных оттенков
2	Запах	Свойственный (без затхлого, солодового, плесневого и постороннего запахов)		Свойственный здоровым нормальным семенам
3	Количество штук в 100 г	470		Не нормируется
4	Размер	Длина 11,5 мм, толщина 5 мм		Длина 10–12 мм, толщина 5 мм
5	Влажность, %	12,7		Не более 18,00
6	AW	0,54		Не нормируется
7	Содержание сорной примеси, % в том числе:	0,89	0	Не более 1,0
	минеральной примеси	0	0	0,10
	в числе минеральной примеси галька, шлак, руда	0	0	Не допускаются
	Проход, полученный при просеивании через сито с отверстиями диаметром 3 мм, %	0,01	0	
	Содержание органической примеси, %	0,01	0	
	Содержание испорченных ядер, %	0,34	0	
	Содержание примеси семян другого типа (цвета), %	0,53	0	
8	Содержание зерновой примеси, %, в том числе:	1,56	0,15	Не более 3,00
	Содержание битых семян, %	0,39	0,05	
	Содержание давленых семян, %	0,41	0	
	Содержание изъеденных семян, %	0,21	0,1	
	Содержание поврежденных семян, %	0,55	0	
	Содержание проросших семян, %	0	0	
9	Зараженность вредителями	Не обнаружена		Не допускается

работанные результаты отражались в дегустационном журнале. С учетом потребительских предпочтений и пожеланий членов дегустационной комиссии были произведены изменения в составе смесей и повторно проведена дегустационная оценка полученного продукта (табл. 3).

Исходя из данных дегустационного журнала, можно сделать вывод о том, что разработанные функциональные смеси для приготовления первых и вторых блюд обладают положительными вкусовыми характеристиками. Данные смеси могут быть рекомендованы как для людей, страдающих непереносимостью глютена, так и для полноценного питания здоровых граждан.

Разрабатываемые смеси являются функциональными (применимы для повседневного питания людей, страдающих целиакией). Смеси для приготовления первых блюд изготовлены из натурального сырья, не содержащего белок глютен (содержится в пшенице) и сходные с ним белки, имеют оригинальную рецептуру.

Исследования готовых образцов функциональных смесей для приготовления первых блюд по микробиологическим, физико-химическим показателям и показателям безопасности проводились в соответствии с ГОСТ Р 50847-96 «Концентраты пищевые первых и вторых обеденных блюд быстрого приготовления. Технические условия» и Техническим регламентом Таможенного союза – ТР ТС 021/2011 «О безопасности пищевой продукции».

Фактически все физико-химические показатели функциональных смесей для приготовления первых блюд соответствуют требованиям ГОСТ Р 50847-96 «Концентраты пищевые первых и вторых обеденных блюд быстрого приготовления. Технические условия». Исключение составляет образец № 3, массовая доля влаги в котором превышает значение нормативного показателя на 0,78 %, так как преобладающим ингредиентом смеси является фасоль красная с влажностью 12,7 % (нормируемое значение показателя для исходного сырья – не более 18 %). В связи с этим считаем данное отклонение не критическим, не влияющим на качество готовой продукции.

Также были исследованы показатели микробиологической безопасности смесей для приготовления первых и вторых блюд. Все образцы функциональных смесей для приготовления первых блюд соответствуют требованиям Технического регламента Таможенного союза – ТР ТС 021/2011 «О безопасности пищевой продукции» по показателям микробиологической безопасности. Содержание токсичных элементов, микотоксинов и пестицидов в сухих многокомпонентных смесях для приготовления первых и вторых блюд

Таблица 2

Органолептическая и физико-химическая оценка моркови сушеной

№ п/п	Показатель анализа	Значение показателя		
		Фактическое		Нормативное
		На момент приемки	После доработки	
1	Внешний вид	Стружка		Стружка, кубики или пластинки
2	Консистенция	Стружка эластичная		Стружка и пластинки эластичные, допускается легкая хрупкость. У сушеных овощей с пониженной массовой долей влаги – хрупкие
3	Вкус и запах	Свойственные, без постороннего привкуса и запаха		Свойственные овощам данного вида без постороннего привкуса и запаха
4	Цвет	Оранжевый		Свойственный цвету сырья, из которого были изготовлены сушеные овощи
5	Форма и размеры	Равномерно нарезанная толщиной 1–2 мм, шириной 3–5 мм и длиной 5–20 мм		Равномерно нарезанная толщиной не более 3 мм, шириной не более 5 мм и длиной не менее 5 мм
6	Массовая доля влаги, %	4,98		Не более 14
7	Массовая доля металлических примесей (частиц не более 0,3 мм в наибольшем линейном измерении), %	0		0,0003
8	Массовая доля минеральных примесей, %	0		Не более 0,01
9	Развариваемость при хранении до 12 месяцев со дня изготовления, мин	2		Не более 25
10	Наличие вредителей хлебных запасов	Не обнаружено		Не допускается
11	Стружка, поврежденная вредителями хлебных запасов	Не обнаружена		Не допускается
12	Стружка загнившая	Не обнаружена		Не допускается
13	Стружка заплесневевшая	Не обнаружена		Не допускается
14	Массовая доля дефектных овощей, % в том числе:	1,68	0,32	Не более 3,0
	Массовая доля стружки поджаренной	0,58	0,12	
	Массовая доля стружки зеленоватой	0,38	0	
	Массовая доля стружки с черными пятнами	0	0	
	Массовая доля стружки с остатками кожицы	0,72	0,2	

Таблица 3

Дегустационный журнал респондентов-дегустаторов второго этапа органолептической оценки экспериментальных образцов

Показатели	Бархатистый суп-пюре с шампиньонами	Грибной суп «Домашний» с крупой киноа	Суп с красной фасолью	Грибной плов с красным рисом	Овощная паэлья с бурым рисом
Внешний вид и цвет	4,2	4,4	4,1	4,5	3,8
Вкус и запах	3,8	4,9	3,7	4,4	3,9
Консистенция	4,1	4,6	3,6	4,6	4,1
Общая оценка	4,0	4,6	3,8	4,5	3,9

не нормируется. Безопасность готовой продукции обусловлена наличием сопроводительных документов на сырье: сертификатов соответствия и деклараций о соответствии сырья требованиям нормативных и правовых документов.

Был проведен расчет пищевой ценности функциональных смесей для приготовления первых и вторых блюд. Результаты представлены в табл. 4.

Пищевая ценность разработанных образцов является приемлемой для питания людей с непереносимостью глютена. Данная продукция полезна также для профилактики указанного заболевания у здоровых граждан и в целом для здорового питания населения, так как изготав-

Таблица 4

Пищевая ценность разработанных экспериментальных образцов

Экспериментальный образец	Калорийность (Ккал)
Бархатистый суп-пюре с шампиньонами	53,53
Грибной суп «Домашний» с крупой киноа	181,01
Суп с красной фасолью	236,62
Грибной плов с красным рисом	219,29
Овощная паэлья с бурым рисом	153

ливается исключительно из натурального сырья, не содержит искусственные добавки, сбалансирована по содержанию питательных веществ, микро- и макроэлементов, витаминов, обладает отличными вкусовыми характеристиками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разработаны рецептуры и изготовлены экспериментальные образцы функциональных смесей для производства первых и вторых блюд: «Бархатистый суп-пюре с шампиньонами», «Грибной суп "Домашний" с крупой киноа», «Суп с красной фасолью», «Грибной плов с красным рисом», «Овощная паэлья с бурым рисом». Приготовлены готовые к употреблению блюда из полученных экспериментальных образцов функциональных смесей, проведена органолептическая оценка и доработаны рецептуры с учетом мнения дегустационной комиссии. Экспериментальные образцы новых функциональных смесей изготовлены из натуральных ингредиентов, не содержат белка глютена и сходных с ним белков, обладают положительными вкусовыми характеристиками.

Исследованы физико-химические показатели, показатели безопасности разработанных экспериментальных образцов смесей для производства первых и вторых блюд. Все экспериментальные образцы функциональных смесей для производства первых и вторых блюд соответствуют требованиям нормативных и правовых документов. Проведен расчет пищевой ценности экспериментальных образцов.

* Работа выполнена в рамках проекта «У.М.Н.И.К.», при поддержке Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012–2016г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Майорова А. С. Информационная и законодательная база в процессе товародвижения: Учеб. пособие для студентов вузов. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013.
2. Орешко Л. С. Целиакия взрослых: особенности патогенеза, клинических проявлений, диагностики, лечения и профилактики осложнений: Автореф. дис. … д-ра мед. наук. М., 2009.
3. Практическое руководство Всемирной организации гастроэнтерологов. Целиакия / J. Bai (гл. ред.), E. Zeballos, M. Fried, G. R. Corazza и др. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.worldgastroenterology.org/assets/downloads/ru/pdf/guidelines/g_data13_ru.pdf (дата обращения 15.04.2016).
4. Родина Т. Г. Сенсорный анализ продовольственных товаров: Учебник для вузов. М.: Академия, 2004. 206 с.

Petrova K. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Mayorova A. S., Petrozavodsk Cooperative Technical College Karelrespotrebsoyuza (Petrozavodsk, Russian Federation)
Bolgov A. E., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

BIOLOGICAL SUBSTANTATION, FORMULATIONS' DEVELOPMENT, AND EXPERIMENTAL SAMPLES OF NEW FUNCTIONAL PRODUCTS BASED ON NATURAL INGREDIENTS

Intolerance of gluten protein or gluten enteropathy (celiac disease) is a common disease, the extent of which increases with each passing year. Functional foods that do not contain gluten and similar proteins are sold in Russia through large retail companies or online stores in big cities. In distant regional areas such food products are practically inaccessible. In this context the problem of healthy and tasty functional mixtures' development is important because its solution is aimed at the improvement of people's health and quality of life. The purpose of our study was to develop formulations and experimental samples of new functional products based on natural ingredients. Such products can be used by the food industry to produce food for people diagnosed with gluten intolerance. Nineteen types of natural raw food materials were substantiated, selected, and analyzed by organoleptic, physical and chemical parameters. The quality of used raw materials met all regulatory and legal requirements. The procedure of new food formulations' development was studied. Several samples of functional mixtures for the production of versatile food were designed and experimentally manufactured. Organoleptic evaluations and finalization of recipes were conducted. Experimental samples of five new functional mixtures, prepared from natural ingredients with no gluten or similar proteins, have positive flavor characteristics. Physical and chemical parameters, safety indicators of experimental samples of mixtures for dishes of the first and second course were investigated. Nutritional value of experimental samples was calculated. All experimental samples of functional mixtures for production of dishes of the first and second course meet all regulatory requirements of legal documents.

Key words: functional products, mixtures for dishes of the first and second course, healthy nutrition, gluten, celiac disease, gluten sensitive enteropathy

REFERENCES

1. Mayorova A. S. *Informatsionnaya i zakonodatel'naya baza v protsesse tovarodvizheniya: Metodicheskie ukazaniya* [Informational and legal framework in the process of product distribution: Methodical manual]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2013.
2. Oreshko L. S. *Tseliakiya vzroslykh: osobennosti patogeneza, klinicheskikh proyavleniy, diagnostiki, lecheniya i profilaktiki oslozhneniy: Avtoref. dis. … d-ra med. nauk* [Adult Celiac Disease: features of pathogenesis, clinical manifestations, diagnosis, treatment and prevention of complications: Thesis. Dr. med.sci. diss.]. Moscow, 2009.
3. *Prakticheskoe rukovodstvo Vsemirnoy organizatsii gastroenterologov. Tseliakiya* [Practical Guide of the World Organization of Gastroenterology. Celiac disease.]. J. Bai, E. Zeballos, M. Fried, G. R. Corazza. Available at: http://www.worldgastroenterology.org/assets/downloads/ru/pdf/guidelines/g_data13_ru.pdf (accessed 15.04.2016).
4. Rodina T. G. *Sensornyy analiz prodovol'stvennykh tovarov: Uchebnik dlya vuzov* [The sensory analysis of food products: University textbook]. Moscow, 2004. 206 p.

Поступила в редакцию 04.05.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 106–113 **Физико-химическая биология** **2016**

УДК 573.6; 57.084(571.56)

САРДАНА ВАСИЛЬЕВНА СИВЦЕВА
заведующий учебно-научной лабораторией «Молекулярно-генетические технологии» кафедры биологии Института естественных наук, Северо-Восточный федеральный университет имени М. К. Аммосова (Якутск, Российская Федерация)
sv.sivtseva@mail.ru

ЖАННА МИХАЙЛОВНА ОХЛОПКОВА
кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии Института естественных наук, Северо-Восточный федеральный университет имени М. К. Аммосова (Якутск, Российская Федерация)
biotechnologyYSU@rambler.ru

ФУНГИСТАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЭКСТРАКТОВ ИЗ НЕКОТОРЫХ ДИКОРАСТУЩИХ РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ

Впервые изучена фунгистатическая активность экстрактов из дикорастущих растений Якутии по воздействию на рост и развитие патогенных грибов рода *Aspergillus* методом Кирби-Бауэра с модификациями. Объектами исследования являлись *Dracocephalum palmatum* Stephan, *Pinus pumila* (Pall) Regel, *Artemisia jacutica* Drob, произрастающие на территории Северо-Восточной (63°27′30.6″ с. ш., 142°54′ 58.0″ в. д.), Центральной (60˚31′09.0″ с. ш., 131˚26′26.7″ в. д.) и Южной Якутии (59°28′09″ с. ш., 119°17′37″ в. д.). Сбор свежей надземной фитомассы объектов исследования производился с июня по август 2014 года в природных фитоценозах, камеральная обработка и транспортировка материала выполнены согласно ГОСТ 6077-80, 217669-84. Из высушенной фитомассы получили извлечения с помощью экстрагирования метанолом с последующим концентрированием на роторном испарителе «Eyela CA-111 2 cl» и сушкой на лиофилизаторе «ModulSpin». В качестве тест-культур для скрининга использованы следующие штаммы восьми видов рода *Aspergillus*: *Aspergillus oryzae* 1К, *Aspergillus niger* 2К, *Aspergillus fisheri* 3К, *Aspergillus terreus* 4К, *Aspergillus fumigatus* 5К, *Aspergillus ustus* 6К, *Aspergillus flavus* 7К, *Aspergillus nidulans* 8К. Скрининг показывает наличие фунгистатической активности у всех апробированных извлечений из фитомассы объектов исследования к использованным тест-культурам. Экстракты из хвои *Pinus pumila* Pall (Regel), произрастающего на территории Северо-Восточной Якутии, показали высокую фунгистатическую активность по отношению к росту и развитию *Aspergillus fisheri* (93 %) и *Aspergillus niger* (86 %). Экстракты из фитомассы *Artemisia jacutica* Drob., произрастающей на территории Южной Якутии, проявляют наибольшую фунгистатическую активность по отношению к росту и развитию *Aspergillus terreus* (90 %). Экстракты трех объектов исследования показали практически равную высокую фунгистатическую активность по отношению к росту и развитию *Aspergillus fumigatus* (80 ± 2 %). Результаты исследования способствуют обоснованию возможности применения полученных извлечений из дикорастущих растений, произрастающих на территории Центральной, Южной и Северо-Восточной Якутии, в качестве компонентов или самостоятельной единицы при разработке профилактического средства от заболеваний, вызываемых представителями рода *Aspergillus*.

Ключевые слова: Якутия, *Dracocephalum palmatum* Stephan, *Pinus pumila (*Pall) Regel, *Artemisia yacutica* Drob., метанольное экстрагирование, фунгистатическая активность, род *Aspergillus*

ВВЕДЕНИЕ

Изучение лекарственных растений флоры Якутии и их биохимические исследования тесно связаны с именем А. А. Макарова. Согласно народной медицине, к применению может быть рекомендовано более 300 видов лекарственных растений, произрастающих на территории Якутии [4]. С 2008 по 2015 год нами проводилось изучение антибактериальной активности эфирных масел, выделенных из дикорастущих растений Якутии [14], [15], [17]. По изучению практического применения таких биологически активных веществ (БАВ), как эфирные масла, в качестве регуляторов широкого спектра были предприняты попытки их использования в ароматерапии депрессивного состояния людей с алкогольной и наркотической зависимостью [13]. При изучении экстрактов растений были обнаружены антибактериальные и фунгистатические активности [16], возможно, связанные с содержанием определенных основных групп биоактивных веществ [30]. В связи с этим было необходимо расширить изучение различных биологических спектров действия экстрактов дикорастущих растений Яку-

© Сивцева С. В., Охлопкова Ж. М., 2016

тии. В частности, исследование было направлено на поиск фунгистатической активности экстрактов дикорастущих растений в отношении возбудителей внутрибольничных инфекций в связи с актуальностью поиска альтернативных средств с широким спектром антимикробного действия [8]. Этим объясняется внимание исследователей к лекарственным растениям, экстракты из которых не только обладают бактерицидной активностью, но и подавляют персистентный потенциал патогенов [6], [7], [8], [11], [18], [29].

К примеру, представители семейства *Lamiacae* L. содержат комплекс БАВ, обладающий разносторонней фармакологической активностью и малой токсичностью. Представители рода *Dracocephalum* L. широко применяются в народной медицине многих стран мира и включены в фармакопеи ряда европейских стран [12]. Эфирное масло *Dracocephalum moldavica* L. применяется в качестве противовоспалительного, болеутоляющего средства при конъюнктивитах и кератитах.

Известно, что эфирные масла хвойных растений оказывают противовоспалительное и бактерицидное действие, используются при заживлении ран и лечении гнойных поражений кожи [9].

Представители рода *Artemisia* L. издавна широко использовались человеком в различных сферах деятельности, особенно в народной медицине. Содержащиеся в *Artemisia* L. горечи и эфирные масла способствуют выведению кишечных паразитов, обладают антисептическими свойствами [12].

Известно, что летучие компоненты и спиртовые экстракты многих растений обладают выраженными антимикробными свойствами, которые можно эффективно использовать для ограничения развития патогенных культур [5].

Микозы широко распространены в современном мире. Среди микозов особую группу составляют патогенные плесневые грибы, вызывающие разнообразные поражения [25], [26], [31]. Ежегодно от инфекционной патологии в мире погибает более 17 млн человек. Среди микозов особое положение занимает аспергиллез, который является причиной инвазивных, сапрофитических или аллергических заболеваний [20]. Идентификация вида возбудителя аспергиллеза имеет клиническое значение в связи с их различной чувствительностью к антимикотикам [2].

Целью настоящей работы является изучение фунгистатической активности извлечений, полученных с помощью метанольного экстрагирования из надземной фитомассы дикорастущих растений, произрастающих на территории Центральной, Южной и Северо-Восточной Якутии, по воздействию на рост и развитие патогенных грибов рода *Aspergillus*.

Задачи исследования:

1. Получение извлечений из надземной фитомассы *Dracocephalum palmatum* Stephan, *Pinus pumila* (Pall) Regel и *Artemisia yacutica* Drob. с помощью метанольного экстрагирования;

2. Скрининг фунгистатической активности растительных извлечений по воздействию на рост и развитие соответствующих штаммов видов рода *Aspergillus*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор объектов исследования. Материалами исследования являются извлечения из высушенной фитомассы *Dracocephalum palmatum* Stephan, *Pinus pumila (*Pall) Regel и *Artemisia yacutica* Drob. (которые широко представлены во флоре Центральной, Южной и Северо-Восточной Якутии), полученные метанольным экстрагированием. Свежая фитомасса объектов исследования собрана в таких растительных сообществах, как разнотравно-злаковый и разнотравно-тимьяновый луг, бруснично-кедрово-стланиковый и багульниколиственнично-кедрово-стланиковый лес, чозениево-кедрово-стланиковый и бруснично-кедрово-сталиково-лиственничный лес, в течение периода плодоношения с июня по август 2014 года на территории Центральной, Южной и Северо-Восточной Якутии в соответствии с ГОСТ 6077-80 и 217669-84. Фитомасса камерально обработана, очищена от сопутствующей травы и почвенных комков, высушена открытым способом в хорошо вентилируемом помещении. Для транспортировки фитомасса укладывается в мешки из светлого тонкого полотна, развешивается под навесом в проветриваемом месте до транспортировки. Во время транспортировки (от места сбора до места обработки и выделения экстрактов) мешки укладываются в коробки из картонного материала с предварительной подготовкой тары следующим образом. На картонных коробках проделываются круговые отверстия диаметром 3 см на расстоянии 10 см друг от друга. При данной упаковке во время транспортировки не происходит выпревания свежеубранного или полувысушенного сырья. После доставки до лаборатории собранная фитомасса распаковывается из коробок и в разрыхленном виде размещается на горизонтальной поверхности для высушивания. Высушенная фитомасса подвергается измельчению с помощью ступки с пестиком и пропускается через сито диаметром 1 мм, хранится в маркированных пакетах из крафта в холодильных условиях.

В качестве тест-культур были отобраны соответствующие штаммы восьми видов рода *Aspergillus*: *Aspergillus oryzae* 1К, *Aspergillus niger* 2К, *Aspergillus fisheri* 3К, *Aspergillus terreus* 4К, *Aspergillus fumigatus* 5К, *Aspergillus ustus* 6К, *Aspergillus flavus* 7К, *Aspergillus nidulans* 8К.

Получение экстрактов растений. Брали навеску высушенной измельченной надземной фитомассы объектов исследования в 17 г и добавляли по 1500 мл метанола. Экстрагирование проводили в течение 24–48 часов при периоди-

ческом перемешивании. По истечении времени экстракты фильтровали через антибактериальный бумажный фильтр в колбу роторного испарителя. Концентрирование экстрактов проводили с помощью роторного испарителя «Eyela CA-111 2 cl» (по Государственной фармакопее, 1989, с модификациями) в течение 3–4 часов. Сушку концентрированных экстрактов проводили на лиофилизаторе «ModulSpin» в течение 3–4 часов. Таким образом, для скрининга брали извлечения из объектов исследования, полученные после концентрирования и сушки метанольных экстрактов.

Скрининг фунгистатической активности. При изучении фунгистатической активности экстрактов растений использовали метод культивирования микроорганизмов на среде в чашках Петри, посев газоном и метод Кирби-Бауэра с модификациями [21].

Аппликация дисков. Диски стандартных размеров (диаметром по 6,35 мм, из фильтровальной бумаги) с заданным объемом экстракта (по 0,5 мкл) размещали на поверхности агаризованной среды, выдерживая расстояние 15 мм от края чашки Петри и не менее 30 мм между самими дисками.

На агаризованную среду засевают исследуемую тест-культуру, затем сверху посева раскладывают диски, пропитанные соответствующими экстрактами растений и предварительно высушенные в стерильных условиях.

Результаты скрининга фиксировали после инкубирования в течение 3–4 суток в условиях термостата при температуре +37 °С. Степень чувствительности испытуемых тест-культур к экстрактам растений определяли по ширине зоны задержки роста (в мм). Контролем служили тест-культуры, не обработанные экстрактами.

Скрининг фунгистатической активности проводили в шести повторностях. Статистическую обработку результатов и достоверность полученных данных определяли с помощью программы Microsoft Office Exsel и критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Активность экстрактов во многом обусловлена наличием в них определенных химических веществ. Эти действующие БАВ имеют разнообразный состав и относятся к различным классам химических соединений (флавоноиды, гликозиды, сапонины, витамины, фитогормоны и т. д.) [22]. Наличие определенных биологически активных групп соединений обуславливает противомикробные, фунгицидные, антиоксидантные и другие свойства растительных экстрактов [23].

По мнению многих авторов, растения рода и эфирные масла представителей рода *Artemisia* L. и *Dracocephalum* L. обладают антибактериальной, фунгицидной, антиоксидантной активностью [10], [27].

Растения из семейства *Lamiacae* L. имеют фунгистатическую активность против роста и развития *Aspergillus candidus*, *Aspergillus niger*, *Penicillium sp* и *Fusarium culmorum* [19]. Метанольные экстракты, полученные из растений семейства *Lamiacae* L., имеют антибактериальную активность против роста и развития *Escherichia coli* и *Staphylococcus aureus* [28].

Летучие вещества хвойных деревьев рода *Pinus* L. обладают антибактериальной и антифунгальной активностью и широко используются как БАВ [24].

Эфирные масла *Artemisia vulgaris* и *Artemisia sieversiana* обладают противогрибковой активностью [3].

Проведенный нами скрининг фунгистатической активности растительных извлечений, полученных метанольным экстрагированием, показывает следующие результаты (таблица).

Исходя из данных, отображенных в таблице, видим, что диффузия экстрактов в питательную среду приводит к формированию зоны подавления роста микроорганизмов вокруг дисков. Так, экстракт из *Dracocephalum palmatum* Stephan (рис. 1) подавляет рост и развитие *Aspergillus terreus* 4К на 83 %, *Aspergillus fumigatus* 5К – на 78 %, *Aspergillus fisheri* 3К – на 62 %, *Aspergillus niger* 2К – на 42,4 %, *Aspergillus ustus* 7К – на 53,4 %, *Aspergillus flavus* 6 К – на 40 %, *Aspergillus oryzae* 1К – на 18,8 %, *Aspergillus nidulans* 8К – на 16 %.

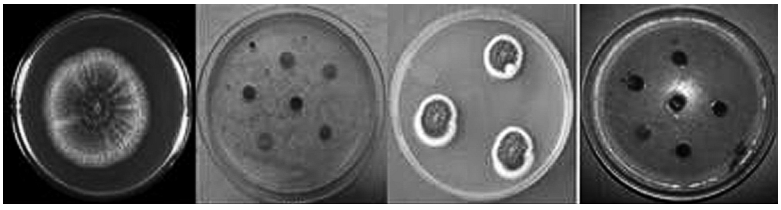
Экстракт из *Pinus pumila* (Pall) Regel (рис. 2) подавляет рост и развитие *Aspergillus fisheri* 3К на 93 %, *Aspergillus ustus* 7К – на 86,6 %, *Aspergillus niger* 2К – на 86 %, *Aspergillus fumigatus* 5К – на 83 %, *Aspergillus terreus* 4К – на 81,2 %, *Aspergillus flavus* 6 К – на 33,2 %, *Aspergillus nidulans* 8К – на 30,6 %, *Aspergillus oryzae* 1К – на 24,6 %.

Экстракт из листьев (рис. 3) и стеблей *Artemisia yacutica* Drob. (Центральная Якутия) подавляет рост и развитие *Aspergillus fisheri* 3К – на 92 % и 40 %, *Aspergillus fumigatus* 5К – на 80 % и 91 %, *Aspergillus niger* 2К – на 79,02 % и 60,2 %, *Aspergillus flavus* 6 К – на 38,6 % и 14,6 %, *Aspergillus ustus* 7К – на 33,2 % и 17,2 %, *Aspergillus oryzae* 1К – на 20,2 % и 24 %, *Aspergillus terreus* 4К – на 20 % и 80 %, *Aspergillus nidulans* 8К – на 2 % и 6,6 % соответственно.

Экстракт из надземной фитомассы *Artemisia yacutica* Drob. (Южная Якутия) (рис. 4) подавляет рост и развитие *Aspergillus terreus* 4К – на 90 %, *Aspergillus oryzae* 1К – на 53,4 %, *Aspergillus niger* 2К – на 51,4 %, *Aspergillus fumigatus* 5К – на 44,6 %, *Aspergillus fisheri* 3К – на 31,2 %, *Aspergillus oryzae* 1К и *Aspergillus nidulans* 8К – на 13,2 %.

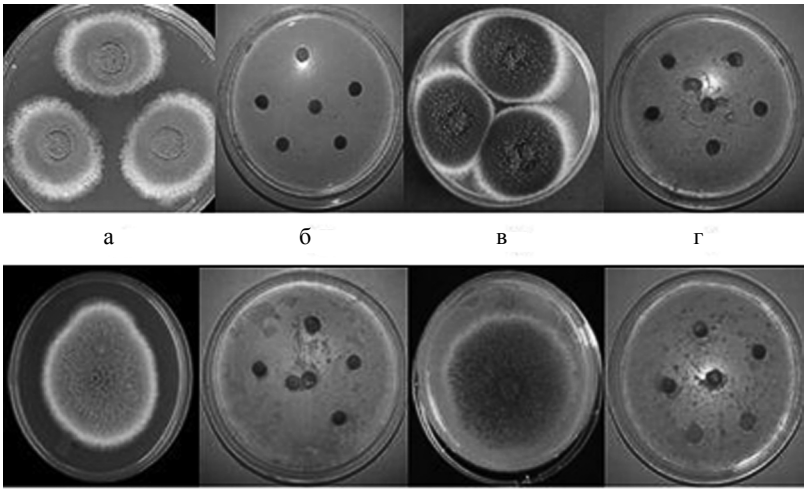
Оценка фунгистатической активности извлечений из фитомассы дикорастущих растений Якутии (1 : 10)

Тест-культура	Зона подавления роста и развития (мм)				
	Dracocephalum palmatum Stephan (Северо-Восточная Якутия)	*Pinus pumila (*Pall) Regel (Северо-Восточная Якутия)	*Artemisia yacutica* Drob.		
			из листьев (Центральная Якутия)	из стеблей (Центральная Якутия)	из фитомассы (Южная Якутия)
Aspergillus oryzae 1К	0,94 ± 0,2	1,23 ± 0,1	1,01 ± 0,1	1,2 ± 0,1	2,67 ± 0,4
Aspergillus niger 2К	2,12 ± 0,6	7,34 ± 0,2	4,72 ± 0,2	3,01 ± 0,1	2,57 ± 0,4
Aspergillus fisheri 3К	2,66 ± 0,2	15,33 ± 0,6	12 ± 0,5	2 ± 0,1	1,56 ± 0,1
Aspergillus terreus 4К	6 ± 0,1	4,06 ± 0,2	1 ± 0,1	5 ± 0,1	10 ± 0,4
Aspergillus fumigatus 5К	4,66 ± 0,1	6 ± 0,2	3,66 ± 0,1	5 ± 0,1	2,23 ± 0,2
Aspergillus ustus 6К	2,67 ± 0,1	4,33 ± 0,1	1,66 ± 0,1	0,86 ± 0,1	0,66 ± 0,3
Aspergillus flavus 7К	2 ± 0,4	1,66 ± 0,1	1,93 ± 0,1	0,73 ± 0,1	0,4 ± 0,1
Aspergillus nidulans 8К	0,8 ± 0,1	1,53 ± 0,1	0,06 ± 0,1	0,33 ± 0,1	0,66 ± 0,1
Контроль роста и развития колоний в мм (без добавления дисков с экстрактами)					
Aspergillus oryzae 1К	10				
Aspergillus niger 2К	21				
Aspergillus fisheri 3К	30				
Aspergillus terreus 4К	20				
Aspergillus fumigatus 5К	20				
Aspergillus ustus 6К	10				
Aspergillus flavus 7К	23				
Aspergillus nidulans 8К	25				



а б в г

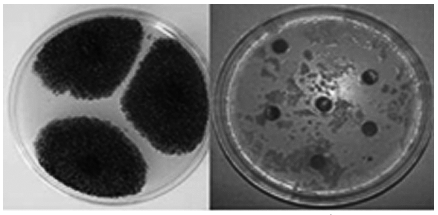
Рис. 1. Рост и развитие тест-культур при воздействии экстрактом из *Dracocephalum palmatum* Stephan (Северо-Восточная Якутия):
а) контроль *Aspergillus flavus* 6 К; б) при воздействии экстрактом на рост и развитие *Aspergillus flavus* 6 К; в) контроль *Aspergillus ustus* 7К; г) при воздействии экстрактом на рост и развитие *Aspergillus ustus* 7К



а б в г

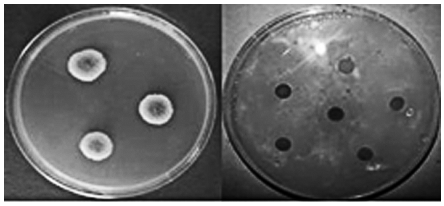
д е ж з

Рис. 2. Рост и развитие тест-культур при воздействии экстрактом из *Pinus pumila* (Pall) Regel (Северо-Восточная Якутия):
а) контроль *Aspergillus terreus* 4К; б) при воздействии экстрактом на рост и развитие *Aspergillus terreus* 4К; в) контроль *Aspergillus fumigatus* 5К; г) при воздействии экстрактом на рост и развитие *Aspergillus fumigatus* 5К; д) контроль *Aspergillus fisheri* 3К; е) при воздействии экстрактом на рост и развитие *Aspergillus fisheri* 3К; ж) контроль *Aspergillus nidulans* 8К; з) при воздействии экстрактом на рост и развитие *Aspergillus nidulans* 8К



а б

Рис. 3. Рост и развитие тест-культур Drob. при воздействии экстрактом из листьев *Artemisia yacutica* (Центральная Якутия): а) контроль *Aspergillus niger* 2К; б) при воздействии экстрактом на рост и развитие *Aspergillus niger* 2К



а б

Рис. 4. Рост и развитие тест-культур при воздействии экстрактом из фитомассы *Artemisia yacutica* Drob. (Южная Якутия): а) контроль *Aspergillus oryzae* 1К; б) при воздействии экстрактом на рост и развитие *Aspergillus oryzae* 1К

Высокая фунгистатическая активность экстрактов может быть связана с эфирными маслами и основными группами БАВ, так как после концентрирования и сушки полученных экстрактов на лиофилизаторе экстрагирующее вещество метанол полностью испаряется.

Трудности лечения и профилактики инфекционных заболеваний обусловлены разнообразием биологических форм возбудителей, постоянным возникновением мультирезистентных форм, появлением новых видов опасных патогенов, которые определяют актуальность исследований и разработок новых высокоэффективных лекарственных средств для профилактики, контроля и лечения фунгицидных инфекций на основе растительного сырья [1].

В целом выполненная работа показывает наличие высокой фунгистатической активности у извлеченных растительных экстрактов в отношении к росту и развитию соответствующих штаммов восьми видов рода *Aspergillus* в следующем убывающем порядке: *Pinus pumila* (Pall) Regel – *Artemisia yacutica* Drob. – *Dracocephalum palmatum* Stephan.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Скрининг извлечений из высушенной надземной фитомассы дикорастущих растений Якутии, полученных с помощью метанольного экстрагирования, показывает наличие высокой фунгистатической активности по отношению к использованным тест-культурам рода *Aspergillus*.

Фунгистатическую активность экстрактов из хвои *Pinus pumila* Pall (Regel), произрастающей на территории Северо-Восточной Якутии, можно представить в следующем порядке (убывания): *Aspergillus fisheri* 3К (93 %) – *Aspergillus niger* 2К (86 %) – *Aspergillus fumigatus* 5К (83 %). Статистическая достоверность по *Aspergillus fisheri* 3К составляет ±0,1658, по *Aspergillus niger* 2К ±0,055, по *Aspergillus fumigatus* 5К ±0,068.

Фунгистатическую активность экстрактов из фитомассы *Artemisia jacutica* Drob., произрастающей на территории Центральной и Южной Якутии, можно представить в следующем порядке (убывания): *Aspergillus fisheri* 3К (92 %) – *Aspergillus fumigatus* 5К (91 %) – *Aspergillus terreus* 4К (90 %). Статистическая достоверность по *Aspergillus fisheri* 3К составляет ±0,085, по *Aspergillus fumigatus* 5К ±0,055, по *Aspergillus terreus* 4К ±0,204.

Фунгистатическую активность экстрактов из фитомассы *Dracocephalum palmatum* Stephan., произрастающей на территории Северо-Восточной Якутии, можно представить в следующем порядке (убывания): *Aspergillus terreus* 4К (83 %) – *Aspergillus fumigatus* 5К (78 %) – *Aspergillus fisheri* 3К (62 %). Статистическая достоверность по *Aspergillus terreus* 4К составляет ±0,034, по *Aspergillus fumigatus* 5К ±0,0438, по *Aspergillus fisheri* 3К ±0,1533.

Результаты исследования способствуют обоснованию возможности применения полученных извлечений из дикорастущих растений, произрастающих на территории Центральной, Южной и Северо-Восточной Якутии, в качестве компонентов или самостоятельной единицы при разработке профилактического средства от заболеваний, вызываемых представителями рода *Aspergillus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность за консультацию профессору кафедры микологии и альгологии МГУ им. М. В. Ломоносова, доктору биологических наук Ю. Т. Дьякову; за консультацию и предоставление музейных штаммов видов рода *Aspergillus* – профессору, заведующему кафедрой микологии и альгологии МГУ им. М. В. Ломоносова, доктору биологических наук А. В. Куракову; за техническую и методическую помощь – аспирантам кафедры микологии и альгологии А. Лысенко и А. Хуснулиной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акулич И. И., Лопатин А. С. Грибковые заболевания глотки // Лечащий врач. 2003. № 8. С. 17.
2. Аравийский Р. А., Климко Н. Н., Васильева Н. В. Диагностика микозов. СПб.: МАПО, 2004. 186 с.
3. Атажанова Г. А. Перспективы использования в медицинской практике эфирных масел растений флоры Казахстана // Химия и применение природных и синтетических биологически активных соединений. Алмата, 2004. С. 230–235.

4. Атлас лекарственных растений: В 2 т. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. Т. 2: Лекарственные растения, используемые в народной медицине. 224 с.
5. Бадалян С. М., Топчян А. В. Исследование природных противогрибковых средств растительного происхождения // Успехи медицинской микологии. Т. 1. Гл. 3. М., 2003. С. 88–90.
6. Буданцев А. Л., Лесновская Е. Е. Дикорастущие полезные растения России. СПб., 2001. 663 с.
7. Бухарин О. В., Челпаченко О. Е., Усвяцов Б. Я. Влияние лекарственных растений на антилизоцимную активность микроорганизмов // Антибиотики и химиотерапия. 2003. Т. 5. С. 11–14.
8. Водолазова С. В., Мяделец М. А., Карпова М. Р. Антимикробная активность эфирных масел и водных извлечений из лекарственных растений Хакассии // Сибирский медицинский журнал. 2011. Т. 26. № 2. С. 54–58.
9. Ефремов Е. А., Ефремов А. А. Компонентный состав эфирного масла октябрьской лапки пихты сибирской Красноярского края // Химия растительного сырья. 2010. Т. 3. С. 121–124.
10. Калинкина Г. И., Березовская Т. П., Дмитрук С. Е., Сальникова Е. Н. Перспективы использования в медицинской практике эфиро-масличных растений флоры Сибири // Химия растительного сырья. 2000. № 3. С. 5–12.
11. Мишарина Т. А., Теренина М. Б., Крикунова Н. И. Антиоксидантные свойства эфирных масел // Прикладная биохимия и микробиология. 2009. Т. 45. № 6. С. 710–716.
12. Никитина А. С. Фармакогностическое изучение змееголовника молдавского и иссопа лекарственного с целью обоснования применения в фармации и медицине: Дис. ... канд. фарм. наук. Пятигорск, 2008. 210 с.
13. Поскачина Е. Р., Строева Т. Ю., Рязанский В. Д., Охлопкова Ж. М. Ритмическая магнитная стимуляция и метод ароматерапии при депрессивных состояниях населения Якутии с алкогольной и наркотической зависимостью // Студент и научно-технический прогресс: Материалы XLVII Междунар. науч. студ. конф. Новосибирск, 2009. С. 30–31.
14. Сивцева С. В. Изучение дикорастущих видов растений Северо-Востока Якутии как продуцентов биологически активных веществ // «ЭРЭЛ – 2009», посвященный 60-летию Якутского научного центра СО РАН и Году молодежи в России. Якутск, 2009. С. 198–200.
15. Сивцева С. В. Скрининг эфирных масел дикорастущих видов растений Северо-Востока Якутии на бактерицидность // Результаты исследований грантов Президента РС(Я) и госстипендий РС(Я) за 2010 год. Якутск: ООО «Изд-во Сфера», 2011. С. 25–26.
16. Сивцева С. В. Антибактериальная активность кедрового стланика Северо-Востока Якутии // Физиология растений – теоретическая основа инновационных агро- и фитобиотехнологий: Междунар. науч. конф. и школа молодых ученых. Калининград, 2014. Ч. 1. С. 330–332.
17. Сивцева С. В., Охлопкова Ж. М., Васильева И. В., Ядрихинская В. К. Разработка биологически активных веществ из растений Якутии с антибактериальной активностью // Экология. Природные ресурсы. Рациональное природопользование: Сб. материалов симпозиума: Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 3. Прил. 1. Ч. 2. С. 174–176.
18. Струкова Е. Г. Воздействие эфирных масел сибирского региона на условно-патогенные микроорганизмы // Химия растительного сырья. 2009. № 4. С. 79–82.
19. Ana Magro, Manuela Carolino, Margarida Bastos, António Mexia. Efficacy of plant extracts against stored products fungi. Available at: www.mendeley.com/catalog/efficacy-plant-extracts-against-stored-products-fungi. 2006. P. 176–178.
20. Barnes P. D., Marr R. A. Aspergillosis: spectrum of disease, diagnosis, and treatment // Infect Dis Clin Nort America. 2006. Vol. 20. P. 545–561.
21. Bauer A. W., Kirby W. M., Sherris J. S., Turk M. Antibiotics susceptibility testing by a standardized single disk method // American Journal Pathology. 1986. Vol. 45. P. 493–496.
22. Carratu B., Sanzini E. Sostanze biologicamente attive presenti negli alimenti di origine vegetali // Ann Ist Super Sanità. 2005. № 41 (1). P. 7–16.
23. Egorov M. A. Antioxidant action of biologically active substance of brassinosteroids class – phytohormone epibrassinolide // Biotechnology in Medicine, Foodstuffs, Biocatalysis, Environment and Biogeotechnology. New-York: Science Nova Publishers, 2011. P. 23–31.
24. Krauze-Baranowska M., Mardarowicz M., Wiwart M. Antifungal activity of the essential oils from some species of the genus Pinus // Zeitschrift für Naturforschung Journal. 2002. Vol. 57. P. 478–482.
25. Kurup V. P., Shen H. D., Vijay H. Immunobiology of fungal allergens // International Archives Allergy Immunol. 2002. Vol. 129. P. 181–188.
26. Lee S. K., Kim S. S., Nahm D. H., Park H. S., Oh Y. J., Park K. J., Kim S. O., Kim S. J. Hypersensitivity pneumonitis caused by Fusarium napiforme in a home environment // Allergy. 2000. Vol. 55. Issue 12. P. 1190–1193.
27. Mahboubi M., Farzin N. Antimicrobial activity of Artemisia sieberi essential oil from central Iran // Iranian Journal of Microbiology. 2009. Vol. 1. № 2. P. 43–48.
28. Nabyla K. K., Lila B. M., Khodir M. Phytochemical screening of antioxidant and antibacterial activities of methanolic extracts of some Lamiaceae. Available at: www.mendeley.com/research/phytochemical-screening-antioxidant-antibacterial-activities-methanolic-extracts-some-lamiaceae. 2014. P. 41–48.
29. O'Toole G. A., Kaplan A. H., Kotler R. Biofilm formatior. As microbial development // Ann Rev Microbial. 2000. № 4. P. 49–76.
30. Sivtseva S. V., Okhlopkova Z. M. Phytochemical analysis of extracts of wild plants growing in Yakutia for the content of basic groups of BAS // Der Pharma Chemica. 2015. № 11. P. 334–343.
31. Zureik M., Neukirch C., Leynaert B., Liard R., Bousquet J., Neukirch F. Sensitisation to airborne moulds and severity of asthma: cross sectional study from European Community respiratory health survey // British Medical Journal. 2002. Vol. 325 (7361). P. 411–414.

Sivtseva S. V., North-Eastern Federal University (Yakutsk, Russian Federation)
Okhlopkova Zh. M., North-Eastern Federal University (Yakutsk, Russian Federation)

THE FUNGISTATIC ACTIVITY OF YAKUTIAN WILD PLANT EXTRACTS

The fungistatic activity effect of extracts from the wild plants of Yakutia on the growth and development of the fungal pathogens of genus *Aspergillus* was studied by the method of Kirby-Bauer with some modifications. The objects of this study were *Dracocephalum palmatum* Stephan, *Pinus pumila (*Pall) Regel, *Artemisia jacutica* Drob., which grow in North-Eastern, Central, and South Yakutia. The fresh overground phytomass of these plants was collected in June-August, 2014 from natural phytocenosis; processing and transporting of the collected material were done according to the standards. The extracts were obtained from dried-up phytomass by means of infusion in the methanol with the subsequent concentrating using the rotor evaporator "Eyela CA-111 2 cl" and dried in lyophilizer "ModulSpin". Eight strains of the *Aspergillus* genus: *Aspergillus oryzae* 1K, *Aspergillus niger* 2K, *Aspergillus fisheri* 3K, *Aspergillus terreus* 4K, *Aspergillus fumigatus* 5K, *Aspergillus ustus* 6K, *Aspergillus flavus* 7K, *Aspergillus nidulans* 8K were used as test-cultures to screen the extracts for fungistatic activity The results of screening show the presence of fungistatic activity for all extracts from the phytomass of these plants. The extracts from conifer of *Pinus pumila* Pall (Regel) growing on the territory of North-Eastern Yakutia showed the most fungistatic activity for growth and development of *Aspergillus fisheri* (93 %) and *Aspergillus niger* (86 %). Thus, the extracts from the phytomass of *Artemisia jacutica* Drob. growing on the territory of South Yakutia, showed the greatest fungistatic activity for growth and development of *Aspergillus terreus* (90 %). Thus, the extracts of all three plants showed almost equal high fungistatic activity for growth and development of *Aspergillus fumigatus* (80 ± 2 %). Our results indicate the possibility of application of the extracts from the wild plants growing on the territory of Yakutia as components or as an independent unit for preventive treatment of the diseases caused by representatives of *Aspergillus* genus.

Key words: Yakutia, *Dracocephalum palmatum* Stephan, *Pinus pumila* (Pall) Regel, *Artemisia jacutica* Drob, methanol extraction, fungistatic activity, *Aspergillus*

REFERENCES

1. A k u l i c h I. I., L o p a t i n A. S. Fungous diseases of a throat [Gribkovye zabolevaniya glotki]. *Lechashchiy vrach*. 2003. № 8. P. 17.
2. A r a v i y s k i y R. A., K l i m k o N. N., V a s i l ' e v a N. V. *Diagnostika mikozov* [Diagnosis of mycoses]. St. Petersburg, MAPO Publ., 2004. 186 p.
3. A t a z h a n o v a G. A. Usage perspectives of essential oils from plants of Kazakhstan flora in medicine [Perspektivy ispol' zovaniya v meditsinskoy praktike efirnykh masel rasteniy flory Kazakhstana]. *Khimiya i primenenie prirodnykh i sinteticheskikh biologicheski aktivnykh soedineniy.* Almaty, 2004. P. 230–235.
4. *Atlas lekarstvennykh rasteniy: V 2 t. T. 2: Lekarstvennye rasteniya*, *ispol'zuemye v narodnoy meditsine* [Atlas of herbs: In 2 t. Vol. 2: The herbs used in traditional medicine]. Yakutsk, 2005. 224 p.
5. B a d a l y a n S. M., T o p c h y a n A. V. Research of natural plant antimycotic agents [Issledovanie prirodnykh protivogribkovykh sredstv rastitel'nogo proiskhozhdeniya]. *Uspekhi meditsinskoy mikologii*. Vol. 1. Chapter 3. Moscow, 2003. P. 88–90.
6. B u d a n t s e v A. L., L e s n o v s k a y a E. E. *Dikorastushchie poleznye rasteniya Rossii* [Wild-growing useful plants of Russia]. St. Petersburg, 2001. 663 p.
7. B y k h a r i n O. V., C h e l p a c h e n k o O. E., Y s v y a t s o v B. Ya . Influence of herbs on antilizotsimny activity of microorganisms [Vliyanie lekarstvennykh rasteniy na antilizotsimnuyu aktivnost' mikroorganizmov]. *Antibiotiki i khimioterapiya*. 2003. Vol. 5. P. 11–14.
8. V o d o l a z o v a S. V., M y a d e l e t s M. A., K a r p o v a M. R. Antimicrobial activity of essential oils and water extractions from herbs of Khakassia [Antimikrobnaya aktivnost' efirnykh masel i vodnykh izvlecheniy iz lekarstvennykh rasteniy Khakassii]. *Sibirskiy meditsinskiy zhurnal* [Siberian medical journal]. 2011. Vol. 26. № 2. P. 54–58.
9. E f r e m o v E. A., E f r e m o v A. A. Component composition of essential oil from October needle-bearing twigs of a Siberian fir of Krasnoyarsk Krai [Komponentnyy sostav efirnogo masla oktyabr'skoy lapki pikhty sibirskoy Krasnoyarskogo kraya]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2010. Vol. 3. P. 121–124.
10. K a l i n k i n a G. I., B e r e z o v s k a y a T. P., D m i t r u k S. E., S a l ' n i k o v a E. N. Usage perspectives of essential oil plants of Siberian flora in medicine. [Perspektivy ispol'zovaniya v meditsinskoy praktike efiro-maslichnykh rasteniy flory Sibiri]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2000. № 3. P. 5–12.
11. M i s h a r i n a T. A., T e r e n i n a M. B., K r i k u n o v a N. I. Antioxidant properties of essential oils [Antioksidantnye svoystva efirnykh masel]. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya.* 2009. Vol. 45. № 6. P. 710–716.
12. N i k i t i n a A. S. *Farmakognosticheskoe izuchenie zmeegolovnika moldavskogo i issopa lekarstvennogo s tsel'yu obosnovaniya primeneniya v farmatsii i meditsine*: *Dis. ... kand. farm. nauk* [Pharmacognostic study of Moldavian dragonhead and common hyssop for application in pharmacy and medicine: Dis. ... farm. sciences]. Pyatigorsk, 2008. 210 p.
13. P o s k a c h i n a E. R., S t r o e v a T. Yu., R y a z a n s k i y V. D., O k h l o p k o v a Zh . M. Usage of rhythmic magnetic stimulation and aromatherapy in depressions of Yakutia population with alcoholic and drug addiction [Ritmicheskaya magnitnaya stimulyatsiya i metod aromaterapii pri depressivnykh sostoyaniyakh naseleniya Yakutii s alkogol'noy i narkoticheskoy zavisimost'yu]. *Student i nauchno-tekhnicheskiy progress: Materialy XLVII Mezhdunar. nauch. stud. konf.* Novosibirsk, 2009. P. 30–31.
14. S i v t s e v a S. V. Studying of wild-growing species of Yakutia Northeastern plants as producers of biologically active agents [Izuchenie dikorastushchikh vidov rasteniy Severo-Vostoka Yakutii kak produtsentov biologicheski aktivnykh veshchestv]. "*EREL – 2009*". Yakutsk, 2009. P. 198–200.
15. S i v t s e v a S. V. Screening of essential oils of wild-growing species of Yakutia Northeastern plants for bactericidal action [Skrining efirnykh masel dikorastushchikh vidov rasteniy Severo-Vostoka Yakutii na bakteritsidnost']. *Rezul'taty issledovaniy grantov Prezidenta RS(Ya) i gosstipendii RS(Ya) za 2010 god.* Yakutsk, 2011. P. 25–26.

16. Sivtseva S. V. Antibacterial activity of Pinus pumila of the Northeast of Yakutia [Antibakterial'naya aktivnost' kedrovogo stlanika Severo-Vostoka Yakutii]. *Fiziologiya rasteniy – teoreticheskaya osnova innovatsionnykh agro- i fitotekhnologiy: Mezhdunar. nauch. konf. i shkola molodykh uchenykh*. Kaliningrad, 2014. Part 1. P. 330–332.
17. Sivtseva S. V., Okhlopkova Zh. M., Vasil'eva I. V., Yadrikhinskaya V. K. Development of biologically active agents from plants of Yakutia with antibacterial activity [Razrabotka biologicheski aktivnykh veshchestv iz rasteniy Yakutii s antibakterial'noy aktivnost'yu]. *Ekologiya. Prirodnye resursy. Ratsional'noe prirodopol'zovanie*: *Buylleten' MOIP. Otdel biol*. 2009. Vol. 114. Issue 3. Annex 1. Part 2. P. 174–176.
18. Strukova E. G. Impact of essential oils of the Siberian region on opportunistic microorganisms [Vozdeystvie efirnykh masel sibirskogo regiona na uslovno-patogennye mikroorganizmy]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2009. № 4. P. 79–82.
19. Ana Magro, Manuela Carolino, Margarida Bastos, António Mexia. Efficacy of plant extracts against stored products fungi. Available at: www.mendeley.com/catalog/efficacy-plant-extracts-against-stored-products-fungi. 2006. P. 176–178.
20. Barnes P. D., Marr R. A. Aspergillosis: spectrum of disease, diagnosis, and treatment // Infect Dis Clin Nort America. 2006. Vol. 20. P. 545–561.
21. Bauer A. W., Kirby W. M., Sherris J. S., Turk M. Antibiotics susceptibility testing by a standardized single disk method // American Journal Pathology. 1986. Vol. 45. P. 493–496.
22. Carratu B., Sanzini E. Sostanze biologicamente attive presenti negli alimenti di origine vegetali // Ann Ist Super Sanità. 2005. № 41 (1). P. 7–16.
23. Egorov M. A. Antioxidant action of biologically active substance of brassinosteroids class – phytohormone epibrassinolide // Biotechnology in Medicine, Foodstuffs, Biocatalysis, Environment and Biogeotechnology. New-York: Science Nova Publishers, 2011. P. 23–31.
24. Krauze-Baranowska M., Mardarowicz M., Wiwart M. Antifungal activity of the essential oils from some species of the genus Pinus // Zeitschrift für Naturforschung Journal. 2002. Vol. 57. P. 478–482.
25. Kurup V. P., Shen H. D., Vijay H. Immunobiology of fungal allergens // International Archives Allergy Immunol. 2002. Vol. 129. P. 181–188.
26. Lee S. K., Kim S. S., Nahm D. H., Park H. S., Oh Y. J., Park K. J., Kim S. O., Kim S. J. Hypersensitivity pneumonitis caused by Fusarium napiforme in a home environment // Allergy. 2000. Vol. 55. Issue 12. P. 1190–1193.
27. Mahboubi M., Farzin N. Antimicrobial activity of Artemisia sieberi essential oil from central Iran // Iranian Journal of Microbiology. 2009. Vol. 1. № 2. P. 43–48.
28. Nabyla K. K., Lila B. M., Khodir M. Phytochemical screening of antioxidant and antibacterial activities of methanolic extracts of some Lamiaceae. Available at: www.mendeley.com/research/phytochemical-screening-antioxidant-antibacterial-activities-methanolic-extracts-some-lamiaceae. 2014. P. 41–48.
29. O'Toole G. A., Kaplan A. H., Kotler R. Biofilm formatior. As microbial development // Ann Rev Microbial. 2000. № 4. P. 49–76.
30. Sivtseva S. V., Okhlopkova Z. M. Phytochemical analysis of extracts of wild plants growing in Yakutia for the content of basic groups of BAS // Der Pharma Chemica. 2015. № 11. P. 334–343.
31. Zureik M., Neukirch C., Leynaert B., Liard R., Bousquet J., Neukirch F. Sensitisation to airborne moulds and severity of asthma: cross sectional study from European Community respiratory health survey // British Medical Journal. 2002. Vol. 325 (7361). P. 411–414.

Поступила в редакцию 27.01.2016

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 (159). С. 114–117 **Дискуссии** **2016**

УДК 572.026+17.023.33

СТАНИСЛАВ ОЛЕГОВИЧ ГАПАНОВИЧ
аспирант кафедры философии человека, Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, младший научный сотрудник лаборатории сравнительной нейрофизиологии, Институт эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова РАН (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
stanislavgapanovich@gmail.com

К ВОПРОСУ О БИОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТАХ ПРОБЛЕМАТИКИ ПОЛА

Недооценка биологических основ поведения человека, биологической составляющей человеческой сущности приводит к выбору опасного направления развития ряда научно-технических программ. Актуальность темы обусловлена попытками распространения в обществе идей отрицания человеческого пола как изжившего себя феномена. Междисциплинарный подход позволяет рассмотреть причины возникновения подобных идей и показать их научную необоснованность. Биосоциальная природа человека требует изучения и лучшего понимания, но не должна становиться полем бездумного экспериментирования.

Ключевые слова: трансгуманизм, биосоциальная сущность человека, эволюция человека

Человек – биосоциальное существо, а потому без учета особенностей естественно-природной детерминации его поведения едва ли возможна правильная оценка состояния и тенденций развития современной культуры. Согласно Ч. Дарвину и последующей эволюционной традиции, становление человека в антропосоциогенезе определялось действием селективных факторов, и прежде всего полового отбора. Существует обширный эмпирический материал, свидетельствующий о том, что эволюционные изменения на основе полового отбора свойственны и современным человеческим популяциям [8]. И это понятно, если учесть, что стратегии их воспроизводства находятся в прямой зависимости от направлений развития форм полового поведения. Тем не менее последние десятилетия XX века и начало XXI столетия знаменуются оформлением и ростом влияния концепций и проистекающих из них практик, основывающихся на идеях отрицания не только важной роли, но и реальности полового диморфизма в структуре человеческих популяций.

Само понятие пола нередко истолковывается как продукт экстраполяции на органическую жизнь отношений власти и подавления, закрепленных социальными «изобретениями» гендерных различий. В свою очередь, проистекающие отсюда убеждения о биологической неопределенности пола широко используются в целях доказательства «естественности» нетрадиционных сексуальных ориентаций, справедливости (оправданности) выражающих их идеологий, обоснованности отвечающих им все более массовых общественных движений. Как и в прошлом, в эпицентре развивающихся со второй половины XX века (точнее, с 90-х годов) инициатив по преобразованию полового поведения оказывается человек – существо «примитивное», «ограниченное», нуждающееся в систематическом совершенствовании как в духовном, так и телесном отношении. Решение вытекающих отсюда задач связывается с прогрессом современных био- и информационных технологий, призванных, согласно замыслу, создать новую породу человека («постчеловека»), свободную от извечно отягчающих его существование телесных недугов, аморализма, конфликтности, словом, от всех возможных уклонений от заранее заданного антропологического идеала. Именно эти цели преследует набирающее силу движение трансгуманизма. Это движение маскируется «развитием» идей «проекта Просвещения» в контексте достижений научно-технического прогресса, и прежде всего в области генной инженерии, информационных технологий, искусственного интеллекта и др. Именно они рассматриваются как события, отмечающие завершение старого и начало нового этапа эволюции человека как биологического вида, поскольку развитие новых технологий вот-вот должно позволить человеку перейти в новое качество, выводящее его за рамки природных ограничений – вплоть до обретения им бессмертия, например, путем замены стареющих живых органов искусственными. Однако «переход к “пост-человеку”» – это не ликвидация смерти, а наоборот, коллективное самоубийство человечества», поскольку «исчезновение смерти означает исчезновение смыслоопределяющих ценностей», таких как «забота о детях и стариках, любовь к другому человеку, осознание хрупкости человеческой жизни; потеряли бы смысл мужество и героизм, ибо они предполагают самопожертвование» [7]. Примерно такие же последствия могло

© Гапанович С. О., 2016

бы иметь исчезновение пола, поскольку специфика отношений полов пронизывает всю человеческую культуру.

Есть основания считать, что сама возможность постчеловеческого бытия в версиях трансгуманистических программ принадлежит к числу технократических утопий. Особые надежды апологетов трансгуманизма связываются с успехами генной инженерии. Надо отметить, что, хотя современная наука вплотную подошла к тому рубежу, за которым становится возможным целенаправленное вмешательство в геном человека («редактирование генома»), тем не менее «мы не имеем представления, что это может означать для будущих поколений» [15]. Новейшие методики (CRISPR-технологии) редактирования генома очень эффективны и настолько просты, что в случае свободного коммерческого использования могут стать практически общедоступными. В связи с этим в начале 2016 года в докладе директора Национальной разведки США CRISPR-технологии по степени опасности были упомянуты в одном ряду с оружием массового поражения.

Сама идея исправления и/или улучшения свойств будущего ребенка еще на эмбриональной стадии развития вызывает серьезные опасения. Любые манипуляции с эмбрионом в первую очередь повышают риск нарушений процессов половой дифференциации плода. Материнство – сложное комплексное явление. Согласно современным медицинским представлениям, еще не родившийся ребенок (плод) и будущая мать в период беременности образуют «единую функциональную систему мать – плод», они не могут подвергаться какому-либо влиянию отдельно друг от друга. Любые стрессы, которым подвергается будущая мать, сказываются на состоянии плода и его развитии (проблема перинатального стресса). Как показывают новейшие исследования, в первую очередь при таком стрессе угрозе подвергаются мозг будущего ребенка и, как следствие, его гормональная система. «В дальнейшем это приводит к увеличению риска возникновения у потомства различных психоневрологических, метаболических, иммунологических и поведенческих расстройств, к подавлению репродуктивной способности» [5]. Эксперименты на животных также свидетельствуют о том, что «стрессирование беременных матерей… приводит к серьезным перестройкам в гормональном уровне у плодов и вызывает изменение различных форм поведения у их потомков, снижая маскулинизацию самцов и феминизацию у самок. В результате наблюдается нивелирование межполовых различий в тех аспектах жизнедеятельности, которые имеют половую специфичность» [11]. То есть перинатальный стресс является важнейшим фактором формирования нарушений крайне деликатного механизма детерминации пола и половой самоидентификации в будущем развитии. С этим положением можно соотнести данные перинатальной психологии [4], согласно которым предродовой опыт и опыт рождения человека запечатлеваются на подсознательном уровне, формируя глубинные основы психики, то есть любые достаточно серьезные перемены в среде, окружающей эмбрион, оказываются стрессирующим фактором, «программирующим» специфику будущего психологического развития ребенка, к таким факторам относятся как любые перемещения эмбриона (между «искусственной утробой», матерью-донором и т. д.), так и фармакологические и прочие виды воздействий.

Дети, лишенные материнской заботы или каких-то иных форм человеческого общения в этот период (согласно печальному опыту специализированных медучреждений), вырастают с серьезными психологическими отклонениями, препятствующими их дальнейшей социализации в детском возрасте. Между тем именно фаза социальной игры критически важна в личностном развитии и половой самоидентификации ребенка. Это подтверждают и наблюдения за животными [10]. Таким образом, изоляция в детстве не только обусловливает социальную замкнутость во взрослой жизни, но и приводит к появлению индивидов, враждебно относящихся к вопросам пола и родительским обязанностям [10]. Так что мечты о роботизированных инкубаторах постчеловеческих клонов могут быть порождением либо неосведомленности, либо неуемной фантазии идеологически ангажированных лиц.

Игнорирование свойств биологической природы ярко демонстрируют замыслы апологетов трансгуманизма об усилении интеллектуальных способностей человека за счет «подключения» к мозгу внешних технических устройств, а также «копирования сознания человека на искусственный носитель и многократной его перезаписи в меняющиеся телесные оболочки… что открыло бы возможность бесконечного существования личности» [13]. Между тем, несмотря на все достижения нейробиологических наук, остается непонятным, что же такое разум и, соответственно, как его можно смоделировать. Более того, сам путь, по которому до сих пор шло развитие компьютерной техники, представляется тупиковым: повышение «разумности» компьютера производится за счет наращивания быстродействия отдельных компонентов или увеличения их числа, в то время как у живого человека в мозгу начиная с определенного (детского) возраста не увеличивается ни число компонентов, ни скорость проведения нервного импульса, в то же время «разумность» растет («ум набирается») по мере накопления опыта [13]. По поводу процедуры «копирования разума», которой предполагается подвергать выдающихся ученых, можно заметить, что проблема сохранения интеллекту-

ального наследия решается очень давно – с помощью учреждений, именуемых библиотеками. Появление Интернета как универсальной базы данных и своего рода супербиблиотеки должно было вывести попытки решения этой проблемы на совершенно новый уровень. Неожиданно результатом тотальной компьютеризации населения стала все более четко вырисовывающаяся деградация общества вместо его развития, что, по всей видимости, связано с недооценкой биологической составляющей человеческой природы. «...Нарастающее моральное одичание масс, физическое вырождение новых поколений, пандемия хронических болезней, бытовой инфантилизм… в реальности происходит совершенно иной процесс – быстрое становление цивилизации примитива…» [6].

Выдвижение столь масштабных и рискованных проектов, подающихся как необходимые для построения постиндустриального «общества знаний», нуждается в объяснении и оправдании. Основателем движения «трансгуманизма» объявлен Дж. Хаксли – выдающийся ученый и гуманист, мечтавший в середине XX века о той роли, которую наука и культура могут сыграть для избавления человечества от страшных бедствий на пути к лучшему будущему. Можно полагать, что в целом Дж. Хаксли имел в виду не столько радикальную трансформацию человека, сколько максимально полную реализацию тех потенций, которые уже заложены в его природе. Что бы мог сказать знаменитый ученый о своих якобы «последователях»? К сожалению, мотивы активности деятелей трансгуманизма далеко искать не нужно. Под рекламную кампанию о «светлом постчеловеческом будущем» разворачиваются дорогостоящие научные программы. По мнению Б. Юдина, «во времена Дж. Хаксли трудно было бы помыслить, что публикация статьи даже такого авторитетного ученого с обоснованием идей трансгуманизма может привести к финансовой поддержке исследований в этой области. Между тем в наши дни не то что победа, которую одержали бы сторонники трансгуманизма в дискуссиях со своими оппонентами, но даже само по себе оживленное обсуждение этой темы выступает в качестве важного фактора, обеспечивающего как социальную, так и финансовую привлекательность выдвигаемых в этой области проектов» [14].

Утопические и «природоборческие» тенденции наглядно обнаруживаются в фактах отрицания человеческой сексуальности как почти отжившего свое и совершенно необязательного в будущем пережитка прошлого. Отрицание сексуальности, то есть, по сути, борьба против собственной природы, практически полностью заимствовано трансгуманизмом из идеологического багажа ультрарадикального феминизма второй половины XX века. Начав с борьбы против дискриминации по половому признаку, некоторые феминистки не увидели возможности исправить несправедливость иначе, как вместе с биологией своего пола. Одной из наиболее известных теоретических работ на эту тему стала изданная в 1970 году книга С. Файерстоун «Диалектика пола» («Dialectic of sex»), в которой без каких-либо сомнений смешаны социология с биологией, а идеи борьбы социальных классов экстраполированы на отношения полов. Призыв освободить женщин от «биологических занятий» выявляет изначально негативную психологическую установку (возможно, не до конца осознаваемую) автора, термин «биологические» получает здесь оттенок недостойности. Эта установка так или иначе опирается на распространенную в современной культуре оппозицию «душа – тело» (непосредственно связанную с оппозицией «человек – животное»), коренящуюся в теологическом прошлом современной гуманитарной традиции и наложившей отпечаток на мышление всех ее представителей, независимо от их религиозности. Многие гуманитарии до сих пор отвергают возможность какого-либо сравнения поведения человека с поведением животных [3].

В 1989 году была написана работа, ставшая знаменитой и обильно цитируемая до сих пор, – «Манифест киборгов» Донны Харауэй, продолжающая тему борьбы с собственной природой во имя снятия вечных (в том числе гендерных) противоречий. С точки зрения автора, поскольку люди в условиях современной цивилизации не могут существовать без всевозможных технических устройств, им пора перестать притворяться «просто биологическими людьми» и начать сращивать себя с техническими устройствами, то есть стать киборгами. Читателю предлагается смириться с тем, что половое (гендерное) разделение попросту исчезнет само по себе, по мере научно-технического развития цивилизации и исчезновения прежнего, «биологического» человека – что, собственно, по мнению Д. Харауэй, уже и происходит. Подобный «пересмотр традиционных представлений» о человеке грозит, по мнению Ж. Бодрийяра, тем, что в результате «мы получим бесполого пост-человека, размножающегося клонированием, наподобие раковой опухоли, воспроизводящей совершенно одинаковые и не нужные организму клетки злокачественной ткани» [1].

Традиционно рассмотрение гендерной проблематики возводилось к рассмотрению угнетения женщин в патриархальной цивилизации как естественно сложившегося и универсального феномена, где власть как репрессивность ассоциируется с патриархальным укладом жизни и «маскулинностью». Таким образом, радикальный феминизм сначала увязывает социальное (несправедливость) с биологическим (полом), а в дальнейшем и подменяет одно другим. «В ре-

зультате уравнивание мужчин и женщин в сфере отношения полов выразилось не в появлении новых норм поведения, которые были бы обязательны и для тех и для других, а в признании за женщиной права вести себя так, как вели себя мужчины на протяжении всей истории классового общества» [12]. Но если не подменять социальное биологическим, то можно увидеть, «что поверх дихотомии мужского/женского начала существует начало человеческое, общее для мужчины и женщины: его освобождение и реализация по-прежнему стоит на повестке дня» [9].

Дискуссии о соотношении биологического и культурного в процессе формирования человеческой личности длятся не первый век. Именно благодаря переоценке роли природных факторов и биологических закономерностей в нашей жизни к концу XX века установка «природа существует для использования ее человеком» сменилась установкой «природа – это исток, который нужно беречь». Биологически человеческая сексуальность является способом реализации такого принципиально важного эволюционного механизма, как половой отбор. Конкуренция за возможность передать свою генетическую информацию последующим поколениям является способом, с помощью которого живая природа поддерживает свою жизнеспособность. Дальнейший ход биологической эволюции не может предполагать отказа от полового размножения, а гендерная (то есть социальная) дискриминация преодолима в рамках социальных преобразований. «Ориентация на эгалитарность взаимоотношений между полами в современных условиях является адаптивной стратегией и объяснима с позиций эволюционной теории. Тенденции к равноправию женщин в экономической, политической и семейной сферах в современных условиях вызовом гендеру не являются, они лишь отражают закономерные адаптивные изменения во взаимоотношениях между полами и логичное развитие гендерных ролей в сложившихся обстоятельствах... и несут в себе зачатки гармоничного общества будущего» [2]. Таким образом, дальнейшее научно-техническое развитие общества возможно только с учетом двойственной биосоциальной сущности человека, для чего требуется не борьба со своей собственной биологической природой, а ее тщательное изучение и лучшее понимание.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бодрийяр Ж. Символический обмен и смерть. М.: Добросвет, 2000. 387 с.
2. Бутовская М. Л. Антропология пола. М.: Век 2, 2013. 256 с.
3. Гороховская Е. А. Споры вокруг этологии человека: конфликт и взаимовлияние биологического и гуманитарного подходов. 2007 [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://ethology.ru/library/?id=270 (дата обращения 10.11.2014).
4. Гроф С. За пределами мозга: рождение, смерть и трансценденция в психотерапии. М.: Институт Трансперсональной психологии, 1993. 497 с.
5. Захарова Л. А. Перинатальный стресс в программировании мозга и патогенезе психоневрологических заболеваний // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 1. С. 17–26.
6. Кирвель Ч. С., Стрельченко В. И., Балахонская Ю. В., Компьютеризация образования: проблемы и противоречия // Вестник Санкт-Петербургского университета МВД России. 2015. № 3 (67). С. 197–202.
7. Лекторский В. А. Философия, общество знаний и перспективы человека // Вопросы философии. 2010. № 8. С. 30–34.
8. Марков А. Эволюция человека: В 2 кн. Кн. 2. Обезьяны, нейроны и душа. М.: АСТ: Corpus, 2011. 511 с.
9. Маркузе Г. Марксизм и феминизм. Лекция, прочитанная в Стэнфордском университете 7 марта 1974 г. М.: Свободное марксистское издательство, 2008. 17 с.
10. Моррис Д. Голая обезьяна. М.: ЭКСМО, 2009. 384 с.
11. Ордян Н. Э., Пивина С. Г., Казакова И. К. Пренатальный стресс и половая дифференцировка поведения // Эндокринная регуляция физиологических функций в норме и патологии: Тез. докл. 2-й науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 80-летию проф. М. Г. Колпакова (15–17 октября 2002 г.). Новосибирск, 2002. С. 109.
12. Семенов Ю. И. Брак и семья: возникновение и развитие // Скепсис [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://scepsis.net/library/id_6.html (дата обращения 05.07.2016).
13. Поддьяков А. Н. Копируем ли разум: полемика с трансгуманизмом // Культурно-историческая психология. 2013. № 4. С. 110–113.
14. Юдин Б. Г. Трансгуманизм: сверхгуманизм или антигуманизм? // Биоэтика и гуманитарная экспертиза. М.: ИФ РАН, 2013. Вып. 7. С. 10–24
15. Lanphier E., Urnov F., Haecker S. E., Werner M., Smolenski J. Don't edit the human germ line // Nature. 2015. № 519. P. 410–411.

Поступила в редакцию 29.07.2016

CONTENTS

GENERAL BIOLOGY

Ivanter E. V., Kurkhinen Yu. P., Moiseeva E. A.
ON THE IMPACT OF ANTROPOGENIC TRANSFORMATION OF TAIGA ECOSYSTEMS ON FOREST RODENTS **7**

Antipina G. S.
URBAN FLORA OF PETROZAVODSK: SOIL ALGAE OF FOREST COMMUNITIES UNDER ANTHROPOGENIC INFLUENCE. **27**

Vdovichenko V. A., Bakhmet O. N., Tkachenko Yu. N.
EARLY STAGES OF SOIL RECOVERY ON ROCK FORMATIONS AFTER PINE STANDS' CLEAR-CUTTINGS. **37**

Golubeva O. A., Timeyko L. V., Kholoptseva E. S., Evstratova L. P.
PERENNIAL PLANTS OF THE LEGUME FAMILY (*FABACEAE OR LEGUMINOSAE*) IN AGROPHYTOCENOSES OF KARELIA. **42**

Goncharov D. O., Salovarov V. O., Kuznetzova D. V.
BEHAVIORAL ACTS' DISTRIBUTION OF THE LONG TAILED GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS UNDULATUS*) DURING ITS MATING SEASON IN ANGARA FOREST-STEPPE AREAS. **49**

Gorbach V. V.
BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA, PAPILIONOIDEA) OF KARELIA:
II. AN ANNOTATED SPECIES LIST OF NYMPHALIDAE **57**

Nakvasina E. N., Kopylova M. V., Parinova T. A., Popova A. A.
SOIL PROPERTIES AND THEIR TRANSFORMATION IN AGRICULTURAL LANDS OF THE NORTHERN DVINA FLOOD PLAIN **63**

Chukina N. V., Filimonova E. I., Fayruzova A. I., Borisova G. G.
MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL FEATURES OF *BETULA PENDULA* ROTH GROWING ON ASH DUMPS OF THE MIDDLE URALS. **68**

Tsarev A. P., Tsareva R. P.
RESEARCH OF THE BLACK PYRAMIDAL POPLARS' GROWTH AND SURVIVAL RATE IN THE CENTRAL BLACK SOIL REGION **76**

Lyabzina S. N., Prikhod'ko A. N., Lavrukova O. S., Sikkilya N. S.,
BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF KARELIAN *CYNOMYA MORTUORUM* AND THEIR EMPLOYMENT IN FORENSIC PRACTICE. **82**

PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY

Kiver E. N., Kirilina V. M., Fedin A. N., Krivchenko A. I.
HISTAMINE H2- AND H3-RECEPTORS' EFFECT ON SMOOTH MUSCLES OF THE RAT'S RESPIRATORY TRACT **87**

Andreev V. P., Sobolev P. S., Zachinyaeva A. V.
NUCLEOPHILICITY OF THE N-DONOR COMPOUNDS IN CHLOROFORM, WATER AND GAS PHASES **92**

Petrova K. A., Mayorova A. S., Bolgov A. E.
BIOLOGICAL SUBSTANTATION, FORMULATIONS' DEVELOPMENT, AND EXPERIMENTAL SAMPLES OF NEW FUNCTIONAL PRODUCTS BASED ON NATURAL INGREDIENTS **100**

Sivtseva S. V., Okhlopkova Zh. M.
THE FUNGISTATIC ACTIVITY OF YAKUTIAN WILD PLANT EXTRACTS **106**

DISCUSSIONS

Gapanovich S. O.
ON BIOLOGICAL ASPECTS OF HUMAN GENDER. **114**