

БЮЛЛЕТЕНЬ  
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 123, вып. 2 2018 Март – Апрель  
Выходит 6 раз в год

---

---

BULLETIN  
OF MOSCOW SOCIETY  
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 123, part 2 2018 March – April  
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Монахова М.А., Акимова Н.И., Кокаева З.Г.</i> Генетические и эпигенетические механизмы старения .....	3
<i>Полевой А.В., Никитский Н.Б., Руоколайнен А.В.</i> К фауне ксилофильных и некоторых других жесткокрылых (Insecta, Coleoptera), собранных стволовыми эклекторами на валеже осины в Южной Карелии .....	14
<i>Столяров А.П.</i> Особенности структуры литоральных и сублиторальных сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) .....	27
<i>Уразгильдин Р.В., Полякова Г.Р., Аминева К.З., Галиахметов Р.Д., Кулагин А.Ю.</i> Прирост стволовой древесины сосны обыкновенной, ели сибирской и лиственницы Сукачева в условиях промышленного загрязнения .....	45
<i>Кириллова И.А., Кириллов Д.В.</i> Семенная продуктивность <i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br. (Orchidaceae) в Республике Коми .....	62
<i>Фатерыга В.В.</i> Состояние ценопопуляций <i>Glaucium flavum</i> (Papaveraceae) на Южном берегу Крыма .....	70
<i>Леонов М.В.</i> Электронный календарь памятных дат МОИП: 2017 г. ....	82

УДК 57.017.67

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ СТАРЕНИЯ

М.А. Монахова<sup>1</sup>, Н.И. Акимова<sup>2</sup>, З.Г. Кокаева<sup>3</sup>

Старение – системный процесс, затрагивающий различные уровни биологической организации. В статье рассмотрены следующие теории старения: аутоинтоксикационная, теломерная, свободнорадикальная, генетическая и эпигенетическая. Особое внимание уделено генетическим механизмам старения и долголетия. Описаны различные примеры, иллюстрирующие генетическую детерминацию процесса старения (лососевые рыбы, голый землекоп, а также болезни ускоренного старения у человека и др.). Рассмотрены генетические и эпигенетические механизмы регуляции старения. В заключительной части перечислены современные направления исследований старения.

**Ключевые слова:** теории старения, регуляция старения, долгожительство, долголетие, прогерия, гены-кандидаты старения, эпигенетические механизмы.

*Генетика предполагает, а эпигенетика располагает.*

*П. Медавар*

Старение – процесс постепенного угнетения основных функций организма, в том числе регенерационных и репродуктивных, вследствие чего организм становится менее приспособленным к условиям окружающей среды (теряет способность противостоять стрессам, болезням и травмам), что делает его гибель неизбежной (Москалёв, 2009).

С понятием старения тесно связан другой термин – долголетие. Под долголетием подразумевается доживание человека до высоких возрастных рубежей. Высшим уровнем долголетия считается долгожительство (доживание до 90 лет и более). Следует отметить, что старение происходит и у долгожителей. Однако у них этот процесс растянут во времени, и его темпы замедлены. У долгожителей наблюдается нормальное функционирование всех систем органов в течение длительного времени.

Старение – комплексный процесс, затрагивающий различные уровни биологической организации, начиная с молекулярного и заканчивая организменным. На молекулярном уровне происходит накопление повреждений в макромолекулах клетки. На уровне клетки это проявляется в виде повреждения эндоплазматической сети, накопления

аберрантных белков и активного синтеза провоспалительных цитокинов. Активные воспалительные процессы вызывают повреждения тканей. На уровне организма старение приводит к возникновению и развитию возраст-ассоциированных заболеваний, таких как болезнь Альцгеймера, катаракта и болезнь Паркинсона. К другим возрастным изменениям организма относятся: нарушение циркадных ритмов и заболевания сердечно-сосудистой системы.

### Теории старения

С давних пор проблема старения волновала умы исследователей. Еще Гиппократ (460–377 г. до н.э.) пытался дать объяснение причинам, лежащим в основе старения. В своем сочинении «О диете» он объяснял старение и ограниченность жизни постепенной потерей «природного жара», который в определенном количестве дается каждому организму от рождения и постепенно утрачивается на протяжении жизни. Начиная с XIX в., было разработано множество теорий, объясняющих механизмы, по которым протекает старение. В наше время наибольшее признание получила аутоинтоксикационная гипотеза, предложенная отечественным ученым И.И. Мечниковым.

<sup>1</sup> Монахова Маргарита Александровна – мл. науч. сотр. кафедры генетики биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (monakhova@list.ru); <sup>2</sup> Акимова Наталья Игоревна – студентка Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (akimovanata@mail.ru); <sup>3</sup> Кокаева Зарема Григорьевна – ст. науч. сотр. кафедры генетики биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, канд. биол. наук (zaremak@inbox.ru).

Согласно этой теории, в основе старения лежит хроническое отравление организма продуктами жизнедеятельности гнилостных микроорганизмов, обитающих в кишечнике. Токсины активируют макрофаги, которые вызывают патологический процесс фагоцитоза, дегенеративные изменения в тканях, нарушение функционирования органов, и, как следствие, старение. Количественный состав гнилостной микрофлоры определяется питанием и образом жизни, который ведет человек, т.е. факторами окружающей среды (Мечников, 1907). Аутоинтоксикационная гипотеза в качестве главных факторов старения предполагает физиологические и биохимические механизмы.

Эволюционная гипотеза (Анисимов, 2008) рассматривает старение как один из механизмов, удаляющих из популяции особи, утратившие способность к размножению. Другим механизмом, удаляющим особи пострепродуктивного возраста из популяции, является канцерогенез. Оба механизма тесно связаны друг с другом, поскольку 70% всех опухолей возникает в пожилом возрасте (Анисимов, Соловьёв, 1999).

В попытке объяснить причины старения и разработать эффективные средства продления жизни к концу XX в. человечество создало более трехсот теорий, каждая из которых предполагает в качестве главной причины возрастной деградации нарушение того или иного биологического процесса (Трубицын, 2012).

Большое распространение получила свободнорадикальная теория, одним из авторов которой является наш соотечественник, ведущий советский специалист в области кинетики реакций окисления Н.М. Эмануэль (Анисимов, 2008). Согласно данной теории, старение вызвано накоплением активных форм кислорода (АФК) в клетках. Незначительный уровень АФК необходим для клеток. Однако высокие концентрации активных форм кислорода могут быть токсичны. При возрастном снижении активности систем, участвующих в нейтрализации АФК, последние накапливаются в клетке и вызывают повреждение биополимеров: белков, липидов и нуклеиновых кислот. Значительный вклад в развитие свободнорадикальной теории внес В.П. Скулачёв (2013).

Аргументом в пользу данной теории служит накопление в клетках с возрастом активных форм кислорода. Однако эта теория в ряде случаев вступает в противоречие с рядом фактов. Так, существуют виды-долгожители с повышенным содержанием АФК (например, *Heterocephalus glaber*). Продолжительность их жизни может быть в не-

сколько раз выше, чем у близкородственных видов с относительно низким содержанием АФК.

Согласно теломерной теории, продолжительность жизни определяется способностью клеток к пролиферации. Пределы клеточной пролиферации ограничены (лимит Хейфлика): для клеток культуры это 50 делений. Механизм этого явления определяется особенностями организации и репликации концевых районов хромосом – теломер, которые со временем укорачиваются, изменяют свою морфологию и не восстанавливают своей структуры. Таким образом, теломеры служат своего рода молекулярными часами, фиксирующими «пролиферативную биографию» каждой клетки. Однако длина теломер может поддерживаться на одном и том же уровне в течение многих клеточных делений. Отечественным исследователем А.М. Оловниковым (1971) было высказано предположение о существовании фермента, определяющего возможность восстановления теломерных концов хромосом. Впоследствии это предположение было подтверждено (Greider et al., 1985), таким ферментом оказалась теломераза, выполняющая функцию достраивания теломер при репликации ДНК, что практически определяет возможность непрерывного роста (Жимулёв, 2007). Следует отметить, что данный фермент активен лишь в герминальных и некоторых стволовых клетках взрослого человека. Большинство соматических дифференцированных клеток лишено теломеразы. Поэтому длина теломер таких клеток уменьшается по мере делений. Теломеры играют крайне важную роль в клетке: они стабилизируют концы хромосом, препятствуя хромосомным aberrациям. При их критическом укорачивании возрастает риск возникновения хромосомных перестроек, которые могут повлечь за собой опухолевую трансформацию клеток (Carneiro, 2016). Чтобы этого не случилось, происходит блокирование клеточных делений, и клетка переходит в состояние необратимой остановки клеточного цикла (состояние сенесценции). Сенесцентные клетки остаются жизнеспособными, но утрачивают способность к делению. С одной стороны, это может препятствовать образованию злокачественных опухолей, а с другой – происходит накопление сенесцентных клеток, что негативно сказывается на возможности обновления тканей (Малыгина, 2012).

Аргументом в пользу данной теории служит укорачивание теломер большинства соматических клеток с возрастом по мере прохождения делений из-за отсутствия в них активной теломеразы (Weng et al., 1997). В то же время теломеразная



активность присутствует в 90–95% опухолевых клеток, способных неограниченно пролиферировать. Однако теломерная теория, несмотря на свою привлекательность, сталкивается с некоторыми противоречиями. Так, существуют как стареющие соматические клетки с активной теломеразой (клетки роговицы глаза или слизистой оболочки рта), так и потенциально бессмертные опухолевые клетки, не обладающие теломеразой (Трубицын, 2012). Таким образом, ни одна из гипотез, рассмотренных выше, не лишена недостатков, что не позволяет принять ее как единственно верную.

В настоящее время наиболее популярна теория, согласно которой старение вызвано повреждением генетических систем клетки. Причем к таким повреждениям относится не только укорачивание теломер по мере клеточных делений (как постулируется в теломерной гипотезе), но и мутация в генах, кодирующих белки, которые участвуют в регуляции многих жизненно важных клеточных процессов, например репарации.

#### **Примеры, свидетельствующие в пользу генетической детерминации процесса старения**

Значительный вклад генетических факторов в развитие процесса старения может быть проиллюстрирован множеством примеров. Впервые предположение о важной роли генетических факторов в старении было сделано на основе наблюдений за животными, не являющимися модельными объектами генетики (Скулачѳв, 2013).

В качестве классического примера можно привести лососевых рыб. Род тихоокеанских лососей включает в себя проходных рыб (кета, кижуч, горбуша), которые обитают в соленых водах Тихого и Атлантического океанов. Для нереста эти рыбы покидают сытные соленые воды и, преодолевая тяжелые препятствия и огромные расстояния, возвращаются в пресные водоемы, где они сами когда-то появились на свет. После нереста у лососевых рыб включается фенотоз – быстрая запрограммированная гибель организма, своего рода биохимическая программа, направленная на уничтожение особи. Данный термин был предложен академиком В.П. Скулачѳвым (2013). При фенотозе происходят дегенеративные изменения, затрагивающие головной мозг, пищеварительную, выделительную и сердечно-сосудистую системы, что приводит к гибели организма. Существует мнение, что гибель тихоокеанского лосося связана с истощением, однако его опровергает тот факт, что другие виды проход-

ных лососевых рыб (например, семги) также совершают дальние миграции, но при этом не претерпевают быстрого старения. Была предложена гипотеза, связывающая фенотоз тихоокеанского лосося с резкими гормональными изменениями, которые происходят в организме этих рыб. Предполагается, что важную роль в активации фенотоза играет изменение соотношения между половыми гормонами (тестостероном у самцов или 17- $\beta$ -эстрадиолом у самок) и гонадотропными гормонами (в частности, фолликулостимулирующим гормоном). После нереста концентрация гонадотропинов резко увеличивается, а половых гормонов – снижается, что, возможно, приводит к нарушениям сигнальных систем клетки, и, как следствие, необратимым изменениям во всем организме (Atwood et al., 2017).

О генетической детерминации процесса старения свидетельствует сравнение продолжительности жизни у организмов близких видов. К таким видам относятся домовая мышь (*Mus musculus*) и голый землекоп (*Heterocephalus glaber*). Голые землекопы – это грызуны небольшого размера (до 10 см). Они образуют семьи, в которых есть одна доминирующая самка – царица, подавляющая размножение других самок. Остальные особи – рабочие или солдаты, защищают территорию семьи от нападения внешних врагов. Максимальная продолжительность жизни голых землекопов составляет 32 года. При этом максимальная продолжительность жизни их «близкого родственника» – домашней мыши не превышает двух лет. Таким образом, голые землекопы живут примерно в 15–16 раз дольше домашней мыши. Следует отметить, что вероятность смерти голого землекопа не зависит от возраста (рис. 1). Чаще всего землекопы погибают не от старости, а в результате столкновений с врагами. Кроме того, по сравнению с мышами, у землекопов отсутствуют такие проявления старения как искривление позвоночника, иммунные и репродуктивные нарушения, нейродегенеративные заболевания и злокачественные опухоли (Скулачѳв, 2013).

Предполагается, что высокая продолжительность жизни землекопов может быть связана с некоторыми генетическими особенностями этих животных. К таким особенностям относятся: высокий уровень экспрессии каталитической субъединицы теломеразы в течение всей жизни, относительно низкое (25%) содержание мобильных генетических элементов в геноме (у человека их содержание составляет 40%, у мыши – 35%) и стабильная экспрессия генов, кодирующих митохондриальные белки. Кроме того, в клетках

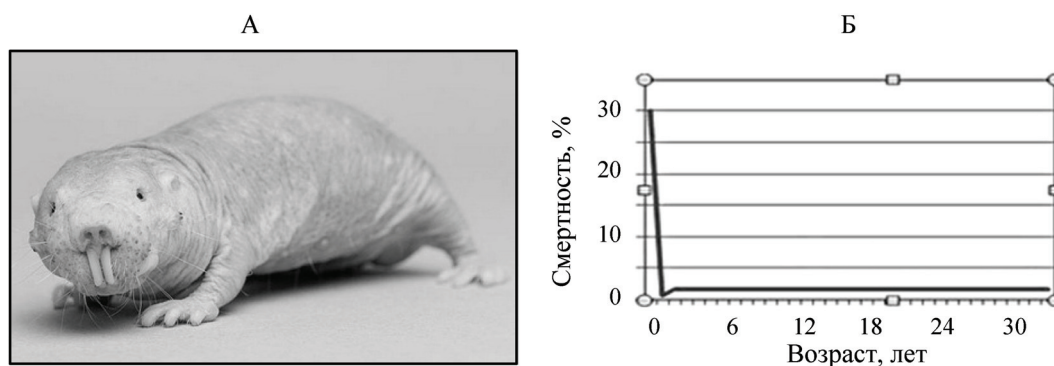


Рис. 1. Голый землекоп (*Heterocephalus glaber*): А – внешний вид животного, Б – иллюстративная кривая смертности голого землекопа (по: П. Федичев)

голых землекопов осуществляется процессинг 28S рРНК. Это позволяет повысить точность трансляции и тем самым снизить вероятность образования aberrантных белков. Таким образом, уменьшается вероятность накопления в клетках продуктов неполной деградации (Волкова, 2016).

Для доказательства генетической природы старения можно привести и другие примеры видов-долгожителей, как среди животных, так и среди растений. Самым долгоживущим неколоннальным организмом среди всех известных современной науке животных является двустворчатый моллюск *Arctica islandica* с максимальной продолжительностью жизни 405 лет. Можно привести другие, не менее удивительные, примеры животных-долгожителей: альдабрская гигантская черепаха (*Aldabrachelys gigantea*) – 250 лет, гренландский кит (*Balaena mysticetus*) – 211 лет, алеутский морской окунь (*Sebastes aleutianus*) – 205 лет, морской еж (*Strongylocentrotus franciscanus*) – 200 лет. К растениям-долгожителям можно отнести секвойю вечнозеленую (*Sequoia sempervirens*) – 2500 лет и вельвичию удивительную (*Welwitschia mirabilis*) – 2000 лет. Необходимо подчеркнуть, что старение происходит и у вышеперечисленных видов, однако данный процесс протекает настолько медленно, что возрастные изменения практически невозможно зафиксировать. К таким организмам применим термин «пренебрежимое старение», предложенный в 1990 г. (Finch, 2001).

Наглядным примером, иллюстрирующим ключевую роль генетических факторов в развитии процесса старения у людей, служит существование наследственных заболеваний ускоренного старения – прогерий. Прогерия – системное заболевание, которое проявляется на всех уровнях биологической организации.

Наиболее изучены в настоящее время две формы прогерии: детская (синдром Хатчинсона–

Гилфорда, проявляется в раннем детском возрасте) и взрослая (синдром Вернера, проявление приходится на период полового созревания) (рис. 2). Детская и взрослая формы прогерии вызваны мутациями в генах, кодирующих разные белки. Обнаружено, что синдром Хатчинсона-Гилфорда связан с мутацией в гене, кодирующем белок ламин А (Gonzalo, Kreienkamp, 2015), а синдром Вернера – с мутацией в гене WRN, кодирующем ДНК-хеликазу (Oshima et al., 2017). Белки ламин осуществляют регуляцию связывания белка прогерина с ядерной мембраной, а ДНК-хеликаза имеет важное значение для процессов репарации и репликации. Примечательно, что в обоих случаях наблюдается нарушение работы репаративных систем клетки.

### Долгожительство

Одним из примеров генетической обусловленности процесса старения служат долгожители среди людей. Как правило, у долгожителей сохраняется хорошее здоровье до очень преклонного возраста вне зависимости от образа жизни. Они избавлены от сердечно-сосудистых заболеваний, болезни Альцгеймера, сахарного диабета и рака. Популяционные исследования по поиску полиморфных вариантов генов, ассоциированных с высокой продолжительностью жизни у человека, показали выраженную наследуемость долгожительства. Полиморфные варианты таких генов (FOXO1a, SOD2, IGF1) встречались и среди близких родственников долгожителей. Было показано, что вероятность наследования долгожительства в семьях столетних индивидуумов возрастает в 4–17 раз. Причем частота встречаемости возрастных заболеваний у потомков долгожителей снижена на 50% (Баранов, 2010). Это позволяет предположить, что предпосылки к исключительному долголетию носят в

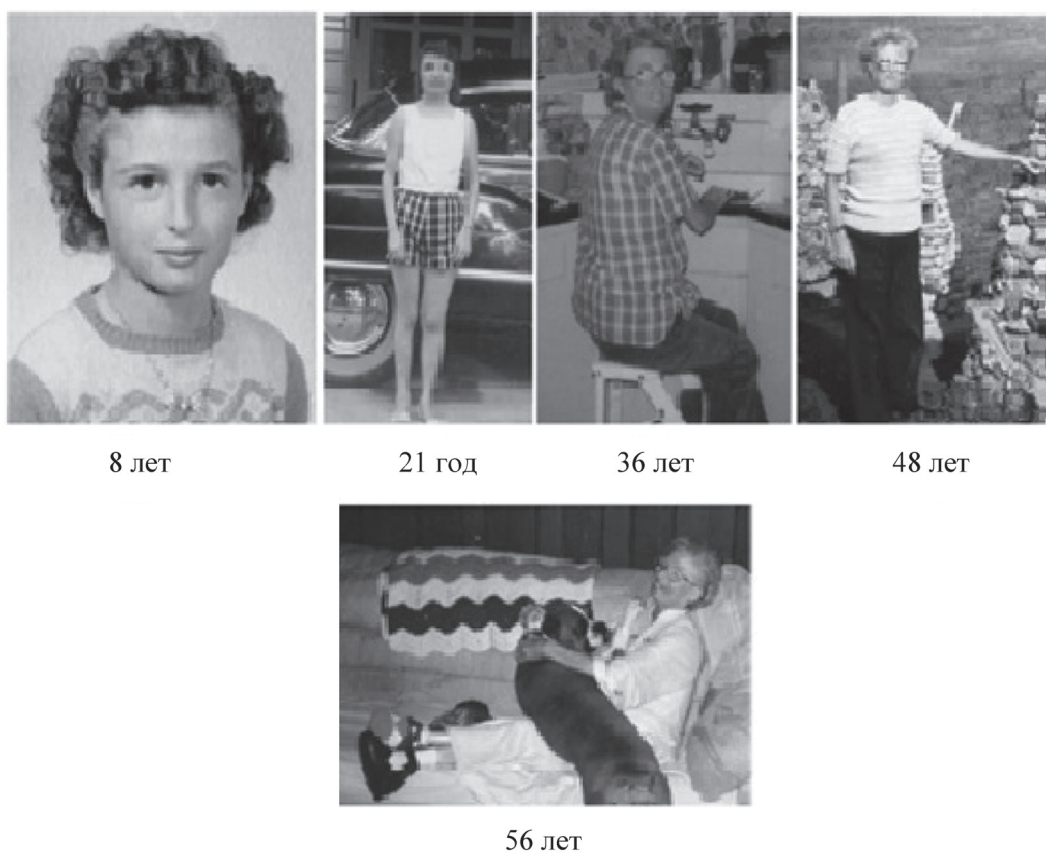


Рис. 2. Динамика старения у больного синдромом Вернера (по: Oshima et al., 2016)

большей степени генетический, чем внешнесредовой характер.

Изучение генетической детерминации старения нередко связано не только с популяционными исследованиями, но и с проведением сравнительного анализа и конкретизацией данного процесса на генетических моделях, таких как дрожжи, нематода, дрозофила и мышь. В последние годы большой интерес представляет изучение процесса старения на модельных объектах, относящихся к разным таксонам. На разных типах моделей было показано, что темпы старения зависят от работы определенных генетических систем, контролирующих важнейшие процессы жизнедеятельности клетки и организма в целом. По мере старения в них происходят изменения, влияющие на характер их экспрессии. Некоторые возрастные изменения генетических систем характерны для всех изученных организмов. Эти системы получили название генетических маркеров старения. Ниже приведены такие маркеры.

1.  $\beta$ -Галактозидаза – лизосомальный фермент, расщепляющий  $\beta$ -связи в молекулах галактозы. Его количество увеличивается с возрастом клетки (Баранов, 2014). Это связано с тем, что по мере старения в ней происходит увеличение числа ми-

тохондрий. Однако это не сопровождается ростом интенсивности энергетического метаболизма, поскольку большая часть митохондрий повреждена. Для их деградации клетка привлекает все большее число лизосом, что приводит к возрастанию уровня  $\beta$ -галактозидазы. Увеличение количества этого фермента можно выявить путем специального окрашивания (Москалёв, 2016).

2. p16 – циклин-зависимый ингибитор клеточного цикла, имеет молекулярную массу 16 кДа, за что и получил такое название. Он обладает высокой специфичностью и функционирует лишь в G1-фазе клеточного цикла, подавляя активность киназы CDK4. С возрастом уровень его экспрессии в клетках увеличивается, что сопряжено со старением клеток и их переходом в состояние необратимой остановки клеточного цикла (Москалёв, 2009).

Кроме вышеперечисленных, существуют и другие гены, экспрессия которых изменяется при старении, или гены, ассоциированные со старением. Еще предстоит выяснить, происходит ли изменение экспрессии этих генов во всех клетках организмов разных таксономических групп, или уровень их экспрессии меняется только в определенных клетках некоторых организмов.

Т а б л и ц а 1

**Гены-кандидаты старения (классификация, предложенная А.А. Москалёвым)**

Группа	Функция	Примеры генов
Регуляторы	переключение онтогенетических программ	гормон Klotho, IGF-1
Медиаторы	переключение программ стрессоустойчивости в ответ на сигналы из внешней среды	PI3K, PKB, SGK-1 и TOR
Эффекторы	обеспечение устойчивости к стрессам	IL-6, APOD
Гены жизнеспособности	биосинтез аминокислот, липидов и нуклеотидов, гликолиз, цикл трикарбоновых кислот	EF-1- $\alpha$ , PGK, TBP, UbcH5B
Митохондриальные гены	регуляция энергетического метаболизма, уровня свободных радикалов и апоптоза	SKN-1, SOD, CAT
Регуляторы клеточного старения и апоптоза	предотвращение рака, регуляция клеточного цикла и гибели ненужных или вредных клеток в раннем онтогенезе и зрелости	p53, p21, pRB

Существуют различные подходы к классификации таких генов. Согласно предложенной А.А. Москалёвым (2013) классификации, основанной на функциях белков, кодируемых генами продолжительности жизни, выделяют несколько групп таких генов (табл. 1).

В регуляции процессов старения наиболее изучена роль инсулинового пути (ген IGF-1). При отсутствии стрессов в гипоталамусе синтезируются соматолиберины, которые активируют выработку гормона роста, индуцирующего синтез инсулиноподобного фактора роста (IGF-1) (рис. 3). Последний связывается с рецептором на внешней поверхности клетки и активирует киназный каскад, включающий в себя фосфоинозитол-3-киназу, PDK-1 и АКТ-киназы. За счет фосфорилирования инактивируется транскрипционный фактор стрессоустойчивости FOXO. Это приводит к активным клеточным делениям и росту. При этом гены стрессоустойчивости не экспрессируются, и старение ускоряется (Москалёв, 2016).

При стрессовом воздействии происходит блокирование выработки гормона роста, что приводит к прекращению синтеза инсулиноподобного фактора роста (IGF-1) и инактивации киназ. Транскрипционный фактор роста FOXO активен, он перемещается в ядро и активирует транскрипцию генов стрессоустойчивости. При этом рост и деление клеток прекращаются, но продолжительность жизни организма увеличивается (Москалёв, 2016).

Таким образом, ген IGF-1 играет важную роль в регуляции процесса старения. Однако суще-

ствуют и другие гены, от экспрессии которых зависят скорость старения и продолжительность жизни. Поэтому в настоящее время к одним из наиболее приоритетных направлений генетики старения относится поиск генов-кандидатов, т.е. генов, полиморфизмы которых ассоциированы с долгожительством. Главным инструментом, с помощью которого осуществляются такие исследования, является метод GWAS. Метод GWAS (или метод поиска геномных ассоциаций) основан на сканировании сотен тысяч маркеров, расположенных на всех хромосомах человека. При анализе полученных данных используются результаты программы NapMap, которая содержит все SNPs отсекуемых геномов. На первом этапе формируются две выборки, одна из которых включает в себя опытную группу (долгожители), а другая – контрольную группу. Причем к последней предъявляются особые требования: она должна быть максимально гомогенной, выровненной по возрасту, условиям жизни, труда и т.д. Затем проводится генотипирование на чипах. Выявленные в обеих группах SNPs сопоставляются друг с другом, проводится серия статистических тестов, в результате которых отбираются наиболее значимые полиморфные варианты. Обычно они составляют 5–10% (Walter et al., 2011). Затем проводится повторное генотипирование участков генома, содержащих SNPs, выбранных для анализа в ходе проведения предыдущей стадии. Снова полиморфные варианты, обнаруженные в обеих группах, сопоставляются друг с другом. Повторно проводятся статистические тесты. В итоге устанавли-



ваются связи отдельных полиморфных вариантов с долгожительством.

Интересно отметить, что до 40% выявляемых полиморфных сайтов лежат в интронах и межгенных областях. Можно предположить, что они влияют на конформационные свойства хроматина, и, таким образом, изменяют транскрипционную активность соответствующих генов, т.е. часть эпигенетических изменений контролируется самим геномом (Баранов, 2010).

### Роль эпигенетических механизмов в регуляции процесса старения

Наблюдения показали, что процесс старения регулируется за счет не только генетических, но и эпигенетических механизмов, не затрагивающих нуклеотидной последовательности ДНК. Согласно современным представлениям, одним из важнейших эпигенетических механизмов, участвующих в регуляции процесса старения, является метилирование (присоединение метильной группы). Метилирование у эукариотических организмов ткане- и видоспецифично, оно контролируется гормонами и изменяется с возрастом. Иными словами, в ходе онтогенеза происходит

репрограммирование генома. Такая эпигенетическая модификация характерна не только для ДНК, но и для гистонов и осуществляется специальными ферментами – ДНК- и гистон-метилтрансферазами (Анисимов, 2008). Метилирование гистонов приводит к изменению степени компактизации хроматина и экспрессии генов. Метилирование ДНК существенно сказывается на ее взаимодействии с разными, в том числе и регуляторными, белками, и может как способствовать, так и препятствовать ему (Pal, Tyler, 2016).

Нарушение метилирования ДНК и гистонов может привести к преждевременному старению и смерти. Например, показано, что феноптоз (запрограммированная гибель организма) горбуши и бамбука сопровождается снижением уровня метилирования во всех тканях и органах (Ванюшин, 2013).

При старении у человека также происходит накопление эпимутаций (рис. 4), например, глобальное деметилирование повторяющихся последовательностей генома (мобильных генетических элементов) и локальное гиперметилирование промоторов генов рРНК и CpG-островков (Москалёв, 2012; Pal, Tyler, 2016).

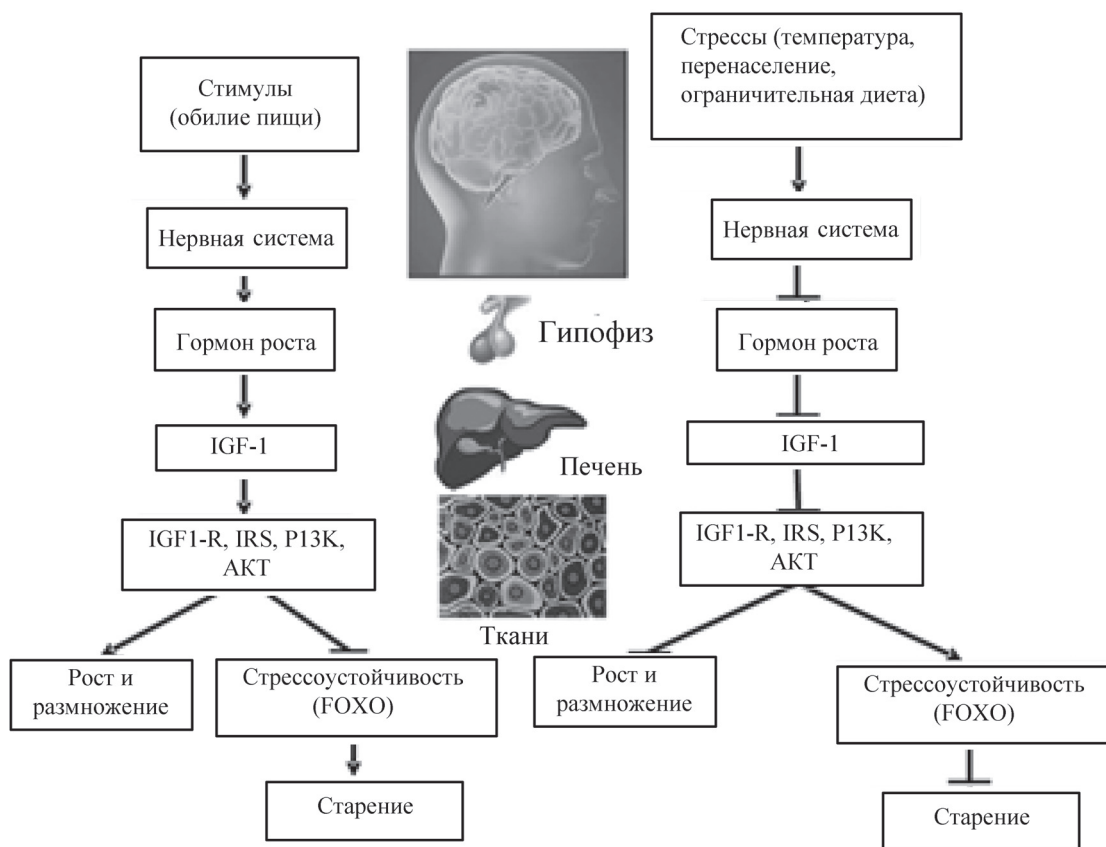


Рис. 3. Роль IGF-1 пути в регуляции продолжительности жизни (Москалёв, 2016)

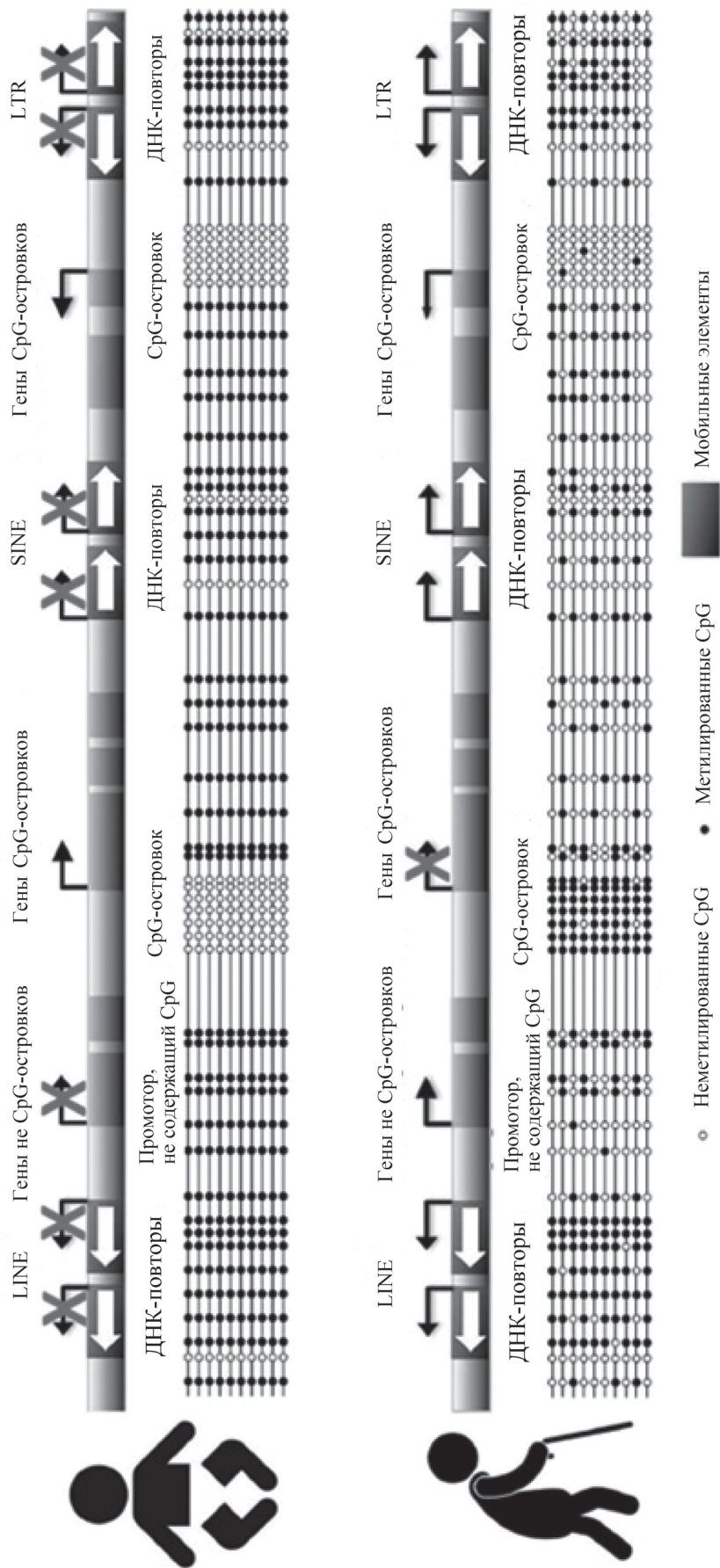


Рис. 4. Изменение профиля метилирования ДНК с возрастом (по: Pal S. et al., 2016)

Эпигенетические механизмы регуляции экспрессии генов в значительной мере подвержены влиянию со стороны факторов внешней среды, действующих на разных уровнях биологической организации (организменном, клеточном, молекулярном). Эпигенетические модификации генома, происходящие при старении, также не являются исключением. Безусловно, старение – генетически обусловленный процесс, однако не следует отрицать влияния на темпы старения условий окружающей среды и образа жизни.

Ярким примером, доказывающим это утверждение, служат медоносные пчелы. Из генетически идентичных личинок развиваются матка и рабочие особи, продолжительность жизни которых может отличаться в десятки раз (Москалёв, 2009). Продолжительность жизни рабочих пчел обычно не превышает нескольких недель, в то время как матки живут несколько лет (табл. 2) Кроме того, в отличие от матки, у рабочих пчел недоразвиты репродуктивные органы. Значительная разница в длине жизненного пути генетически одинаковых организмов обусловлена особым питанием: тех личинок, которым суждено стать королевами, дольше кормят маточным молочком (Скулачёв, 2013). Предполагается, что некоторые компоненты маточного молочка ингибируют синтез и активность ДНК-метилтрансферазы (DNMT-3) и гистоновой деацетилазы (HDAC), что активирует экспрессию многих генов, которые не транскрибируются у рабочих пчел. Между двумя пчелиными группами обнаружен 561 ген со значительными различиями в метилировании. (Spannhoff et al., 2011).

В связи с открытиями, сделанными в области эпигенетики за последнее десятилетие, в настоящее время значительное внимание уделяется не

только генетическим, но и эпигенетическим механизмам регуляции старения. Все чаще находит подтверждение факт влияния факторов среды на генетические системы. Такие воздействия как алкоголь, наркотические вещества, курение, постоянные стрессы оказывают негативное влияние на функционирование этих систем, что, в конечном счете, может приводить к снижению продолжительности жизни. Поэтому здоровый образ жизни является неотъемлемой составляющей активного долголетия.

В связи с этим большое значение имеет разработка программ здорового образа жизни (борьба с стрессами, курением, алкоголем, наркотическими средствами). Это одна из составляющих активного долголетия, которая способна замедлить темпы старения, а также отсрочить возникновение возраст-ассоциированных заболеваний. К сожалению, существует много сложностей с проведением масштабных исследований генома каждого человека и разработкой генетического паспорта. Однако первые шаги по переходу к предиктивной медицине могут быть сделаны уже сейчас путем разработки программ здорового образа жизни и профилактики преждевременного старения. Однако для достижения максимальной эффективности профилактические меры должны осуществляться еще в молодом возрасте.

### Заключение

Старение – сложный многоэтапный процесс, в основе которого лежит угасание многих жизненно важных функций организма, что регистрируется на разных уровнях биологической организации: молекулярном, клеточном, тканевом и организменном. В связи с комплексным характером

Т а б л и ц а 2

Сравнительная характеристика пчелиных маток и рабочих пчел

Характеристика	Рабочая пчела	Пчелиная матка
Число хромосом	32	32
Размер тела	12–15 мм	18–25 мм
Продолжительность периода созревания	21 день	16–17 дней
Продолжительность жизни	28–60 дней	5 лет
Длительность периода вскармливания маточным молочком	3 дня	5 дней
Репродуктивная функция	репродуктивные органы не развиты	до 160 тыс. яиц за летний сезон



процесса старения предложено множество теорий, которые отражают возрастные нарушения различных биологических систем, но ни одна из гипотез не может дать исчерпывающее объяснение механизма, по которому происходит старение. Однако предполагается, что в основе данного процесса лежат генетические механизмы, что убедительно показано на таких модельных объектах, как дрожжи, нематода, дрозофила и мышь, а также на новом модельном животном генетики старения – голом землекопе. Многочисленные исследования позволили выявить генетические маркеры старения, т.е. те гены, экспрессия которых изменяется с возрастом во всех клетках без исключения. Функция белков, кодируемых данными генами, связана с обеспечением жизненно важных клеточных процессов, таких как регуляция клеточного цикла и репарация поврежденных клеточных структур. Существуют и другие гены, экспрессия которых изменяется с возрастом. Однако еще предстоит доказать, характерны ли эти изменения для узкоспециализированной группы клеток или для всех клеток организмов разных таксономических групп. Одним из основных генетических подходов к изучаемой проблеме остается определение полиморфизмов, ассоциированных с ускоренным или, наоборот, замедленным старением. Главным методом, по-

средством которого осуществляется такой поиск, является метод GWAS. С помощью данного метода могут проводиться масштабные популяционные исследования геномов многих людей, итогом которых может стать разработка и внедрение генетического паспорта активного долголетия и продолжительности жизни. Генетический паспорт – это индивидуальная база ДНК-данных, содержащая информацию об уникальных генетических особенностях каждого человека. Он может стать основой для перехода к предиктивной медицине, базирующейся на профилактике возникновения, а не лечении уже появившихся возрастных заболеваний. Это позволит достичь увеличения периода активного долголетия для каждого человека (Баранов, 2010).

Несмотря на генетическую обусловленность старения, важная роль в регуляции данного процесса принадлежит эпигенетическим механизмам, влияющим на экспрессию генов без изменения нуклеотидной последовательности ДНК. Предполагается, что главную роль в эпигенетической регуляции играет метилирование. Эпигенетические механизмы находятся под влиянием воздействия среды, поэтому темпы старения определяются факторами окружающей среды, которые могут как ускорить, так и замедлить старение.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Анисимов В.Н.* Молекулярные и физиологические механизмы старения. СПб., 2008. 467 с. [*Anisimov V.N. Molekulyarnye i fiziologicheskie osnovy stareniya. SPb., 2008. 467 s.*].
- Анисимов В.Н., Соловьёв М.В.* Эволюция концепций в геронтологии. СПб., 1999. 130 с. [*Anisimov V.N., Solov'yov M.V. Evolutsiya kontseptsii v gerontologii. SPb., 1999. 130 s.*].
- Баранов В.С., Глотов О.С., Баранова Е.В.* Геномика старения и предиктивная медицина // Успехи геронтологии. 2010. Т. 23. Вып. 3. С. 329–338 [*Baranov V.S., Glotov O. S., Baranova E.V. Genomika stareniya i predictivnaya meditsina // Uspekhi gerontologii. 2010. T. 23. Vyp. 3. S. 329–338*].
- Баранов В.С., Глотов О.С., Баранова Е.В.* Новые генетические и эпигенетические подходы в геронтологии // Успехи геронтологи. 2014. Т. 27. Вып. 2. С. 247–256 [*Baranov V.S., Glotov O.S., Baranova E.V. Novye geneticheskie i epigeneticheskie podkhody v gerontologii // Uspekhi gerontologii. 2014. T. 27. Vyp. 2. S. 247–256*].
- Ванюшин Б.Ф.* Эпигенетика сегодня и завтра // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. Вып. 4/2. С. 805–832 [*Vanyushin B.F. Epigenetika segodnya i zavtra // Vavilovskij zhurnal genetiki i selektsii. 2013. T. 17. Vyp. 4/2. S. 805–832*].
- Волкова О.* Преодолевшие старение. Ч. II. Дети подземелья // Биомолекула. 2016. (<https://biomolekula.ru/.../preodolevshie-starenie-chast-ii-deti-podzemelia>) [*Volkova O. Preodolevshie starenie.Chast' II. Deti podzemel'ya // Biomolekula, 2016. (https://biomolekula.ru/.../preodolevshie-starenie-chast-ii-deti-podzemelia)*].
- Жимулёв И.Ф.* Общая и молекулярная генетика. Новосибирск, 2007. 479 с. [*Zhimulyov I.F. Obshchaya i molekulyarnaya genetika. Novosibirsk, 2007. 479 s.*].
- Мечников И.И.* Этюды оптимизма. М., 1907. 327 с. [*Mechnikov I.I. Etyudy optimizma. M., 1907. 327 s.*].
- Москалёв А.А.* Генетика и эпигенетика старения и долголетия // Экологическая генетика. 2013. Т. 11. Вып. 1. С. 3–11 [*Moskalyov A.A. Genetika i epigenetika stareniya i dolgoletiya // Ekologicheskaya genetika, 2013. T. 11. Vyp. 1. S. 3–11*].
- Москалёв А.А.* Перспективные направления генетики старения и продолжительности жизни // Успехи геронтологии. 2009. Т. 22. Вып. 1. С. 92–103 [*Moskalyov A.A. Perspektivnye napravleniya genetiki stareniya i prodolzhitel'nosti zhizni // Uspekhi gerontologii. 2009. T. 22. Vyp. 1. S. 92–103*].
- Москалёв А.А.* Как победить свой возраст? Восемь уникальных способов, которые помогут достичь долголетия. М., 2016. 47 с. [*Moskalyov A.A. Kak pobedit' svoj vozrast? Vosem' unikal'nykh spo-*

- sobov, kotorye pomogut dostich dolgoletiya. M., 2016. 47 s.].
- Оловников А.М. Принцип маргинотомии в матричном синтезе полинуклеотидов // Докл. АН. 1971. Т. 201. С. 1496–1499 [Olovnikov A.M. Prinzip marginotomii v matrichnom sintese polynucleotidov // Dokl. AN. 1971. T. 201. S. 1496–1499].
- Скулачев М.В. Скулачев В.П. Фенюк Б.А. Жизнь без старости. М., 2013. 256 с. [Skulachev M.V., Skulachev V.P., Fenyuk B.A. Zhizn' bez starosti. M., 2013. 256 s.].
- Трубицын А.Г. Объединенная теория старения // Успехи геронтологии. 2012. Т. 25. Вып. 4. С. 563–581 [Trubitsyn A.G. Ob'edinennaya teoriya stareniya // Uspekhi gerontologii. 2012. T. 25. Vyp. 4. S. 563–581].
- Atwood C.S., Hayashi K., Meethal S.V., Gonzales T., Bowen R.L. Does the degree of endocrine dyscrasia post-reproduction dictate post-reproductive lifespan? Lessons from semelparous and iteroparous species // GeroScience. 2017. Vol. 39. P. 103–116.
- Carneiro M.C., Pimenta de Castro I., Ferreira M.G. Telomeres in aging and disease: lessons from zebrafish // Dis Model Mech. 2016. Vol. 9(7). P. 737–748.
- Greider C.W., Blackburn E.H. Identification of specific telomere terminal transferase activity in Tetrahymena extracts // Cell. 1985. Vol. 43. P. 405–413.
- Gonzalo S., Kreienkamp R.. DNA repair defects and genome instability in Hutchinson-Gilford progeria syndrome // Curr. Opin. Cell Biol. 2015. Vol. 34. P. 75–83.
- Oshima J., Sidorova J.M., Monnat R.J. Werner syndrome: Clinical features, pathogenesis and potential therapeutic interventions // Ageing Research Reviews. 2017. Vol. 173. N 2. P. 471–478.
- Pal S., Tyler J. Epigenetics and aging // The Advancement of science. 2016. Vol. 25. P. 4903–4913.
- Spannhoff A., Kim Y.K., Raynal N. J.-M., Gharibyan V., Su M.B., Zhou Y.-Y., Li J., Castellano S., Sbardella G., Issa J.P., Bedford M.T. Histone deacetylase inhibitor activity in royal jelly might facilitate caste switching in bees // EMBO Reports. 2011. Vol. 12. N 3. P. 238–243.

Поступила в редакцию / Received 22.12.2017  
Принята к публикации / Accepted 10.01.2018

## GENETIC AND EPIGENETIC MECHANISMS OF AGING

M.A. Monakhova<sup>1</sup>, N.I. Akimova<sup>2</sup>, Z.G. Kokaeva<sup>3</sup>

Aging is a systematic process, which affects different levels of biological organization. Some theories are discussed in this article. There are autointoxicational, telomeric, free-radical, genetic and epigenetic theories. Special attention is paid to genetic mechanisms of aging and longevity. Authors give different examples, which illustrate genetic determination of this process (salmon fishes, naked mole-rat and human diseases of accelerated aging). Genetic and epigenetic mechanisms of regulation of aging are discussed in this article. The final part of present article contains analysis of modern directions of research on the aging process.

**Key words:** theories of aging, regulation of aging, longevity, progeria, genes-candidates of aging, epigenetic mechanisms.

<sup>1</sup> Monakhova Margarita Aleksandrovna, Department of Genetics, School of Biology, Lomonosov Moscow State University (monakhova@list.ru); <sup>2</sup> Akimova Nayaliya Igorevna, Department of Genetics, School of Biology, Lomonosov Moscow State University (akimovanata@mail.ru); <sup>3</sup> Kokaeva Zarema Grigorevna, Department of Genetics, School of Biology, Lomonosov Moscow State University (zaremak@inbox.ru).

УДК 595.76 (470.22)

## К ФАУНЕ КСИЛОФИЛЬНЫХ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA, COLEOPTERA), СОБРАННЫХ СТВОЛОВЫМИ ЭКЛЕКТОРАМИ НА ВАЛЕЖЕ ОСИНЫ В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

А.В. Полевой<sup>1</sup>, Н.Б. Никитский<sup>2</sup>, А.В. Руоколайнен<sup>3</sup>

Сто сорок четыре вида жесткокрылых собраны с использованием стволовых эклекторов на валеже отпада осины различной давности в заповеднике Кивач Республики Карелия. Выявлен ряд редких и малоизвестных видов, включая восемь неизвестных ранее с территории Республики и один, впервые отмеченный на территории России. В представленном списке наиболее интересные находки дополнены подробными сведениями по распространению и биологии, а также данными о возможных связях с дереворазрушающими грибами-макромицетами.

**Ключевые слова:** жесткокрылые, мертвая древесина, осина, Республика Карелия.

Фауна жесткокрылых Карелии может считаться сравнительно неплохо изученной во многом благодаря работам финских исследователей, которые, начиная с конца XIX столетия, опубликовали ряд обширных фаунистических списков, в основном по материалам, собранным в южных районах республики (Porpius, 1899; Palmén, 1946). Более поздние исследования по большей части касаются отдельных таксономических или экологических групп, а также некоторых заповедных территорий (Титова, 1959; Макаров, Шорохов, 1986; Узенбаев и др., 1986; Яковлев и др., 1986; Мозолевская и др., 1991; Rutanen, Kashevarov, 1997). Следует также отметить ряд общих публикаций фаунистической направленности, включающих, помимо других отрядов и списки Coleoptera (Yakovlev et al., 2000; Хумала, Полевой, 2009; Yakovlev et al., 2014).

Ксилофильные группы жесткокрылых всегда привлекали особое внимание, поскольку изучение этих насекомых как вредителей леса имеет большое практическое значение. В последнее время интерес еще более возрос, но уже в связи с изучением биоразнообразия и факторов, негативно на него влияющих (Martikainen et al., 1996). Редкие и уязвимые виды ксилофильных жесткокрылых затрагиваются не только во многих из упомянутых выше публикаций, но и в ряде специализированных работ (Полевой и др., 2009; Хумала, Полевой, 2015; Yakovlev et

al., 1995). Особо следует остановиться на видах, связанных с мертвой древесиной осины. Уменьшение площади старых лесов и целенаправленное искоренение осины привело к тому, что многие из этих видов в соседних скандинавских странах в последнее время стали чрезвычайно редки или исчезли, в то время как в Карелии их популяции пока достаточно стабильны (Yakovlev et al., 1995; Siitonen, Martikainen, 1994; Siitonen et al., 1996).

В 2015 г. в заповеднике Кивач мы начали исследования ксилофильных групп насекомых с помощью стволовых эклекторов. Ловушки такого типа имеют ряд преимуществ по сравнению с другими методами и довольно широко используются (Alinvi et al., 2007), однако примеры их применения в естественных условиях (*in situ*) не так многочисленны (Økland, 1999; Halme et al., 2013).

### Материал и методы

Исследования проводили в заповеднике Кивач, расположенном в центральной части Карелии, в 90 км к северу от Петрозаводска (62°28' N, 33°95' E). Для сборов использовали специализированные ловушки – стволовые эклекторы (Polevoi, Pilipenko, 2016). В 2015 г. были установлены 5 ловушек на валеже осины (*Populus tremula* L.) текущего года (давность отпада 0 лет), в 2016 г. – 14 ловушек на валеже

<sup>1</sup> Полевой Алексей Владимирович – ст. науч. сотр. Института леса ФИЦ КарНЦ РАН, канд. биол. наук (alexei.polevoi@krc.karelia.ru); <sup>2</sup> Никитский Николай Борисович – ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, профессор, докт. биол. наук (nnikitsky@mail.ru); <sup>3</sup> Руоколайнен Анна Владимировна – ст. науч. сотр. Института леса ФИЦ КарНЦ РАН, канд. биол. наук (annaruo@krc.karelia.ru).

осины различной давности отпада (от 1 до 16 лет). Давность отпада определяли дендрохронологическими методами (Shorokhova et al., 2016). Ловушки устанавливали в вершинной, срединной или комлевой частях ствола. Если один и тот же ствол использовали два года подряд, позиция ловушки на стволе менялась. Для каждого ствола фиксировали ряд параметров (табл. 1), а также регистрировали видовой состав дереворазрушающих грибов-макромицетов (табл. 2). Ловушки работали с 25 апреля по 28 сентября, проверку осуществляли один раз в месяц. До видового уровня были определены все Coleoptera кроме представителей семейства Staphylinidae, обработанных только частично. Материалы (насекомые и образцы грибов) хранятся в коллекции и гербарии Института леса КарНЦ РАН (г. Петрозаводск).

Для анализа возможных связей с грибами использовали непараметрический коэффициент

корреляции Спирмена ( $r_s$ ). Статистическую обработку проводили в программе PAST (Hammer et al., 2001).

### Результаты

В сборах идентифицированы 144 вида жесткокрылых из 31 семейства. Основу фауны (почти 70%) составили представители семейств Leiodidae, Staphylinidae (роды *Scaphisoma* и *Trimium*), Monotomidae, Cerylonidae, Latridiidae. Был зафиксирован ряд редких и малоизвестных видов, в том числе внесенных в Красные книги Карелии и соседних регионов. Восемь видов впервые отмечены для территории Карелии и один впервые для территории России. В представленном ниже списке для каждого вида приведено число экземпляров, зафиксированных в ловушках (номера в соответствии с табл. 1). Наиболее интересные находки дополнены подробными сведениями по распространению и биологии, а также данными о воз-

Т а б л и ц а 1

#### Характеристика исследованного валежа осины

Номер ловушки	Год	Давность отпада (лет)	Диаметр на высоте 1,3 м от основания (см)	Часть ствола	Тип отпада	Класс разложения (Shorokhova et al., 2016)	Покрытие коры (%) на месте ловушки
1	2015	0	33,8	комлевая	бурелом	1	100
2	2015	0	60,5	комлевая	ветровал	2	100
3	2015	0	31	срединная	бурелом	1	100
4	2015	0	41	срединная	бурелом	1	100
5	2015	0	35	вершинная	бурелом	1	100
6	2016	8	29,9	комлевая	ветровал	2	80
7	2016	1	33,8	срединная	бурелом	1	100
8	2016	4	27,4	срединная	ветровал	1	100
9	2016	6	74,5	вершинная	бурелом	1	100
10	2016	1	60,5	срединная	ветровал	2	100
11	2016	1	61,1	комлевая	ветровал	1	100
12	2016	1	54,1	срединная	ветровал	1	100
13	2016	9	41,4	срединная	бурелом	1	70
14	2016	9	41,4	комлевая	бурелом	1	80
15	2016	16	54,1	комлевая	ветровал	1	100
16	2016	10	49,7	срединная	бурелом	2	100
17	2016	7	70,4	срединная	бурелом	2	80
18	2016	10	78,7	вершинная	бурелом	1	100
19	2016	5	36,9	комлевая	бурелом	1	100

**Виды дереворазрушающих грибов-макромицетов, зарегистрированные на исследованном валеже осины.  
Номенклатура приведена по Index Fungorum (2017)**

Номер ловушки	Виды грибов
1	<i>Phellinus tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev et P.N. Borisov, <i>Cylindrobasidium laeve</i> (Pers.) Chamuris
2	<i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Ryvarden, <i>Phellinus populicola</i> Niemelä, <i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.) Pouzar, <i>Cylindrobasidium laeve</i>
3	не учитывались
4	не учитывались
5	не учитывались
6	<i>Armillaria cepistipes</i> Velen., <i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst., <i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr., <i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst., <i>Oxyporus corticola</i> , <i>Phellinus tremulae</i> , <i>Xenasma rimicola</i> (P. Karst.) Donk, <i>Amphinema byssoides</i> (Pers.) J. Erikss., <i>Botryohypochnus isabellinus</i> (Fr.) J. Erikss., <i>Kurtia argillacea</i> (Bres.) Karasiński, <i>Resinicium bicolor</i> (Alb. et Schwein.) Parmasto, <i>Tomentella badia</i> (Link) Stalpers, <i>T. bryophila</i> (Pers.) M. J. Larsen, <i>T. crinalis</i> (Fr.) M. J. Larsen, <i>T. lapida</i> (Pers.) Stalpers
7	<i>Phellinus tremulae</i> , <i>Cylindrobasidium laeve</i>
8	<i>Pleurotus pulmonarius</i> (Fr.) Quél., <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Phellinus tremulae</i> , <i>Chondrostereum purpureum</i>
9	<i>Peziza repanda</i> Wahlenb., <i>Scutellinia scutellata</i> (L.) Lambotte, <i>Lentaria afflata</i> (Lagger) Corner, <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Hyphoderma setigerum</i> (Fr.) Donk, <i>Oxyporus corticola</i> , <i>Phellinus tremulae</i> , <i>Trametes ochracea</i> (Pers.) Gilb. et Ryvarden, <i>Amphinema byssoides</i> , <i>Chondrostereum purpureum</i> , <i>Peniophora incarnata</i> (Pers.) P. Karst.
10	<i>Oxyporus corticola</i> , <i>Phellinus populicola</i> , <i>Chondrostereum purpureum</i> , <i>Cylindrobasidium laeve</i>
11	<i>Phellinus tremulae</i> , <i>Trametes ochracea</i> , <i>Amphinema byssoides</i>
12	<i>Phellinus tremulae</i> , <i>Trametes ochracea</i> , <i>Chondrostereum purpureum</i>
13	<i>Armillaria cepistipes</i> , <i>Hericium cirrhatum</i> (Pers.) Nikol., <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Oxyporus corticola</i> , <i>Phellinus tremulae</i> , <i>Trametes ochracea</i> , <i>Chondrostereum purpureum</i>
14	<i>Armillaria cepistipes</i> , <i>Hericium cirrhatum</i> , <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Oxyporus corticola</i> , <i>Phellinus tremulae</i> , <i>Trametes ochracea</i> , <i>Chondrostereum purpureum</i>
15	<i>Scutellinia scutellata</i> , <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat., <i>Phellinus tremulae</i> , <i>Amphinema byssoides</i> , <i>Tomentella bryophila</i> , <i>T. coerulea</i> Höhn. et Litsch.
16	<i>Otidea onotica</i> (Pers.) Fuckel, <i>Peziza repanda</i> , <i>Armillaria cepistipes</i> , <i>Hericium cirrhatum</i> , <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Ceriophorus squamosus</i> (Huds.) Quél., <i>Mycoacia fuscoatra</i> (Fr.) Donk, <i>Oxyporus corticola</i> , <i>Phellinus tremulae</i> , <i>Trametes ochracea</i> , <i>Dichostereum boreale</i> (Pouzar) Ginns. et M.N.L. Lefebvre, <i>Scytinostroma galactinum</i> (Fr.) Donk, <i>Serpula himantoides</i> (Fr.) P. Karst., <i>Tomentella bryophila</i> , <i>T. stiposa</i> (Link) Stalpers
17	<i>Armillaria cepistipes</i> , <i>Lentaria afflata</i> , <i>Fomes fomentarius</i> , <i>Hyphoderma setigerum</i> , <i>Oxyporus corticola</i> , <i>Trametes ochracea</i> , <i>Subulicystidium longisporum</i> (Pat.) Parmasto
18	<i>Peziza repanda</i> , <i>Scutellinia scutellata</i> , <i>Pleurotus pulmonarius</i> (Fr.) Quél., <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Cerioporus leptcephalus</i> (Jacq.) Zmitr., <i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Oxyporus corticola</i> , <i>Phellinus tremulae</i> , <i>Picipes badius</i> (Pers.) Zmitr. et Kovalenko, <i>Trametes ochracea</i> , <i>Trametes trogii</i> Berk., <i>Amphinema byssoides</i> , <i>Punctularia strigosozonata</i> (Schwein.) P.H.B. Talbot
19	<i>Armillaria cepistipes</i> , <i>Lentaria afflata</i> , <i>Inonotus obliquus</i> (Fr.) Pilát, <i>Oxyporus corticola</i> , <i>Botryohypochnus isabellinus</i> , <i>Coniophora arida</i> (Fr.) P. Karst., <i>C. olivacea</i> (Fr.) P. Karst., <i>Scytinostroma galactinum</i> , <i>Tomentella cinerascens</i> (P. Karst.) Höhn. et Litsch.



можных связях с дереворазрушающими грибами-макромицетами. Систематика и номенклатура дана в соответствии с каталогом палеарктических жесткокрылых (Catalogue..., 2003–2013, 2015, 2016). Природоохранный статус приведен в соответствии с Красными книгами соответствующих регионов (Красная книга ..., 2002; Красная книга ..., 2007; Rassi et al., 2010).

#### Сем. **Carabidae**

*Cychnus caraboides* (Linnaeus, 1758) – 1 экз: лов. № 2.

*Trechus secalis* (Paykull, 1790) – 1 экз: лов. № 16.

*Pterostichus aethiops* (Panzer, 1796) – 6 экз: лов. № 6 (2 экз.), лов. № 10 (2 экз.), лов. № 16 (2 экз.).

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Редок, был отмечен единично в южных районах (Palmén, 1946).

Б и о л о г и я. Характерный лесной вид, предпочитающий хвойные и смешанные леса. Под листьями, во мху, под пучками травы, корой пней и лежащими колодами. Зоофаг. Имаго – подстилочно-почвенные стратобионты зарывающиеся, личинки – подстилочно-почвенные гемикриптобионты (Шарова, 1981). Питается представителями разных групп почвенных беспозвоночных (коллемболы, сеноеды, пауки, сенокосцы, мокрицы, многоножки Chilopoda, проволочники, энхитреиды, дождевые черви, личинки Tipulidae, слизи), предпочитая дождевых червей и голых слизней (Захаров и др., 1989; Сергеева, Грюнталь, 1990). Одногодичный жизненный цикл. Вид с весенним размножением (Lindroth, 1945).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (средняя полоса европейской части), Беларусь, Украина, Европа.

Т и п а р е а л а: Европейский.

*Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) – 1 экз: лов. № 14.

*Pterostichus nigrita* (Paykull, 1790) – 1 экз: лов. № 19.

*Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787) – 8 экз: лов. № 2 (1 экз.), лов. № 9 (4 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.), лов. № 16 (1 экз.).

*Calathus micropterus* (Duftschmid, 1812) – 1 экз: лов. № 2.

*Agonum fuliginosum* (Panzer, 1809) – 2 экз: лов. № 15 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

*Agonum gracile* Sturm, 1824 – 1 экз: лов. № 2.

#### Сем. **Histeridae**

*Paromalus parallelepipedus* (Herbst, 1791) – 5 экз: лов. № 6 (3 экз.), лов. № 17 (2 экз.).

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Возможно не редок в южной части. Ранее отмечался как довольно обычный вид (Palmén, 1946), но современные находки немногочисленны и локальны (Siitonen, Martikainen, 1994). Внесен в Красную книгу Карелии (категория 3, NT).

Б и о л о г и я. Лесной подкорный, скорее эвритопный бореальный вид. В Московской обл. развивается преимущественно под корой сосны и ели (места, заселенные или покинутые короедами), например, *Tomicus piniperda*, *Hylurgops palliatus*, *Polygraphus poligraphus*, *Ips typographus* и *I. sexdentatus* и некоторые др. Отмечен нами также для березы, дуба, осины и ольхи (без короедных поселений). Факультативный хищник, который может питаться разными подкоровыми насекомыми (возможно, и некоторыми другими беспозвоночными), органическими остатками, а также аскомицетами и (или) ассоциированными с ними анаморфными грибами. Иногда отмечается и на трутовых грибах, в частности на *Fomes fomentarius* и *Laetiporus sulphureus*. Имаго встречаются с весны до осени. Личинки развиваются обычно в июле–августе. Зимуют жуки. Как правило, одно поколение. Част (Никитский и др., 1996).

В Карелии отмечался на мертвых осинах (Siitonen, Martikainen, 1994). По нашим данным, предпочитает валеж, зараженный определенными видами грибов: *Fomes fomentarius* ( $r_s = 0,99$ ,  $p < 0,01$ ), *Xenasma rimicola*, *Kurtia argillacea*, *Resinicium bicolor*, *Tomentella badia*, *T. crinalis*, *T. lapida* ( $r_s = 0,73$ ,  $p < 0,01$ ), *Subulicystidium longisporum* ( $r_s = 0,61$ ,  $p < 0,05$ ).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (европейская часть, Кавказ, Сибирь), Беларусь, Украина, Грузия, Казахстан; Европа, Передняя Азия, Китай, Япония.

Т и п а р е а л а. Трансевразийский.

#### Сем. **Ptiliidae**

*Ptenidium nitidum* (Heer, 1841) – 2 экз: лов. № 17.

*Micridium halidaii* (Matthews, 1868) – 1 экз: лов. № 19.

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Отмечается впервые.

Б и о л о г и я. Лесной мицетофильный вид, ксилодетритикол (Koch, 1989a). В лиственных и смешанных лесах. Преимущественно в дуплистых или гнилых снаружи дубах с белой или красно-бурой гнилой древесиной, но развивается и на других лиственных породах. Известен также с хвойных деревьев. Встречается под корой и в древесине таких деревьев. Может развиваться

вместе с муравьями рода *Lasius*. Имаго нами отмечались в Московской обл. с весны до осени; и там нечаст.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Россия (европейская часть, ?Кавказ), Беларусь, Украина; Европа.

**Т и п а р е а л а.** Евро-кавказский.

*Ptiliolium caledonicum* (Sharp, 1871) – 16 экз: лов. № 6 (2 экз.), лов. № 8 (1 экз.), лов. № 11 (1 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 14 (4 экз.), лов. № 16 (3 экз.), лов. № 17 (4 экз.).

*Ptinella aptera* (Guérin-Ménéville, 1839) – 1 экз: лов. № 19.

**П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и.** Отмечается впервые.

**Б и о л о г и я.** Лесной эвритопный и подкорный вид, мицетофил, обитатель растительного детрита (Koch, 1989a). В лесах и парках, в биотопах вдоль рек. По биологии близок к *P. limbata* (Heer, 1841), но встречается также и на хвойных. Под трухлявой корой и в гниющей древесине.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Россия (европейская часть, Кавказ), Беларусь, Украина, Закавказье, Средняя Азия; Северная Африка, Европа, Малая Азия, Северная Америка.

**Т и п а р е а л а.** Голарктический.

*Ptinella johnsoni* Rutanen, 1985 – 3 экз: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 11 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

**П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и.** Отмечается впервые.

**Б и о л о г и я.** Под корой и в гниющей древесине.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Россия: отмечен для средней полосы европейской части; Северная Европа, Северная Америка.

**Т и п а р е а л а.** Голарктический.

*Ptinella tenella* (Erichson, 1845) – 1 экз: лов. № 11.

*Pteryx splendens* Strand, 1960 – 2 экз: лов. № 9.

**П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и.** Отмечается впервые.

**Б и о л о г и я.** Под корой и в гниющей древесине, иногда в подстилке. Довольно редок.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Россия (средняя полоса европейской части), Северная и отчасти Средняя Европа.

**Т и п а р е а л а.** Европейский.

*Pteryx suturalis* (Heer, 1841) – 9 экз: лов. № 6 (1 экз.), лов. № 10 (2 экз.), лов. № 14 (2 экз.), лов. № 16 (2 экз.), лов. № 17 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

*Acrotrichis insularis* (Mäklin, 1852) – 1 экз: лов. № 17.

**П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и.** Отмечается впервые здесь и на территории России в целом.

**Б и о л о г и я.** Эвритопный лесной и грибной вид. На лесных опушках, в садах, заболоченных лесах. В разлагающихся растительных остатках, гнилой листве, в навозе и на падали, в компосте (Koch, 1989a).

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Европа, Северная Африка, Северная Америка, Австралия,

**Т и п а р е а л а.** Голарктико-австралийский.

*Acrotrichis intermedia* (Gillmeister, 1845) – 9 экз: лов. № 14 (1 экз.), лов. № 16 (2 экз.), лов. № 18 (6 экз.).

*Acrotrichis rugulosa* Rosskothén, 1935 – 3 экз: лов. № 17 (1 экз.), лов. № 18 (2 экз.).

**Сем. Leiodidae**

*Anisotoma castanea* (Herbst, 1791) – 1 экз: лов. № 14.

*Anisotoma humeralis* (Herbst, 1791) – 2 экз: лов. № 9 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

*Anisotoma orbicularis* (Herbst, 1791) – 8 экз: лов. № 9 (4 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.), лов. № 17 (2 экз.).

*Agathidium discoideum* Erichson, 1845 – 1 экз: лов. № 9.

*Agathidium nigrinum* Sturm, 1807 – 1 экз: лов. № 15.

*Agathidium nigripenne* (Fabricius, 1792) – 18 экз: лов. № 2 (1 экз.), лов. № 8 (2 экз.), лов. № 9 (3 экз.), лов. № 10 (1 экз.), лов. № 11 (2 экз.), лов. № 13 (4 экз.), лов. № 14 (3 экз.), лов. № 18 (2 экз.).

**П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и.** Видимо, не редок, но ранее отмечался единично (Palmén, 1946, Yakovlev et al., 2000).

**Б и о л о г и я.** Миксомицетофаг и, очевидно, мицетофаг. В лиственных и смешанных лесах, а также в околоречных биотопах. Жуки, по нашим наблюдениям, встречаются обычно под сильно отстающей (а порой и сокоточивой) корой лиственных и хвойных деревьев (отмечен нами в основном под корой осины, ясеня, клена ясенелистного и ели со слизеподобным плазмодием миксомицетов, в частности *Physarum nutans* Pers. на ясене); отмечен также нами на *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis betulina* (Bull.) В.К. Cui [= *Piptoporus betulinus* Bull.] Р. Karst.] и некоторых других грибах, например, *Cerioporus mollis* (Sommerf.) Zmitr. et Kovalenko [= *Datronia mollis* (Sommerf.) Donk] на Урале и в Зауралье (Красуцкий, 2005) и на *Phellinus igniarius* (L.) Quél. в Кировской обл. (Юфеев, 1982). Встречается также во мху, в частности растущем на деревьях. Жуки часто отмечались нами в Московской обл. с апреля до октября. По наблюдениям в Карелии, прослеживается положительная корреляция находок этого вида с грибом



*Chondrostereum purpureum* ( $r_s = 0,56, p < 0,05$ ).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (европейская часть, Кавказ), Беларусь, Украина, Закавказье, Казахстан; Европа, Малая Азия.

Т и п а р е а л а. Евро-кавказско-казахстанско-переднеазиатский.

*Agathidium pisanum* Brisout de Barneville, 1872 – 40 экз.: лов. № 6 (1 экз.), лов. № 9 (4 экз.), лов. № 10 (1 экз.), лов. № 11 (1 экз.), лов. № 13 (16 экз.), лов. № 15 (3 экз.), лов. № 16 (6 экз.), лов. № 17 (3 экз.), лов. № 18 (2 экз.), лов. № 19 (3 экз.).

*Agathidium plagiatum* Gyllenhal, 1810 – 1 экз.: лов. № 9.

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Отмечается впервые.

Б и о л о г и я. Лесной стенотопный вид, миксомицетофил и мицетофил (Koch, 1989a). В Московской обл. отмечен в смешанных лесах. Под зараженной грибами и миксомицетами листвой и рыхлой корой. Жуки иногда встречались в Московской обл. на миксомицетах *Ceratiomyxa fruticulosa* (O.F. Müll.) T. Macbr., *Arcyria incarnata* (Pers.) Pers., *Trichia favoginea* (Batsch) Pers., *Lamproderma echinulatum* (Berk.) Rostaf., *Comatricha nigra* (Pers.) J. Schröt. Большею частью ловится единично в оконные ловушки и здесь очень редок (Никитский и др., 1996).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (европейская часть, Кавказ), Украина, Закавказье; Европа, Передняя Азия.

Т и п а р е а л а. Евро-кавказско-переднеазиатский.

*Agathidium rotundatum* (Gyllenhal, 1827) – 4 экз.: лов. № 17 (1 экз.), лов. № 18 (3 экз.).

*Agathidium seminulum* (Linnaeus, 1758) – 11 экз.: лов. № 6 (3 экз.), лов. № 7 (1 экз.), лов. № 13 (3 экз.), лов. № 14 (2 экз.), лов. № 16 (2 экз.).

*Sciodrepoides alpestris* Jeannel, 1934 – 1 экз.: лов. № 14.

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Отмечается впервые.

Б и о л о г и я. Стенотопный некрофильный, активный нередко в темное время суток вид (Koch, 1989a). В Средней Европе отмечен на теплых склонах, альпийских лугах, указан у входа в пещеры (Koch, 1989a). Встречается в подстилке и на падали. В Московской обл. собраны нами в апреле–июне в основном в оконные ловушки, стоящие на опушках хвойно-мелколиственных лесов. Редок.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (отмечен в средней полосе европейской части, Сибирь,

Дальний Восток), Беларусь, Казахстан; в основном Средняя Европа, Япония.

Т и п а р е а л а. Евро-сибирско-казахстанско-дальневосточный.

*Apocatops nigrita* (Erichson, 1837) – 9 экз.: лов. № 7 (1 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.), лов. № 16 (6 экз.).

Сем. **Staphylinidae**

*Trimium brevicorne* (Reichenbach, 1816) – 119 экз.: лов. № 2 (4 экз.), лов. № 6 (7 экз.), лов. № 7 (2 экз.), лов. № 9 (8 экз.), лов. № 13 (8 экз.), лов. № 14 (20 экз.), лов. № 15 (2 экз.), лов. № 16 (44 экз.), лов. № 17 (13 экз.), лов. № 18 (2 экз.), лов. № 19 (9 экз.).

*Scaphisoma agaricinum* (Linnaeus, 1758) – 58 экз.: лов. № 9 (1 экз.), лов. № 13 (4 экз.), лов. № 14 (4 экз.), лов. № 15 (2 экз.), лов. № 16 (8 экз.), лов. № 17 (6 экз.), лов. № 18 (33 экз.).

*Scaphisoma boreale* Lundblad, 1952 – 74 экз.: лов. № 3 (1 экз.), лов. № 13 (4 экз.), лов. № 14 (34 экз.), лов. № 16 (6 экз.), лов. № 17 (22 экз.), лов. № 18 (7 экз.).

*Scaphisoma inopinatum* Löbl, 1967 – 3 экз.: лов. № 15 (2 экз.), лов. № 18 (1 экз.).

*Scaphisoma subalpinum* Reitter, 1880 – 21 экз.: лов. № 9 (1 экз.), лов. № 13 (4 экз.), лов. № 14 (6 экз.), лов. № 16 (2 экз.), лов. № 18 (6 экз.), лов. № 19 (2 экз.).

Сем. **Lucanidae**

*Ceruchus chrysomelinus* (Hochenwarth, 1785) – 1 экз.: лов. № 9.

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Редок, но может быть довольно обычен локально в подходящих местообитаниях. Неоднократно отмечался в южных районах (Yakovlev et al., 1995, Siitonen et al., 1996, Хумала, Полевой, 2009, Yakovlev et al., 2014). Внесен в Красные книги Карелии (категория 3, VU) и Финляндии (категория EN).

Б и о л о г и я. Приурочен преимущественно к старым хвойным и смешанным лесам, мало затронутым антропогенным воздействием. Развивается во влажных красно-бурых древесных гнилях чаще на валеже различных пород деревьев (Mannerkoski et al., 2010). В Московской обл. отмечен в основном на ели (Никитский и др., 1996) и березе.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (европейская часть, Западный Кавказ (горы), Сибирь), Беларусь, Украина; в основном Северная и Средняя Европа.

Т и п а р е а л а. Евро-кавказско-сибирский (борео-монтанный).

*Platycerus caprea* (De Geer, 1774) – 1 экз.: лов. № 17.

Сем. **Scirtidae**

*Contacyphon padi* (Linnaeus, 1758) – 5 экз.: лов. № 6 (2 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 16 (2 экз.).

*Contacyphon punctipennis* (Sharp, 1872) – 1 экз.: лов. № 19.

*Contacyphon variabilis* (Thunberg, 1787) – 3 экз.: лов. № 7.

Сем. **Eucnemidae**

*Hylis procerulus* (Mannerheim, 1823) – 1 экз.: лов. № 14.

Сем. **Throscidae**

*Aulonothroscus laticollis* (Rybiński, 1897) – 1 экз.: лов. № 10.

Предыдущие находки в Карелии. Единственная находка из заповедника Кивач (Siitonen et al., 1996). Вид внесен в Красную книгу Карелии (категория 4, DD) и Финляндии (категория CR).

**Биология.** Развивается в сильно разложившейся (по типу бурых гнилей), мягкой древесине хвойных (ель) и лиственных (осина, береза) деревьев. Личинки живут обычно в колодах и сваленных стволах деревьев, питаются очень гнилой древесиной или ее соком, возможно, с мицелием грибов (т.е. являются скорее сапро-ксило-мицетофагами). Цикл развития, вероятно, двулетний, хотя возможно и однолетнее развитие. Лёт жуков в Московской обл. обычно с конца мая до июля (Никитский и др., 1996).

**Распространение.** Россия (север и средняя полоса европейской части, Сибирь, Дальний Восток), Беларусь; Северная и Средняя Европа.

**Тип ареала.** Евро-сибирско-дальневосточный.

Сем. **Elateridae**

*Athous subfuscus* (Müller, 1764) – 3 экз.: лов. № 7 (1 экз.), лов. № 9 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.).

*Diacanthous undulatus* (De Geer, 1774) – 3 экз.: лов. № 10 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.), лов. № 16 (1 экз.).

*Denticollis linearis* (Linnaeus, 1758) – 1 экз.: лов. № 2.

*Liotrichus affinis* (Paykull, 1800) – 1 экз.: лов. № 14.

*Paraphotistus impressus* (Fabricius, 1792) – 1 экз.: лов. № 17.

*Ampedus nigrinus* (Herbst, 1784) – 2 экз.: лов. № 9 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.).

*Ampedus nigroflavus* (Goeze, 1777) – 2 экз.: лов. № 17 (2 экз.).

*Ampedus pomorum* (Herbst, 1784) – 1 экз.: лов. № 16.

Сем. **Cantharidae**

*Rhagonycha atra* (Linnaeus, 1767) – 1 экз.: лов. № 16.

*Podistra schoenherri* (Dejean, 1837) – 1 экз.: лов. № 2

*Malthodes brevicollis* (Paykull, 1798) – 1 экз.: лов. № 6.

*Malthodes guttifer* Kiesenwetter, 1852 – 3 экз.: лов. № 6 (1 экз.), лов. № 10 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

*Malthodes spathifer* Kiesenwetter, 1852 – 4 экз.: лов. № 6 (2 экз.), лов. № 16 (2 экз.).

Сем. **Ptinidae**

*Ptilinus fuscus* Geoffroy, 1785 – 2 экз.: лов. № 14.

Сем. **Trogossitidae**

*Ostoma ferruginea* (Linnaeus, 1758) – 1 экз.: лов. № 10.

Сем. **Sphindidae**

*Sphindus dubius* (Gyllenhal, 1808) – 2 экз.: лов. № 17.

*Aspidiphorus orbiculatus* (Gyllenhal, 1808) – 18 экз.: лов. № 4 (1 экз.), лов. № 7 (1 экз.), лов. № 9 (1 экз.), лов. № 10 (2 экз.), лов. № 13 (3 экз.), лов. № 14 (3 экз.), лов. № 17 (6 экз.), лов. № 18 (1 экз.).

Сем. **Nitidulidae**

*Epuraea neglecta* (Heer, 1841) – 1 экз.: лов. № 15.

*Epuraea pygmaea* Gyllenhal, 1808 – 1 экз.: лов. № 8. Развивается под корой хвойных деревьев, заселенных короедами (Никитский и др., 1996).

*Epuraea silacea* (Herbst, 1783) – 4 экз.: лов. № 9 (2 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.).

*Epuraea terminalis* (Mannerheim, 1843) – 22 экз.: лов. № 1 (2 экз.), лов. № 4 (1 экз.), лов. № 5 (4 экз.), лов. № 7 (4 экз.), лов. № 8 (9 экз.), лов. № 11 (1 экз.), лов. № 12 (1 экз.).

*Epuraea thoracica* Tournier, 1872 – 1 экз.: лов. № 11. Вид обитает под корой сосен и елей, заселенных или недавно покинутых короедами (Никитский и др., 1996).

*Epuraea unicolor* (Olivier, 1790) – 2 экз.: лов. № 15 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

*Epuraea variegata* (Herbst, 1793) – 10 экз.: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 14 (2 экз.), лов. № 16 (5 экз.), лов. № 17 (2 экз.).

*Cyllodes ater* (Herbst, 1792) – 3 экз.: лов. № 9.

*Cychramus luteus* (Fabricius, 1787) – 1 экз.: лов. № 6.

*Glischrochilus hortensis* (Geoffroy, 1785) – 10 экз.: лов. № 8 (4 экз.), лов. № 9 (3 экз.), лов. № 15 (3 экз.).

*Glischrochilus quadripunctatus* (Linnaeus, 1758) – 4 экз.: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 9 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

Сем. **Monotomidae**

*Rhizophagus cribratus* Gyllenhal, 1827 – 1 экз.: лов. № 19.

*Rhizophagus dispar* (Paykull, 1800) – 40 экз.: лов. № 1 (2 экз.), лов. № 2 (1 экз.), лов. № 7 (4 экз.), лов. № 8 (1 экз.), лов. № 9 (6 экз.), лов. № 13 (4 экз.), лов. № 14 (3 экз.), лов. № 15 (10 экз.), лов. № 16 (5 экз.), лов. № 18 (4 экз.).

*Rhizophagus fenestralis* (Linnaeus, 1758) – 2 экз.: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.).

*Rhizophagus nitidulus* (Fabricius, 1798) – 2 экз.: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 10 (1 экз.).

*Rhizophagus puncticollis* Sahlberg, 1837 – 35 экз.: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 9 (13 экз.), лов. № 11 (3 экз.), лов. № 13 (2 экз.), лов. № 15 (16 экз.).

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. В основном единично в южных районах (Jakovlev et al., 2014), локально регистрировался массово (Siitonen et al., 1996). Вид внесен в Красные книги Карелии (Категория 3, NT) и Финляндии (категория RE).

Б и о л о г и я. Практически не изучена, вероятно, жуки могут развиваться на различных породах. В Московской обл. в последнее десятилетие отмечался в оконных ловушках, стоящих на ели, березе и осине. В Карелии предпочитает осину, хотя также был отмечен на ели (Полевой и др., 2017). Наши сборы не выявили достоверной связи с каким-либо из видов дереворазрушающих макромицетов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (север и средняя полоса европейской части, Сибирь, Дальний Восток), Беларусь, Украина; Северная Европа, Словакия, Польша, п-ов Корея, Япония.

Т и п а р е а л а. Северо-восточно-евро-сибирско-дальневосточный.

Сем. **Silvanidae**

*Dendrophagus crenatus* (Paykull, 1799) – 6 экз.: лов. № 7 (1 экз.), лов. № 14 (2 экз.), лов. № 17 (2 экз.), лов. № 18 (1 экз.).

*Silvanoprus fagi* (Guérin-Ménéville, 1844) – 3 экз.: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 11 (2 экз.).

Сем. **Cryptophagidae**

*Cryptophagus labilis* Erichson, 1846 – 2 экз.: лов. № 10 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.).

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Отмечается впервые. Внесен в Красную книгу Финляндии (категория VU).

Б и о л о г и я. Для Средней Европы указан, как стенотопный, лесной вид, ксилодетритикол и мицетофаг (Koch, 1989b). Чаше встречается в лиственных лесах и парках, а также на лесных опушках. Развивается под гнилой

корой и в разлагающейся древесине нередко старых лиственных деревьев, особенно осины и дуба, иногда заселенных *Lasius*. Отмечен также в древесных гнилях яблони с муравьями *Myrmica* и иногда на трутовых грибах из рода *Polyporus* (Koch, 1989b), а также грибе *Huipholoma fasciculare* (Huds.) P. Kumm. В Московской обл. довольно редок, здесь жуки встречались нами с июня по август.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (европейская часть, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток), Беларусь, Украина, Закавказье, Европа.

Т и п а р е а л а. Евро-кавказско-сибирско-дальневосточный.

*Atomaria affinis* (Sahlberg, 1834) – 13 экз.: лов. № 6 (2 экз.), лов. № 9 (1 экз.), лов. № 10 (3 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.), лов. № 16 (1 экз.), лов. № 17 (4 экз.).

*Atomaria atrata* Reitter, 1875 – 1 экз.: лов. № 18.

*Atomaria elongatula* Erichson, 1846 – 6 экз.: лов. № 7 (1 экз.), лов. № 12 (1 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Возможно не редок, но впервые обнаружен лишь недавно (Полевой и др., 2017).

Б и о л о г и я. В Московской обл. отмечен в бурой древесной гнили на липе и дубе (Никитский и др., 1996). Применительно к Кавказскому заповеднику указан для бурых древесных гнилей лиственных деревьев, загнивающих веток и грибов (Никитский и др., 2008). Наши сборы не выявили достоверной связи с каким-либо из видов дереворазрушающих макромицетов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (европейская часть, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток), Беларусь, Украина; Северная и Средняя Европа, Малая Азия.

Т и п а р е а л а. Трансевразиатский.

*Atomaria longicornis* Thomson, 1863 – 2 экз.: лов. № 12 (1 экз.), лов. № 16 (1 экз.).

*Atomaria subangulata* J. Sahlberg, 1926 – 1 экз.: лов. № 4.

*Atomaria turgida* Erichson, 1846 – 1 экз.: лов. № 16.

*Atomaria umbrina* (Gyllenhal, 1827) – 1 экз.: лов. № 16.

*Atomaria vespertina* Mäklin, 1853 – 1 экз.: лов. № 4.

Сем. **Erotylidae**

*Dacne bipustulata* (Thunberg, 1781) – 1 экз.: лов. № 15.



Сем. **Cerylonidae**

*Cerylon deplanatum* Gyllenhal, 1827 – 7 экз: лов. № 6 (6 экз.), лов. № 11 (1 экз.).

*Cerylon fagi* Brisout de Barneville, 1867 – 2 экз: лов. № 6 (1 экз.), лов. № 16 (1 экз.).

*Cerylon ferrugineum* Stephens, 1830 – 92 экз: лов. № 2 (1 экз.), лов. № 3 (1 экз.), лов. № 8 (3 экз.), лов. № 9 (10 экз.), лов. № 12 (4 экз.), лов. № 13 (6 экз.), лов. № 14 (2 экз.), лов. № 15 (3 экз.), лов. № 16 (12 экз.), лов. № 17 (30 экз.), лов. № 18 (18 экз.), лов. № 19 (2 экз.).

*Cerylon histeroides* (Fabricius, 1792) – 9 экз: лов. № 2 (1 экз.), лов. № 13 (3 экз.), лов. № 14 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.), лов. № 17 (2 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

Сем. **Endomychidae**

*Endomychus coccineus* (Linnaeus, 1758) – 2 экз: лов. № 13 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.).

Сем. **Corylophidae**

*Orthoperus corticalis* (Redtenbacher, 1845) – 2 экз: лов. № 14 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

*Orthoperus rogeri* Kraatz, 1874 – 11 экз: лов. № 6 (1 экз.), лов. № 8 (1 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 14 (2 экз.), лов. № 15 (5 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

Сем. **Latridiidae**

*Latridius consimilis* Mannerheim, 1844 – 9 экз: лов. № 9 (1 экз.), лов. № 16 (5 экз.), лов. № 18 (3 экз.).

*Latridius hirtus* Gyllenhal, 1827 – 37 экз: лов. № 7 (1 экз.), лов. № 8 (3 экз.), лов. № 9 (1 экз.), лов. № 10 (1 экз.), лов. № 11 (1 экз.), лов. № 13 (15 экз.), лов. № 14 (3 экз.), лов. № 15 (2 экз.), лов. № 16 (1 экз.), лов. № 17 (7 экз.), лов. № 18 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

*Latridius minutus* (Linnaeus, 1767) – 4 экз: лов. № 6 (1 экз.), лов. № 12 (1 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.).

*Enicmus rugosus* (Herbst, 1793) – 53 экз: лов. № 6 (2 экз.), лов. № 7 (1 экз.), лов. № 8 (1 экз.), лов. № 9 (7 экз.), лов. № 10 (3 экз.), лов. № 13 (10 экз.), лов. № 14 (6 экз.), лов. № 15 (4 экз.), лов. № 16 (1 экз.), лов. № 17 (13 экз.), лов. № 18 (3 экз.), лов. № 19 (2 экз.).

*Stephostethus pandellei* (Brisout de Barneville, 1863) – 3 экз: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 14 (2 экз.).

*Stephostethus rugicollis* (Olivier, 1790) – 1 экз: лов. № 2.

*Corticaria crenicollis* Mannerheim, 1844 – 2 экз: лов. № 13 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.).

*Corticaria lapponica* (Zetterstedt, 1838) – 7 экз: лов. № 9 (1 экз.), лов. № 11 (1 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.), лов. № 19 (3 экз.).

*Corticaria longicollis* (Zetterstedt, 1838) – 7 экз: лов. № 3 (2 экз.), лов. № 6 (1 экз.), лов. № 7

(1 экз.), лов. № 10 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

*Corticaria serrata* (Paykull, 1798) – 2 экз: лов. № 13 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

*Corticinara gibbosa* (Herbst, 1793) – 1 экз: лов. № 1.

*Corticarina latipennis* (J. Sahlberg, 1871) – 5 экз: лов. № 6 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.), лов. № 17 (2 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

*Corticarina minuta* (Fabricius, 1792) (= *fuscata* Gyllenhal, 1827) – 2 экз: лов. № 2.

Пре ды ду щ и е на хо д ки в Ка ре ли и. Вероятно обычен, но известен в основном по старым находкам из Южной части республики (Palmen, 1946; Jakovlev et al., 2014).

Б и о л о г и я. Лесной вид, мицетофаг. В Швеции указан для усохших берез, отмечен в остатках кормов диких животных. Единично указан для гриба *Fomes fomentarius*. В Московской обл. нечаст, здесь жуки встречались нам с мая по сентябрь.

По нашим данным, в Карелии предпочитает валеж, зараженный определенными видами грибов: *Armillaria cepistipes* ( $r_s = 0,83, p < 0,01$ ), *Fomes fomentarius* ( $r_s = 0,70, p < 0,01$ ), *Subulicystidium longisporum* ( $r_s = 0,57, p < 0,05$ ) и *Botryohypochnus isabellinus* ( $r_s = 0,56, p < 0,05$ ).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (север и средняя полоса европейской части, Сибирь, Дальний Восток), Беларусь, Северная и отчасти Средняя Европа, Северная Америка.

Т и п а р е а л а. Голарктический.

*Corticarina parvula* (Mannerheim, 1844) (= *obfusca* Strand, 1937); 13 экз: лов. № 7 (1 экз.), лов. № 9 (3 экз.), лов. № 12 (2 экз.), лов. № 13 (1 экз.), лов. № 14 (3 экз.), лов. № 16 (2 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

Пре ды ду щ и е на хо д ки в Ка ре ли и. Отмечается впервые.

Б и о л о г и я. Лесной подкорный вид и мицетофаг (Koch, 1989b). В хвойных и смешанных лесах. В гнилой подстилке, на корнях и свежих пнях елей, также на ветках елей, под отпавшей корой, на покрытом грибами хворосте и под гнилой корой, иногда в листовом опаде. Отмечен единично на грибе *Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J. Schröt. Один из наиболее массовых видов, собираемых в осеннее время в Московской обл. под «чешуйками» коры и в трещинах коры деревьев, особенно в комлевой части живых елей. Отмечен здесь с апреля до октября. По нашим данным, в Карелии предпочитает валеж, зараженный определенными видами грибов: *Trametes ochracea* ( $r_s = 0,61, p < 0,05$ ), *Hericium cirrhatum* ( $r_s = 0,59, p < 0,05$ ).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия (север и средняя полоса европейской части), Беларусь, Северная и Средняя Европа.

Т и п а р е а л а. Европейский.

*Corticarina similata* (Gyllenhal, 1827) – 4 экз: лов. № 12 (2 экз.), лов. № 14 (2 экз.).

Сем. **Ciidae**

*Cis bidentatus* (Olivier, 1790) – 2 экз: лов. № 17 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

*Cis boleti* (Scopoli, 1763) – 7 экз: лов. № 9 (2 экз.), лов. № 13 (5 экз.).

*Cis comptus* Gyllenhal, 1827 – 1 экз: лов. № 18 (1 экз.).

*Cis dentatus* Mellié, 1848 – 3 экз: лов. № 6 (1 экз.), лов. № 14 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

*Cis jacquemartii* Mellié, 1848 – 2 экз: лов. № 11 (1 экз.), лов. № 15 (1 экз.).

*Cis lineatocribratus* Mellié, 1848 – 1 экз: лов. № 4.

*Ennearthron cornutum* (Gyllenhal, 1827) – 2 экз: лов. № 14 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

*Ennearthron palmi* Lohse, 1966 – 1 экз: лов. № 5.

*Dolichocis laricinus* (Mellié, 1848) – 1 экз: лов. № 18.

*Orthocis alni* (Gyllenhal, 1813) – 1 экз: лов. № 9.

*Sulcaxis fronticornis* (Panzer, 1805) – 1 экз: лов. № 13.

Сем. **Melandryidae**

*Orchesia micans* (Panzer, 1793) – 1 экз: лов. № 3.

*Wanachia triguttata* (Gyllenhal, 1810) – 1 экз: лов. № 17.

Сем. **Tenebrionidae**

*Mycetochara flavipes* (Fabricius, 1792) – 1 экз: лов. № 17.

Сем. **Salpingidae**

*Salpingus ruficollis* (Linnaeus, 1760) – 2 экз: лов. № 1 (1 экз.), лов. № 19 (1 экз.).

Сем. **Scaptiidae**

*Anaspis ?-thoracica* (Linnaeus, 1758) – 1 экз: лов. № 17.

Сем. **Cerambycidae**

*Leptura thoracica* Creutzer, 1799 – 3 экз: лов. № 17.

П р е д ы д у щ и е н а х о д к и в К а р е л и и. Редок, отмечался единично в южных районах (Хумала, Полевой, 2015). Внесен в Красную книгу Карелии (категория 3, VU), Ленинградской обл. (категория 2, EN) и Финляндии (категория CR).

Б и о л о г и я. Населяет лиственные и смешанные леса. Заселяет влажную древесину часто крупных лиственных деревьев, еще стоящих или уже сваленных. Личинки большую часть жизни проводят в белой древесной гнили березы, осины, реже дуба, клена, ивы, ольхи, вяза

и некоторых других пород. Зимуют личинки. Окукливаются в мае–июне. Лёт в июне–августе. Цикл развития 2–3-летний.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия: европейская часть, ?-Кавказ, Сибирь, Дальний Восток; Беларусь, Украина, Казахстан; Северная Европа, фрагментарно Средняя Европа, единично Южная Европа, Китай, Монголия, «Корея», Япония.

Т и п а р е а л а. Евро-кавказско-казахстанско-сибирско-дальневосточный.

*Xylotrechus rusticus* (Linnaeus, 1758) – 2 экз: лов. № 17.

*Saperda perforata* (Pallas, 1773) – 2 экз: лов. № 14 (1 экз.), лов. № 17.

Сем. **Brentidae**

*Trichapion simile* (Kirby, 1811) – 3 экз: лов. № 11 (1 экз.), лов. № 14 (2 экз.).

Сем. **Curculionidae**

*Polydrusus tereticollis* (De Geer, 1775) – 1 экз: лов. № 14.

*Brachysomus echinatus* (Bonsdorff, 1785) – 9 экз: лов. № 3 (2 экз.), лов. № 14 (4 экз.), лов. № 16 (3 экз.).

*Rhyncolus ater* (Linnaeus, 1758) – 2 экз: лов. № 9 (1 экз.), лов. № 17 (1 экз.).

*Phloeophagus turbatus* Schönherr, 1845 – 2 экз: лов. № 14.

*Hylurgops palliatus* (Gyllenhal, 1813) – 1 экз: лов. № 12. На сосне и ели.

*Hylastes cunicularius* Erichson, 1836 – 1 экз: лов. № 13. На ели и сосне.

*Dryocoetes autographus* (Ratzeburg, 1837) – 1 экз: лов. № 11. На ели, реже сосне.

*Dryocoetes hectographus* Reitter, 1913 – 2 экз: лов. № 10 (1 экз.), лов. № 11 (1 экз.). На ели.

*Crypturgus hispidulus* Thomson, 1870 – 3 экз: лов. № 2.

*Crypturgus pusillus* (Gyllenhal, 1813) – 3 экз: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 11 (1 экз.), лов. № 12 (1 экз.).

*Trypodendron signatum* (Fabricius, 1792) – 5 экз: лов. № 8 (1 экз.), лов. № 10 (1 экз.), лов. № 11 (3 экз.).

*Anisandrus dispar* (Fabricius, 1792) – 1 экз: лов. № 2.

Благодарим сотрудников заповедника Кивач Екатерину Шорохову, Екатерину Капицу за помощь в организации полевых работ и Анастасию Мамай за помощь в выборе и датировке валежа. Особую благодарность мы выражаем Dr. M. Sörensson (Lund University, Sweden) за помощь в определении Ptiliidae и С.В. Салуку (ГНПО НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам) за помощь в определении части Latridiidae.

Сбор и предварительная обработка материалов, определение грибов и анализ данных выполнялись при поддержке Российского научного фонда (проект № 15-14-10023). Определение жуков осуществлялось при поддержке научно-исследовательского проекта НИ Зоологического музея МГУ; проект: ААА-16-116021660077-3.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

## [REFERENCES]

- Захаров А.А., Бызова Ю.Б., Уваров А.В., Залеская Н.Т., Панина В.В., Мазанцева Г.П., Орлова Т.А., Сергеева Т.К., Суворов А.А., Якушев В.В. Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья. М., 1989. 233 с. [Zakharov A.A., Byzova Ju.B., Uvarov A.V., Zalesskaya N.T., Panina V.V., Mazantseva G.P., Orlova T.A., Sergeeva T.K., Suvorov A.A., Yakushev V.V. Pochvennye bespozvochnnye rekreatsionnykh el'nikov Podmoskov'ya. M., 1989. 233 s.]
- Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные / под ред. Г.А. Носкова. СПб., 2002. 480 с. [Krasnaya kniga prirody Leningradskoj oblasti. T. 3. Zhivotnyye / pod red. G.A. Noskova. SPb., 2002. 480 s.]
- Красная книга Республики Карелия / под ред. Э.В. Ивантера, О.Л. Кузнецова. Петрозаводск, 2007. 368 с. [Krasnaya kniga Respubliki Kareliya / pod red. E.V. Ivantera, O.L. Kuznetsova. Petrozavodsk, 2007. 368 s.]
- Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. 2. Система «Грибы-насекомые». Челябинск, 2005. 213 с. [Krasutskij B.V. Missetofil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya. T. 2. Sistema «Griby-nasekomye». Chelyabinsk, 2005. 213 s.]
- Макаров А.М., Шорохов В.В. К фауне и экологии жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) заповедника Кивач // Фауна и экология членистоногих Карелии / под ред. Е.Б. Яковлева, С.Д. Узенбаева. Петрозаводск, 1986. С. 60–74 [Makarov A.M., Shorokhov V.V. K faune i ekologii zhukov-dolgonosikov (Coleoptera, Curculionidae) zapovednika Kivach // Fauna i ekologiya chlenistonogikh Karelii / pod red. E.B. Yakovleva, S.D. Uzenbaeva. Petrozavodsk, 1986. S. 60–74].
- Мозолевская Е.Г., Галасьева Т.В., Чемерис М.В. Видовой состав и особенности распространения насекомых-ксилофагов в заповеднике Кивач // Энтомологические исследования в заповеднике Кивач / под ред. Е.Б. Яковлева, Е.Г. Мозолевской. Петрозаводск, 1991. С. 66–74 [Mozolevskaya E.G., Galas'eva T.V., Chemeris M.V. Vidovoj sostav i osobennosti rasprostraneniya nasekomykh-ksilofagov v zapovednike Kivach // Entomologicheskie issledovaniya v zapovednike Kivach / pod red. E.B. Yakovleva, E.G. Mozolevskoj. Petrozavodsk, 1991. S. 66–74].
- Никитский Н.Б., Бибин А.Р., Долгин М.М. Ксилофильные жесткокрылые (Coleoptera) Кавказского государственного природного биосферного заповедника и сопредельных территорий. Под ред. А.В. Свиридова. Сыктывкар, 2008. 452 с. [Nikitsky N.B., Bibin A.R., Dolgin M.M. Ksilofilnye zhestkokrylye (Coleoptera) Kavkazskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika i sopredelnykh territoriy. Pod redaktsiej A.V. Sviridova. Syktyvkar, 2008. 452 s.]
- Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области) // Сб. тр. зоологического музея МГУ, том XXXVI / под ред. А.В. Свиридова. М., 1996. С. 1–197 [Nikitsky N.B., Osipov I.N., Chemeris M.V., Semenov V.B., Gusakov A.A. Zhestkokrylye-ksilobionty, micetobionty i plastinchatousye Prioksko-terrasnogo biosfernogo zapovednika (s obzorem fauny etikh grupp Moskovskoj oblasti) // Sb. tr. zoologicheskogo muzeya MGU, tom XXXVI / pod red. A.V. Sviridova. M., 1996. S. 1–197].
- Полевой А.В., Никитский Н.Б., Мандельштам М.Ю., Хумала А.Э. К познанию комплексов насекомых, заселяющих древесину на начальной стадии разложения // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. Т. 220. С. 33–45 [Polevoj A.V., Nikitsky N.B., Mandelshtam M.Yu., Humala A.E. K poznaniyu kompleksov nasekomykh, zaselyayushchikh drevesinu na nachalnoj stadii razlozheniya // Izv. Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. 2017. T. 220. S. 33–45].
- Полевой А.В., Хумала А.Э., Горбач В.В., Узенбаев С.Д. Изменения и дополнения к списку редких и уязвимых видов насекомых Карелии // Тр. Карельского научного центра РАН. 2009. Вып. 8. № 1. С. 90–97 [Polevoj A.V., Humala A.E., Gorbach V.V., Uzenbaev S.D. Izmeneniya i dopolneniya k spisku redkikh i uyazvimykh vidov nasekomykh Karelii // Tr. Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. 2009. Vyp. 8. N 1. S. 90–97].
- Сергеева Т.К., Грюнталь С.Ю. Связи жукелиц рода *Pterostichus* с кормовыми ресурсами // Зоологический журнал. 1990. Т. 69. Вып. 3. С. 32–41 [Sergeeva T.K., Gryuntal' S.Yu. Svyazi zhuzhelits roda *Pterostichus* s kormovymi resursami // Zoologicheskij zhurnal. 1990. Vol. 69. Vyp. 3. S. 32–41].
- Титова Э.В. Короеды хвойного подроста на лесных вырубках Карелии // Исследования по лесовозобновлению в Карелии. Петрозаводск, 1959. С. 110–126 [Titova E.V. Korody khvojnogo podrosta na lesnykh vyrubkakh Karelii // Issledovaniya po lesovozobnovleniyu v Karelii. Petrozavodsk, 1959. S. 110–126].
- Узенбаев С.Д., Бобровских Т.К., Шорохов В.В. Видовой состав и распространение жукелиц (Coleoptera, Carabidae) южной Карелии // Фауна и экология членистоногих Карелии. Петрозаводск, 1986. С. 74–83 [Uzenbaev S.D., Bobrovskikh T.R., Shorokhov V.V. Vidovoj sostav i rasprostranenie zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) yuzhnoi Karelii // Fauna i ekologiya chlenistonogikh Karelii. Petrozavodsk, 1986. S. 74–83].
- Хумала А.Э., Полевой А.В. К фауне насекомых Юго-Востока Карелии // Тр. Карельского научного центра РАН. 2009. Вып. 9. № 4. С. 53–75. [Khumala A.E., Polevoj A.V. K faune nasekomykh Jugo-Vostoka Karelii



- // Tr. Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2009. Вып. 9. N 4. S. 53–75].
- Хумала А.Э., Полевой А.В. Находки редких и примечательных видов насекомых (Insecta) на территории Карелии // Тр. Карельского научного центра РАН. 2015. № 6. С. 19–46 [Humala A.E., Polevoj A.V. Nakhodki redkikh i primechatel'nykh vidov nashekomykh (Insecta) na territorii Karelii // Tr. Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2015. N 6. S. 19–46].
- Шарова И.Х. Жизненные формы жулиц (Coleoptera, Carabidae). М., 1981. 360 с. [Sharova I.H. Zhiznennyye formy zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae). М., 1981. 360 s.].
- Юферев Г.И. Жесткокрылые семейства Leiodidae (Coleoptera) Кировской области // Энтомологическое обозрение. 1982. Т. 61. Вып. 3. С. 523–527 [Yuferev G.I. Zhestkokrylye semeystva Leiodidae (Coleoptera) Kirovskoy oblasti // Entomologicheskoye obozrenie. 1982. Vol. 61. Вып. 3. С. 523–527].
- Яковлев Е.Б., Шорохов В.В., Горбунова В.Н. Материалы к фауне жесткокрылых-ксилофагов Карелии // Фауна и экология членистоногих Карелии / под ред. Е.Б. Яковлева, С.Д. Узенбаева. Петрозаводск, 1986. С. 40–59 [Yakovlev E.B., Shorokhov V.V., Gorbunova V.H. Materialy k faune zhestkokrylykh-ksilofagov Karelii // Fauna i ekologiya chlenistonogikh Karelii / pod red. E.B. Yakovleva, S.D. Uzenbaeva. Petrozavodsk, 1986. S. 40–59].
- Alinvi O., Ball J.P., Danell K., Hjältén J., Pettersson R.B. Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: Comparing window and eclector traps to traditional bark sieving and a refinement // Journal of Insect Conservation. 2007. Vol. 11. P. 99–112.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana, eds.). Vol. 1. Archostemata – Mxophaga – Adephaga. Stenstrup, 2003. 819 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana, eds.). Vol. 2. Hydrophiloidea – Histeroidea – Staphylinoidea. Stenstrup, 2004. 942 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana, eds.). Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Stenstrup, 2006. 690 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana, eds.). Vol. 4. Elateroidea – Derodontoidea – Bostrichoidea – Lymexyloidea – Cleroidea – Cucujoidea. Stenstrup, 2007. 935 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana, eds.). Vol. 5. Tenebrionoidea. Stenstrup, 2008. 670 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana, eds.). Vol. 6. Chrysomeloidea. Stenstrup, 2010. 924 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana, eds.). Vol. 7. Curculionoidea I. Stenstrup, 2011. 373 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, A. Smetana, eds.). Vol. 8. Curculionoidea II. Stenstrup, 2013. 700 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, D. Löbl, eds.). Revised and Updated Edition. Vol. 2. Hydrophiloidea – Staphylinoidea. Leiden/Boston/Stenstrup, 2015. 1702 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera (I. Löbl, D. Löbl, eds.). Revised and Updated Edition. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Leiden/Boston/Stenstrup, 2016. 983 p.
- Halme P., Vartiija N., Salmela J., Penttinen J., Norros V. High within- and between-trunk variation in the nematoceran (Diptera) community and its physical environment in decaying aspen trunks // Insect Conservation and Diversity. 2013. Vol. 6. N 4. P. 502–512.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. P. 1–9.
- Index Fungorum. CABI Database. <http://www.indexfungorum.org>.
- Jakovlev J., Polevoi A., Khumala A. Insect fauna of Zaonezhye Peninsula and adjacent islands // Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia Reports of the Finnish Environment Institute. /eds.: T. Lindholm, J. Jakovlev, A. Kravchenko. Helsinki, 2014. P. 257–338.
- Koch K. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. Bd 1. Krefeld, 1989a. 440 S.
- Koch K. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. Bd 2. Krefeld, 1989b. 382 S.
- Lindroth C.H. Die Fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. I Spezieller Teil // Göteborgs kungliga Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar. 1945. Vol. 4. N 1. P. 1–709.
- Mannerkoski I., Hyvärinen E., Alexander K., Büche B., Campanaro A. 2010. *Ceruchus chrysomelinus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T157641A5114760. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-1.RLTS.T157641A5114760.en>.
- Martikainen P., Siitonen J., Kaila L., Punttila P. Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions: a comparison between Finnish and Russian Karelia // Journal of Applied Entomology. 1996. Vol. 120. P. 257–264.
- Økland B. New rearing records of forest-dwelling Diptera // International Journal of Dipterological Research. 1999. Vol. 10. N 3. P. 143–146.
- Palmén E. Kenntnis der Käferfauna im westlichen Swir-Gebiet (Sowjet-Karelien) // Acta Soc. Fauna. Flora. Fenn. 1946. Vol. 65. N 3. P. 1–195.
- Polevoi A. V., Pilipenko V.E. The first record of *Tipula apicispina* and *Tipula stenostyla* (Diptera, Tipulidae) from Russian Karelia with new data on their bionomics // Zootaxonomica Rossica. 2016. Vol. 25. N 2. P. 380–386.
- Poppius B. Förteckning öfver Ryska Karelens Coleoptera // Acta Soc. Fauna. Flora. Fenn. 1899. Vol. 18(1). P. 1–125.
- Rassi P., Hyvärinen E., Juslén A., Mannerkoski I. The 2010 Red List of Finnish Species. Helsinki, 2010. 685 p.
- Rutanen I., Kashevarov B. Coleoptera of the Nature Reserve Friendship with adjacent primeval forests // Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship. 1997. Vol. 124. P. 257–294.
- Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaia H. Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest // Forest Ecology and Management. 2016. Vol. 377. P. 36–45.
- Siitonen J., Martikainen P. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying *Populus tremula*: a comparison between Finnish and Russian Karelia // Scandinavian Journal of Forest Research. 1994. Vol. 9. P. 185–191.
- Siitonen J., Martikainen P., Kaila L., Mannerkoski I., Rassi P., Rutanen I. New faunistic records of saproxylic Coleoptera, Diptera, Heteroptera, Ho-



moptera and Lepidoptera from the Republic of Karelia, Russia // *Entomologica Fennica*. 1996. Vol. 7. P. 69–76.  
*Yakovlev E.B., Humala A.E., Polevoi A.V.* Records of threatened forest insects in South Russian Karelia since 1950 // *Proceedings of the 9th International Colloquium of the European Invertebrate Survey*, Helsinki, 3-4 September 1993. Threatened species and bioindicators at the pan-European level / ed. I. Valovirta, P.T. Harding, D. Kime. Helsinki, 1995. P. 96–105.

*Yakovlev E., Scherbakov A., Polevoi A., Humala A.* Insect fauna of Paanajärvi National Park and proposed Kalevala National Park with particular emphasis on Saproxyllic Coleoptera, Diptera and Hymenoptera // *Biodiversity of old-growth forests and its conservation in the northwestern Russia* / eds. R. Heikkilä, M. Heikkilä, A. Polevoi, E. Yakovlev. Oulu, 2000. P. 103–157.

Поступила в редакцию / Received 10.11.2017  
 Принята к публикации / Accepted 10.01.2018

## ON THE FAUNA OF SAPROXYLIC AND SOME OTHER COLEOPTERA, COLLECTED WITH TRUNK EMERGENCE TRAPS ON DEAD FALLEN ASPENS IN SOUTH KARELIA

*A.V. Polevoi*<sup>1</sup>, *N.B. Nikitsky*<sup>2</sup>, *A.V. Ruokolainen*<sup>3</sup>

One hundred and forty-four species of Coleoptera were collected with trunk emergence traps set on fallen aspen logs of different time since death in Kivach Nature Reserve, Republic Karelia. The range of rare and remarkable species was found, including eight species new for Karelia and one new for Russia. The list of species is given. The data on distribution, biology and possible association with wood-decaying macrofungi are provided for rare and poorly known taxa.

**Key words:** Coleoptera, dead wood, aspen, Republic Karelia.

**Acknowledgement.** The study was supported by: the Russian Science Foundation (project 15-14-10023) – collecting and preliminary treatment of materials, identification of fungi, data analysis; research project of Zoological museum MLSU (project AAAA-A16-116021660077-3) – identification of Coleoptera. We are grateful to the staff of the Kivach Reserve for assistance in the organization of field work, Ekaterina Shorokhova, Ekaterina Kapitsa and Anastasia Mamai for their help in choosing and dating the logs. We express special gratitude to Dr. M. Sörensson (Lund University, Sweden) for help in identification of the family Ptiliidae and S.V. Saluk (State Scientific Research Center for Biological Resources of the National Academy of Sciences of Belarus) for assistance in determining the family Latridiidae.

<sup>1</sup> Polevoi Alexei Vladimirovich, Forest Research Institute KarRC RAS, Petrozavodsk (alexei.polevoi@krc.karelia.ru); <sup>2</sup> Nikitsky Nikolay Borisovich, Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University (nnikitsky@mail.ru); <sup>3</sup> Ruokolainen Anna Vladimirovna, Forest Research Institute KarRC RAS, Petrozavodsk (annaruo@krc.karelia.ru).

УДК 574.5 (282.05+289)

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ЛИТОРАЛЬНЫХ И СУБЛИТОРАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА В ПРИБРЕЖНЫХ ЛАГУННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

А.П. Столяров<sup>1</sup>

Изучены видовой состав, разнообразие и структура литоральных и сублиторальных макробентосных сообществ в нескольких лагунных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря. Всего в исследованных экосистемах был встречен 51 вид зообентосных животных и 11 видов морских трав и водорослей. Выявлены различия в видовом составе и структуре литоральных и сублиторальных сообществ, что связано в основном с неблагоприятными условиями жизни на литорали (периодическое осушение, распреснение, приливно-отливное волнение и т.д.) и развитием там немногих характерных эврибионтных видов. В сублиторали формируются более разнообразные полимиксные сообщества макробентоса, различающиеся структурой в зависимости от специфических абиотических условий (степень открытости с внешней акваторией, особенности гидрологического и солевого режимов, характер грунта и др.) в каждой лагунной экосистеме. Литоральные виды имели большее сходство в своем распределении, чем сублиторальные, характеризовались меньшей специфичностью и большей эврибионтностью.

**Ключевые слова:** лагунные экосистемы, литоральный и сублиторальный макробентос, видовое разнообразие, структура.

Прибрежные лагуны представляют собой неглубокие прибрежные водоемы, отделенные от моря барьером (порогами, наносными косами, баром) и соединенные с ним (постоянно или временно) одним или несколькими узкими проливами (входами) (Лабай и др., 2014; Kjerfve, 1994). Прибрежные лагуны, как и эстуарии, часто относят к физически контролируемым системам, различающимся гидрологическим режимом, условиями рельефообразования и осадконакопления, характером грунта, соленостью, рН и Eh среды, а также развитием своеобразных сообществ живых организмов (Хлебович, 1974, 2012; Сафьянов, 1987; Бурковский, 2006; Лабай и др., 2014; Комплексные исследования Бабьего моря..., 2016; Столяров, 2012, 2013, 2017; De Wit, 2011; Montagna, 2013). Переходный характер лагунных экосистем (от морских к солоноватоводным, пресноводным и континентальным) определяет их высокую продуктивность (обилие питательных веществ) и в то же время неустойчивость, хрупкость и уязвимость вследствие изменений климатических условий, приливно-отливных явлений, гидрологического и солевого режимов водоема, а также воздей-

ствия антропогенных факторов (Лабай и др., 2014; Kjerfve, Magill, 1989; Basset, Abbiati, 2004; Esteves et al., 2008; Dennison et al., 2009).

В статье Столярова, Мардашовой (2017) основное внимание было уделено изучению структуры сублиторальных макробентосных сообществ в нескольких лагунных экосистемах Кандалакшского залива Белого моря. В настоящем исследовании охвачены все основные биотопы изучаемых лагун (соленый марш, верхняя, средняя, нижняя литораль и сублитораль), а также рассмотрены особенности видового разнообразия и закономерности пространственного распределения литорального и сублиторального макробентоса в этих лагунах.

Макробентос – один из важнейших компонентов биоразнообразия и продуктивности лагунных экосистем, поэтому его изучение актуально и важно с точки зрения биомониторинга и понимания общих процессов формирования и деградации этих уникальных объектов.

### *Материал и методы исследования*

Исследование макробентоса в прибрежных экосистемах лагунного типа проводили летом

<sup>1</sup> Столяров Андрей Павлович – вед. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (macrobenthos@mail.ru).

2013–2016 гг. в районе Биологической станции МГУ (рис. 1). В Ермолинской губе пробы отбирали с 20 литоральных и 9 сублиторальных станций. В лагуне, расположенной в самом куту Кислой губы возле Ершовского озера, отбор проб проводили с 18 и 7, а в небольшой лагуне на выходе из кутовой области за верхними порогами – с 18 и 8 литоральных и сублиторальных станций соответственно. Пробы брали последовательно от кутовых участков исследуемых водоемов в сторону мористых районов, включая верхнюю, среднюю, нижнюю литораль и сублитораль.

В приливно-отливной полосе на каждой станции брали два вида проб – рамками 12,5×12,5 и 25×25 см. Мелкие организмы, такие как *Hydrobia ulvae*, полихеты и олигохеты, собирали на участке 12,5×12,5 см общей площадью 1/64 м<sup>2</sup> до глубины 8–10 см. Организмы средних размеров учитывали под рамкой 25×25 см общей площадью 1/16 м<sup>2</sup> до глубины залегания плотной безжизненной глины (20–35 см). Крупных беспозвоночных, глубоко зарывающихся в грунт (*Arenicola marina* и *Mya arenaria*), учитывали по норкам на площади 1 м<sup>2</sup> и путем выкапывания пробных экземпляров. На нижней литорали (а иногда и на средней) к стандартному отбору проб добавляли отбор в скоплениях *Mytilus edulis*. Дополнительно опре-

деляли проективное покрытие пляжа скоплениями мидий. Грунт, взятый с площади 1/64 и 1/16 м<sup>2</sup>, аккуратно промывали на сите с ячейей 0,5 и 1 мм соответственно.

Сублиторальный макробентос отбирали с помощью дночерпателя Экмана–Берджи с площадью захвата 1/40 или 0,025 м<sup>2</sup> (по два дночерпателя на станцию в Ермолинской губе и по одному в двух лагунах кутовой области Кислой губы). Грунт промывали на сите с ячейей 1 мм.

Пробы просматривали прижизненно в лаборатории. Для расчета биомассы определяли сырой вес организмов. В некоторых случаях биомассу определяли по ранее полученным соотношениям между средними размерами животного и его биомассой.

Параллельно со сбором гидробиологического материала определяли важнейшие параметры среды. С помощью кондуктометра определяли соленость на малой (конец отлива – начало прилива) и полной (конец прилива – начало отлива) воде в придонном слое. Характер грунта определяли визуально на четыре категории: ил, песчаный ил, илистый песок, песок). Измеряли pH и Eh среды, а также глубину в сублиторали (с помощью маркированного конца с якорем).

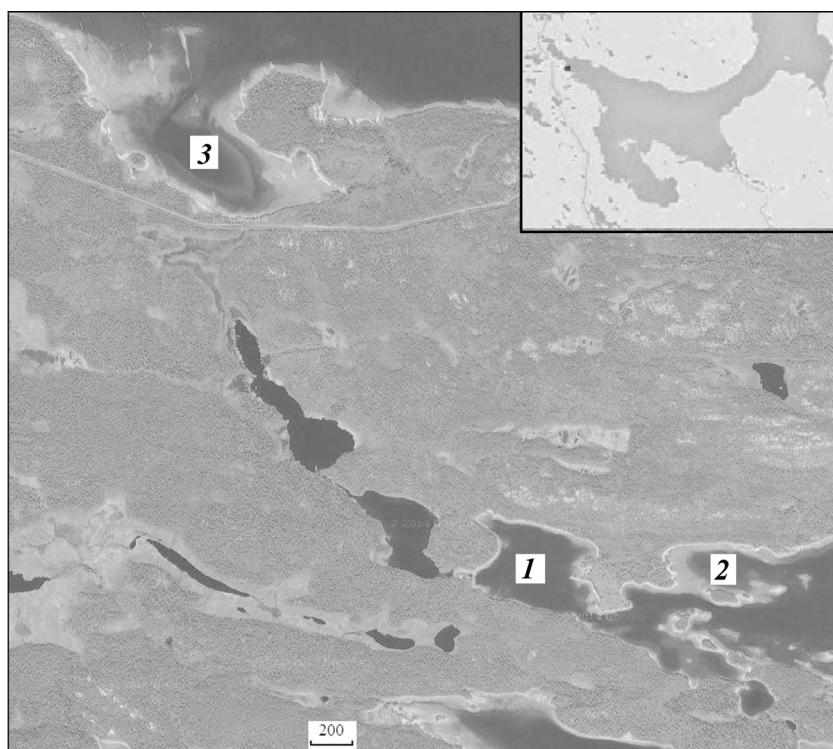


Рис. 1. Картограмма района исследования: 1 – лагуна кутовой области перед верхними порогами рядом с Ершовским озером, 2 – лагуна кутовой области за верхними порогами, 3 – лагуна Ермолинской губы

Для каждой станции были получены значения плотности и биомассы видовых популяций, а также посчитаны индексы видового разнообразия Шеннона (Shannon, Weaver, 1949).

Проведен статистический анализ данных с помощью пакетов прикладных программ PAST ver. 2.17c (Hammer et al., 2001) и SYSTAT 13.1 (Systat Software, Inc., 2009). Для оценки сходства сообществ, формирующихся на разных станциях (количественные данные), проводили кластерный анализ методом среднего присоединения на основе матриц сходства Пианки (Pianka, 1974):

$$a_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^S P_{ik} \times P_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^S P_{ik}^2 \times P_{jk}^2}},$$

где  $P_{ik}$  и  $P_{jk}$  – доля  $k$ -го вида для станций  $i$  и  $j$ ,  $S$  – число видов.

Этот индекс малочувствителен к различиям по редким признакам, что позволяет нивелировать влияние «хвоста» случайных видов.

При проведении кластер-анализа по качественному составу макрозоофитобентоса использовали индекс сходства Дайса–Сьеренсена (Dice, 1945; Sørensen, 1948):

$$K = 2c / (a + b + 2c),$$

где  $c$  – число общих видов для станций  $X$  и  $Y$ ,  $a$  и  $b$  – число видов, отмеченных лишь у одной из станций.

Для выбора приемлемой степени дробности полученных кластеров использовали критерий «значимого сходства», который рассчитывается как верхняя 95%-я доверительная граница среднего сходства. В качестве меры нарушений в структуре бентосных сообществ использовали ABC-индекс (Warwick, 1986; Meire, Dereu, 1990):

$$ABC = \sum_i (B_i - N_i) / W,$$

где  $B_i$  и  $N_i$  – значения (%) накопленных биомассы и численности первых по порядку ( $i$ ) видов,  $W$  – общее число видов.

ABC-индекс может принимать как отрицательные, так и положительные значения. Положительные значения индекса соответствуют нормальным, а отрицательные – нарушенным сообществам. Высокие положительные значения индекса показывают, что доминирование по биомассе выражено значительно сильнее, чем по плотности видовых популяций, а отрицательные значения показывают, что кривая рангового рас-

пределения «вид – обилие» убывает более резко для плотности популяций, чем для биомасс.

## Результаты и обсуждение

**Абиотические условия и характеристика районов исследования.** Губа Кислая, расположенная в 2 км от ББС МГУ (Кандалакшский залив, 66° с.ш. и 33° в.д.), имеет хорошее сообщение с морем (рис. 1). Кут губы отделен от основной части порогами, что затрудняет водообмен с внешней акваторией. Исследование проводили в небольшой лагуне, расположенной в начале порогов и отделенной этими порогами от остальной акватории, а также в лагуне, расположенной за порогами (самый кут губы) и связанной с Ершовским озером узкой перемычкой. Лагунная экосистема Ермолинской губы расположена севернее вышеперечисленных и отделена от основного бассейна Ругозерской губы мелководным порогом. Исследованные экосистемы были примерно одинакового размера (500–600 м) и одинаковой глубины (максимальные глубины 3–5 м).

Сублитораль всех лагун была представлена в основном илами или песчанистыми илами (табл. 1, 2). Наиболее заиленными оказались осадки Ермолинской губы, чаще со значительным содержанием детрита (много полуразложившихся морских трав и водорослей – зостера и фукусы) и запахом сероводорода. Наименее заиленной была лагуна, расположенная возле Ершовского озера, осадки которой представлены в основном песчанистыми илами. Промежуточное положение занимала лагуна в начале порогов кутовой области Кислой губы. Надо отметить, что литорали этих водоемов также несколько различались. В Ермолинской губе была самая пологая и широкая литораль, представленная в основном илами с высоким содержанием алевропелитовой фракции грунта. В лагуне рядом с Ершовским озером литораль была не такой широкой с превалированием песчанисто-илистых и илисто-песчанистых осадков, а в лагуне на выходе из кутовой области литораль была уже предыдущих и характеризовалась в основном мелкозернистыми илистыми песками (табл. 1, 2). Соленость придонной воды во всех лагунах в период взятия проб (июль–сентябрь) была высокой (22–25 ‰), за исключением района кутовой лагуны, примыкающей к Ершовскому озеру, где она снижалась до 15 ‰ (табл. 1, 2).

В табл. 1, 2 представлены показатели основных абиотических факторов исследованных лагунных экосистем.



Т а б л и ц а 1

**Параметры среды в кутовом районе губы Кислой в конце августа – начале сентября 2015 г. (сублитораль), июле 2014 (литораль на выходе) и 2016 гг. (литораль в самом куту)**

Разрез	Станция	Абиотический фактор								
		фракция грунта (%)					рН	Eh	соленость, ‰	глубина, м
		> 1 мм	1–0,5 мм	0,5–0,25 мм	0,25–0,1 мм	< 0,1 мм	в поверхностном слое грунта, мВ	у уреза воды или в придонном слое воды		
Лагуна кутовой области возле Ершовского озера (литораль)										
1	н.л.	2	3	9	61	25	7,9	–40	19–20	
Кут	ср.л.	10	9	12	56	13	7,8	–7		
	в.л.	18	13	18	43	8	6,9	+90		
2	н.л.	15	29	17	33	6	8,1	–30	20–22	
	ср.л.	10	35	17	33	5	8,1	+60		
	в.л.	40	15	8	9	28	7,5	+100		
3	н.л.	24	15	8	42	11	8,1	0;+30	20–22	
	ср.л.	13	16	15	46	10	8,0	0;–20		
	в.л.	15	10	9	58	8	7,3	+100		
4	н.л.	18	6	12	49	15	8,1	–40	20–22	
	ср.л.	2	4	6	60	28	8,0	–50		
	в.л.	28	10	9	45	8	7,3	+50		
5	н.л.	2	5	17	53	23	8,1	–100	22–24	
	ср.л.	3	7	25	54	11	8,0	–50		
	в.л.						7,3	+20		
6	н.л.	24	8	24	39	5	8,1	–50	24–25	
	ср.л.	14	15	32	35	4	8,0	+30		
	в.л.	40	23	21	15	1	7,3	+100		
Лагуна кутовой области возле Ершовского озера (сублитораль)										
1–2	1	5	20	15	30	30	6,9	–115	15	8–9
2	2	25	15	15	15	30	7,3	–130	15	3,5
2	3	5	12	19	44	20	6,8	–30	15	2,5
3	4	1	2	6	63	29	6,9	–30	25	10,5
4	5	2	3	6	39	50	6,7	–100	25	10,5
4–5	6	1	3	5	47	44	6,9	–30	25	5
5–6	7	2	6	20	48	24	7,0	–30	25	4,5
Лагуна кутовой области на выходе (литораль)										
1	н.л.	2	4	2	57	35	8,0	–50	19–20	
Кут	ср.л.	5	2	10	78	5	8,0	–40; –50		
	в.л.	19	19	13	43	6	7,4	–70		
2	н.л.	1	2	2	63	32	7,9	0; –50	19–20	
	ср.л.	2	1	5	74	18	7,8–7,9	+50		
	в.л.	8	7	15	60	10	7,2	–50		

Окончание табл. 1

Разрез	Станция	Абиотический фактор									
		фракция грунта (%)					рН	Еh	соленость, ‰	у уреза воды или в придонном слое воды	глубина, м
		> 1 мм	1–0,5 мм	0,5–0,25 мм	0,25–0,1 мм	< 0,1 мм					
3	н.л.	1	2	2	55	40	7,6	0; –30	20,6		
	ср.л.	1	1	1	47	50	7,6	+50			
	в.л.	7	19	19	37	18	7,3	0; +15			
4	н.л.	1	2	3	30	64	7,4	+50	21		
	ср.л.	2	3	5	60	30	7,1	–180			
	в.л.	3	20	45	30	2	6,9	–80			
5	н.л.	2	1	3	29	65	8,0	+40	19–20		
	ср.л.	3	3	4	33	57	7,8	+30			
	в.л.	3	7	10	78	2	7,4	+20			
6	н.л.	1	1	11	74	13	8,1	0; +30	21–22		
Море	ср.л.	2	8	13	72	5	8,0	+70			
	в.л.	26	34	38	1	1	7,9	+100			
Лагуна кутовой области на выходе (сублитораль)											
1–2	1	1	2	4	46	47	7,0	0	24–25	1,3	
2	2	1	2	34	30	33	6,6	–150	24–25	1,7	
3	3	0	1	3	38	58	6,8	–50	25	2,0	
3	4	16	4	10	25	45	6,8	–130	24–25	2,0	
4	5	2	4	4	28	62	6,9	–130	25	2,3	
4	6	1	1	3	57	38	6,9	–60	25	2,5	
5	7	1	2	6	4	87	6,8	–20	25	2,8	
6	8	4	4	20	63	9	6,8	–30	25	3,8	

Обозначения: н.л. – нижняя литораль, ср.л. – средняя литораль, в.л. – верхняя литораль.

**Видовой состав и общие показатели структуры сообщества.** Всего в исследованных экосистемах был встречен 51 вид зообентосных животных и 11 видов морских трав и водорослей (табл. 3). При этом наибольшего разнообразия достигали полихеты (17 видов), моллюски (10 видов брюхоногих и 5 видов двустворчатых) и ракообразные (6 видов), меньше всего встречено иглокожих (1 вид) и асцидий (1 вид). Значительную роль в сообществе макрозообентоса играли солоноватоводные олигохеты (2 вида) и насекомые (4 вида), что свидетельствует о менее морском характере фауны этих водоемов (табл. 3). Из макрофитов по видовому составу преобладали солончаковые растения, распространенные в основном в соленом марше и верхней литорали (*Juncus atrofuscus*, *Glaux*

*maritima*, *Aster tripolium*, *Salicornia pojarkovae*, *Ruppia maritima* и др.). Морские водоросли (*Fucus vesiculosus*, *Cladophora sericea*) и морская трава *Zostera marina* преимущественное развитие получали в нижней литорали, а также частично в средней и сублиторали. Надо отметить большее развитие zostеры и макрофитов в Ермолинской губе и меньшее в районе губы Кислой (особенно в лагуне, расположенной на выходе из кутовой области) (табл. 3).

В Кислой губе кутового района (рядом с Ершовским озером) были обнаружены 18 сублиторальных и 20 литоральных видов беспозвоночных животных (всего 29 видов зообентосных организмов), в лагуне, расположенной немного мористее, – 21 вид в сублиторали и столько же

Т а б л и ц а 2

## Параметры среды в Ермолинской губе в июле 2013 г. (литораль) и в августе 2014 г. (сублитораль)

Разрез	Станция	Абиотические факторы				
		характер грунта	pH	Eh	соленость, ‰	глубина (м)
			в поверхностном слое грунта, мВ	у уреза воды или в придонном слое воды		
Литораль						
1 (кут)	н.л.	ил			20–21	
	ср.л.	ил				
	в.л.	ил. песок, мелкий песок				
2	н.л.	ил				
	ср.л.	ил, песчанистый ил				
	в.л.	илистый песок				
3	н.л.	ил			20–21	
	ср.л.	ил				
	в.л.	песч. ил, илистый песок				
4	ниж. л.	ил				
	ср.л.	песчанистый ил, ил				
	в.л.	илистый песок				
5	н.л.	ил			19–20	
	ср.л.	песчанистый ил				
	в.л.	илистый песок				
6 (м.б.)	н.л.	илистый песок с ракушей			20–21	
море	ср.л.	ил. песок, мелкий песок				
	в.л.	песок, илистый песок				
Сублитораль						
1 (кут)	1	ил, раст. остатки	6,8	–180	21–22	1
2	2	ил, раст. остатки	7,6	–100	21–22	1,5–2
3	3	ил, раст. остатки	7,0	–180	21–22	2–2,5
4	4	ил, раст. остатки	7,1	–150	21–22	3
5	5	ил, раст. остатки	7,0–7,1	–160	21–22	4–5
6 (м.б.)	6	ил, раст. остатки	7,4	–150	21–22	1
Море	7	ил, раст. остатки	7,2	–150	21–22	1,5–2
Море	8	ил, раст. остатки	7,1	–150	21–22	2,5–3
Море	9	ил, раст. остатки	7,1	–170	21–22	2,5–3

Обозначения: раст. остатки – растительные остатки *Cladophora sericea*, *Zostera marina*, *Fucus vesiculosus* на разных стадиях разложения; м.б. – мидиевая банка.

(21) на литорали (всего 32 вида), в лагунной экосистеме Ермолинской губы было найдено 21 и 25 видов, соответственно (всего 34 вида), т.е. было встречено примерно одинаковое число видов, за исключением самой кутовой части губы Кислой,

где число видов в сублиторали было немного меньше, вследствие ее большей опресненности (табл. 3). Надо отметить, что во всех исследованных лагунах в сублиторали преобладал литорально-сублиторальный комплекс видов. Однако чем





Окончание табл. 3

Макробентос	Лагуна кутовой области перед верхними порогами				Лагуна кутовой области за верхними порогами				Ермолинская губа				
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	
Зообентос													
Кл. Crustacea													
36. <i>Jaera albifrons</i> Leach	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	
37. <i>Gammarus duebeni</i> Liljeborg	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	
38. <i>Pontoporeia femorata</i> Kroyer	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	
39. <i>Crassikorophium bonellii</i> (Milne Edwards)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
40. <i>Atylus carinatus</i> (Fabricius)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
41. <i>Caprella linearis</i> (Linnaeus)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
Кл. Asteroidea													
42. <i>Asterias rubens</i> Olivi	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	
Кл. Ascidiacea													
43. <i>Molgula griffithsii</i> (MacLeay)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
Кл. Insecta													
44. <i>Chironomus salinarius</i> Kieffer	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	
45. <i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	
46. <i>Bezzia nobilis</i> (Winertz)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
47. <i>Orthocladus saxicola</i> Kieffer	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Тип Nematelminthes													
48. <i>Priapulus caudatus</i> Lamark	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
49. <i>Halicryptus spinulosus</i> Siebold	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	
Тип Nemertini													
50. <i>Amphiporus lactifloreus</i> (Johnston)	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	
51. <i>Lineus gesserensis</i> (O. F. Müller)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
Макрофиты (морские травы и водоросли)													
1. <i>Zostera marina</i> Linnaeus	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	
2. <i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	
3. <i>Fucus vesiculosus</i> Linnaeus	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	
4. <i>Fucus distichus</i> Linnaeus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
5. <i>Juncus atrofuscus</i> Rupr.	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	
6. <i>Glaux maritima</i> Linnaeus	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
7. <i>Aster tripolium</i> Linnaeus	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	
8. <i>Salicornia pojarkovae</i> N. Semenova	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	
9. <i>Triglochin maritima</i> Linnaeus	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	
10. <i>Ruppia maritima</i> Linnaeus	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	
11. <i>Puccinellia maritima</i> (Hudson) Parl.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	

Обозначения: «+» – наличие вида, «-» – вид не найден; 1 – сублитораль, 2 – нижняя литораль, 3 – средняя литораль, 4 – верхняя литораль.

больше была связь лагуны с морем и чем мористее она была расположена, тем больше встречалось морских менее эвригалинных сублиторальных видов (в основном полихет, иглокожих, асцидий) (табл. 3). С другой стороны, чем сильнее была зарегулирована лагуна и, соответственно, чем мень-

ше была ее связь с морем и чем больше она была подвержена опреснению и заилению, тем больше было встречено морских эвригалинных и солоноватоводных видов и меньше морских менее эвригалинных видов. В этом ряду наименее зарегулированной (менее опресненной и заиленной) была

лагуна, расположенная на выходе из кутовой области губы Кислой. Наиболее зарегулированными были лагуна кутовой области Кислой губы рядом с Ершовским озером и лагуна Ермолинской губы с обширной приливно-отливной полосой и соленым маршем.

Интегральные показатели структуры сообщества макробентоса (видовое разнообразие, общая плотность, общая биомасса) в Ермолинской губе и в лагуне кутовой области губы Кислой, примыкающей к Ершовскому озеру, преимущественно увеличивались от верхней литорали к средней и нижней и снижались к сублиторали (табл. 4). Сообщества верхней литорали и соленого марша из-за неблагоприятных условий жизни для большинства беспозвоночных животных в этом биотопе (значительное осушение, опреснение, заиление) были существенно обеднены и представлены в основном мелкими эвритопными видами – брюхоногими моллюсками *Hydrobia ulvae*, *Littorina saxatilis*, а также олигохетами *Paranais litoralis* и *Tubificoides benedeni* (табл. 3, 4). Снижение общих показателей структуры сообщества в сублиторали вызвано значительным заилением дна этих водоемов и, как следствие, уменьшением плотности популяций или отсутствием видов, характерных для литорали (*Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *L. saxatilis*, *Mya arenaria*, *Hydrobia ulvae*, *Terebellides stroemi*), при доминировании комплекса менее многочисленных видов *Macoma balthica*, *Littorina littorea*, *Nereimyra punctatata*, *Capitella capitata*, *Arenicola marina*, *Crassikorophium bonnelli*, *Terebellides stroemi*, *Pectinaria koreni*. Надо отметить, что в сублиторали Кислой губы встречено меньше полихет *Nereimyra punctata* и *Pontoporeia femorata*, характерных для губы Ермолинской (табл. 3, 4).

В лагуне, расположенной на выходе из кутовой области, в отличие от рассмотренных выше экосистем, наблюдалось увеличение общих показателей структуры сообщества от верхней литорали к средней, а затем плавное нарастание видового разнообразия и общей биомассы при уменьшении общей плотности популяций макробентоса в нижней литорали и сублиторали (табл. 4). В сублиторали преобладал примерно тот же комплекс видов, что и в предыдущих лагунах – *Macoma balthica*, *Littorina littorea*, *Scoloplos armiger*, *Nereimyra punctata*, *Terebellides stroemi*, *Pontoporeia femorata*, *Harmothoe imbricata*, однако больше было встречено морских менее эвригаллиных видов – *Pectinaria koreni*, *Cryptonatica affinis*, *Molgula griffithsii* (табл. 3, 4). В нижней и средней литорали преобладали *Macoma balthica*, *Littorina*

*littorea*, *Hydrobia ulvae*, *Mya arenaria*, *Arenicola marina*, *Asterias rubens* и меньше *M. edulis*. В верхней литорали, которая была не так сильно заиlena по сравнению с предыдущими лагунами, доминировали брюхоногие моллюски *Littorina saxatilis* и *Littorina littorea*, меньше было встречено мелких олигохет и *Hydrobia ulvae*, характерных для илистой литорали выше рассмотренных лагунных экосистем (табл. 3, 4).

Таким образом, наибольшим разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций в сублиторали характеризуется лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, а наименьшим – лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой, промежуточное положение занимает лагуна Ермолинской губы. В литоральной зоне общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие) в отличие от сублиторали увеличиваются от менее зарегулированных и открытых экосистем (лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы) к более зарегулированным и закрытым системам (лагуна кута губы Кислой и особенно лагуна Ермолинской губы).

**Пространственная структура сообществ (сходство станций).** Среднее сходство сублиторальных станций по качественному составу, плотности видовых популяций макробентоса и биомассе в экосистеме Ермолинской губы было умеренным (соответственно 0,48; 0,43 и 0,43), в лагуне на выходе из кутовой области Кислой губы этот показатель был немного ниже (0,47; 0,39 и 0,28), а в лагунной экосистеме самого кута Кислой губы он был самым низким (0,30; 0,27 и 0,10). Среднее сходство литоральных станций во всех лагунах было примерно одинаковым. По качественному составу и биомассе популяций этот показатель был умеренным: в экосистеме Ермолинской губы – 0,47 и 0,37, в лагуне на выходе из кутовой области Кислой губы – 0,46 и 0,30, в лагунной экосистеме самого кута Кислой губы – 0,49 и 0,39 соответственно. Среднее сходство литоральных станций по плотности популяций для Ермолинской губы, кутовой области Кислой губы и самого кута Кислой губы было относительно высоким – 0,77; 0,63 и 0,78 соответственно. Это свидетельствует о более однородной видовой структуре литоральных сообществ по сравнению с сублиторальными. Кроме того, в сублиторали можно выделить более однородное и, соответственно, более интегрированное сообщество губы Ермолинской по сравнению с таковыми в лагунных

Т а б л и ц а 4

## Структурные показатели макробентосного сообщества в Ермолинской губе Белого моря (Кандалакшский залив) 07–08.2013, 2014 гг.

Интегральные показатели структуры сообщества	Подсистемы и районы эстуарных экосистем									
	1 (кут)	2	3	4	5	6 (м.б.)	7	8	9 (море)	Среднее
Разрез										
Сублитораль										
$S$	7	5	6	6	6	4	7	6	8	6,1±0,4
$N$ , экз./м <sup>2</sup>	1440	1880	4000	1080	560	280	1160	680	1200	1364±366
$B$ , г/м <sup>2</sup>	327	37	35	206	96	1,3	291	34	60	121±41
$H_N$	2,8	1,4	1,2	1,5	2,3	1,8	2,3	2,4	1,9	2,0±0,2
Нижняя литораль										
$S$	9	6	7	9	7	16				9,0±1,5
$N$ , экз./м <sup>2</sup>	12239	3139	6717	9612	17538	8183				9571±2017
$B$ , г/м <sup>2</sup>	369	100	598	271	371	15741				2908±2567
$H_N$	0,7	1,3	0,8	1,2	0,5	2,3				1,1±0,3
Средняя литораль										
$S$	11	5	12	12	5	9				9,0±1,3
$N$ , экз./м <sup>2</sup>	7216	12044	13625	18324	4996	9272				10913±1957
$B$ , г/м <sup>2</sup>	297	78	244	500	196	460				296±65
$H_N$	0,9	1,3	1,1	1,4	0,4	0,8				1,0±0,2
Верхняя литораль										
$S$	2	3	4	4	5	6				4,0±0,4
$N$ , экз./м <sup>2</sup>	3008	832	2368	3392	7104	4096				3091±690
$B$ , г/м <sup>2</sup>	15,4	51,4	55,6	48,8	86,4	54,7				45±8
$H_N$	1,0	1,3	0,9	0,6	0,7	0,8				0,9±0,1

Обозначения:  $S$  – число видов,  $N$  – общая плотность,  $B$  – общая биомасса,  $H_N$  – индекс Шеннона по плотности популяций; м.д. – мидиевая банка (в скобках указаны значения для станций одного разреза).

экосистемах кутовой области Кислой губы, что, вероятно, связано с более стабильными абиотическими условиями в Ермолинской губе (преобладание мягких грунтов, более постоянная соленость воды). В лагуне кута губы (в силу некоторых изменений солености воды) образуется несколько биотопов, заселенных комплексами морских (разной степени эвригалинности) видов, что характерно для водоемов с нестабильной соленостью (Столяров, 2012). В лагуне на выходе из кута губы Кислой соленость менялась незначительно, однако характер грунта в разных участках губы несколько различался, особенно при движении вдоль ее продольной оси, что и обусловило различия в структуре сообществ макробентоса.

При анализе дендрограмм сходства макробентосных литоральных и сублиторальных сообществ (на основе средних показателей плотности или биомасс популяций или по качественному составу) исследованных лагун выявилось высокое сходство литоральных сообществ макробентоса всех лагун, а также сублиторальных сообществ лагуны кута губы Кислой и лагуны, расположенной на выходе из кута при низком сходстве этих сообществ (литоральных и сублиторальных) между собой (рис. 2). Сублиторальное сообщество Ермолинской губы, в значительной степени представленное литоральными видами (моллюсками *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, полихетами *Arenicola marina*, олигохетами *Tubificoides*



Т а б л и ц а 5

**Структурные показатели макробентосного сообщества в Кислой губе  
(Белое море, Кандалакшский залив)**

Интегральные показатели структуры сообщества	Подсистемы и районы эстуарных экосистем						
	Лагуна кута губы Кислой рядом с Ершовским озером (07.2015, 08.2016 гг.)						
Разрез	1 (кут)	2	3	4	5	6 (море)	среднее
Сублитораль							
<i>S</i>	2 (6)	9	4	6	5	5	5,2±0,8
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	1320 (600)	2400	240	1520	640	600	1046±282
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	3,8 (98)	132	3,4	7,4	379	106	104±50
<i>H<sub>N</sub></i>	0,2 (2,3)	2,4	1,9	2	1,8	2,2	1,8±0,3
Нижняя литораль							
<i>S</i>	6	8	8	11	9	9	8,5±0,7
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	7360	23955	14161	14586	19616	18179	16309±2313
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	133	222	1314	412	674	2304	1176±379
<i>H<sub>N</sub></i>	1,01	0,86	0,81	1,01	0,4	2,0	1,0±0,2
Средняя литораль							
<i>S</i>	5	8	7	12	8	6	7,7±1,0
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	3328	25074	17057	20019	16718	20480	17113±3019
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	353	213	227	473	150	243	277±48
<i>H<sub>N</sub></i>	0,65	0,54	0,69	1,19	0,42	0,96	0,74±0,12
Верхняя литораль							
<i>S</i>	2,5	3	5	1,5	3	0	2,5±0,7
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	624	13536	7920	2152	576	0	4135±2227
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	3,2	112	64	2,2	70	0	42±19
<i>H<sub>N</sub></i>	1,2	0,34	0,13	0,11	1,22	0	0,5±0,2
Лагуна кутовой области Кислой губы, мористее 07.2014, 08.2015 гг.							
Разрез	1 (кут)	2	3	4	5	6 (море)	Среднее
Сублитораль							
<i>S</i>	11 (7)	11	4	9	10 (6)	10	8,5±0,9
<i>N</i> , экз./м <sup>2</sup>	2560 (1480)	4560	2760	1720	2960 (1880)	1680	2450±359
<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	141 (254)	125	200	141	47 (670)	45	127±26
<i>H<sub>N</sub></i>	2,7 (2,5)	2	1,1	2,6	1,7 (1,4)	2,7	2,1±0,2

Окончание табл. 3

Разрез	1 (кут)	2	3	4	5	6 (море)	Среднее
Нижняя литораль							
$S$	9	8	9	9	10	8	8,8±0,3
$N$ , экз./м <sup>2</sup>	2826	2356	22381	3924	23748	1921	9526±4294
$B$ , г/м <sup>2</sup>	87	102	140	86	92	170	113±14
$H_N$	2,13	2,17	0,35	2,43	0,33	2,21	1,6±0,4
Разрез	1 (кут)	2	3	4	5	6 (море)	Среднее
Средняя литораль							
$S$	6	11	10	10	6	7	8,3±0,9
$N$ , экз./м <sup>2</sup>	8107	15452	3810	9545	20602	10135	11275±2412
$B$ , г/м <sup>2</sup>	187	167	109	222	202	48	156±27
$H_N$	1,2	0,57	1,43	1,16	0,49	0,31	0,9±0,2
Верхняя литораль							
$S$	3	2	2	6	4	2	3,2±0,6
$N$ , экз./м <sup>2</sup>	900	4800	512	1328	1575	768	1547±650
$B$ , г/м <sup>2</sup>	71	55	25	17	25	10	34±10
$H_N$	1,67	0,24	0,95	1,1	0,4	0,92	0,9±0,2

Обозначения:  $S$  – число видов,  $N$  – общая плотность,  $B$  – общая биомасса,  $H_N$  – индекс Шеннона по плотности популяций; м.д. – мидиевая банка (в скобках указаны значения для станций одного разреза).

*benedeni*), было более сходным с литоральными сообществами исследованных лагун, чем с сублиторальными (рис. 2).

Таким образом, проведенный кластерный анализ свидетельствует о различиях в структуре литоральных и сублиторальных сообществ макробентоса, а также о различиях видового состава и структуры сообществ лагунных экосистем с разным водообменом с внешней акваторией. При этом различия между лагунами по макробентосу гораздо сильнее выражены в сублиторали, чем в приливно-отливных местообитаниях.

**Интеграция видов в сообществе макробентоса.** Аналогичный кластерный анализ по видам, проведенный нами на основе плотности популяций, позволил выделить 6 групп видов, различающихся своим распространением (рис. 3). Надо отметить, что многие виды в той или иной степени встречались во всех лагунах. Первый (28–51) и третий (7–26) комплексы видов были распространены в основном в Ермолинской губе (в сублиторали и на литорали соответственно), второй (5–2) и шестой (13–46) – в лагуне самого кута губы

Кислой (на литорали и в сублиторали соответственно), четвертый (4–16) и пятый (11–37) – в лагуне на выходе из кутового района губы Кислой (литораль и сублитораль соответственно) (рис. 3). Первый, пятый и шестой комплексы видов преимущественное развитие получали в основном в сублиторали, а второй, третий и четвертый комплексы предпочитали литоральные местообитания. Следует отметить, что среди литоральных видов наиболее сходными были комплексы видов Ермолинской губы и кутового района губы Кислой, расположенного рядом с Ершовским озером, а среди сублиторальных – видовые комплексы лагун кутового района губы Кислой (возле Ершовского озера и на выходе из кута). Все это свидетельствует, с одной стороны, о специфических абиотических условиях в каждой экосистеме с характерными для них видовыми комплексами живых организмов, а с другой – подтверждает близость видового состава лагун, имеющих сходную геоморфологию и водообмен с морскими водами. Соответственно, в сублиторали наблюдается постепенное уменьшение морских менее эвригалинных видов,

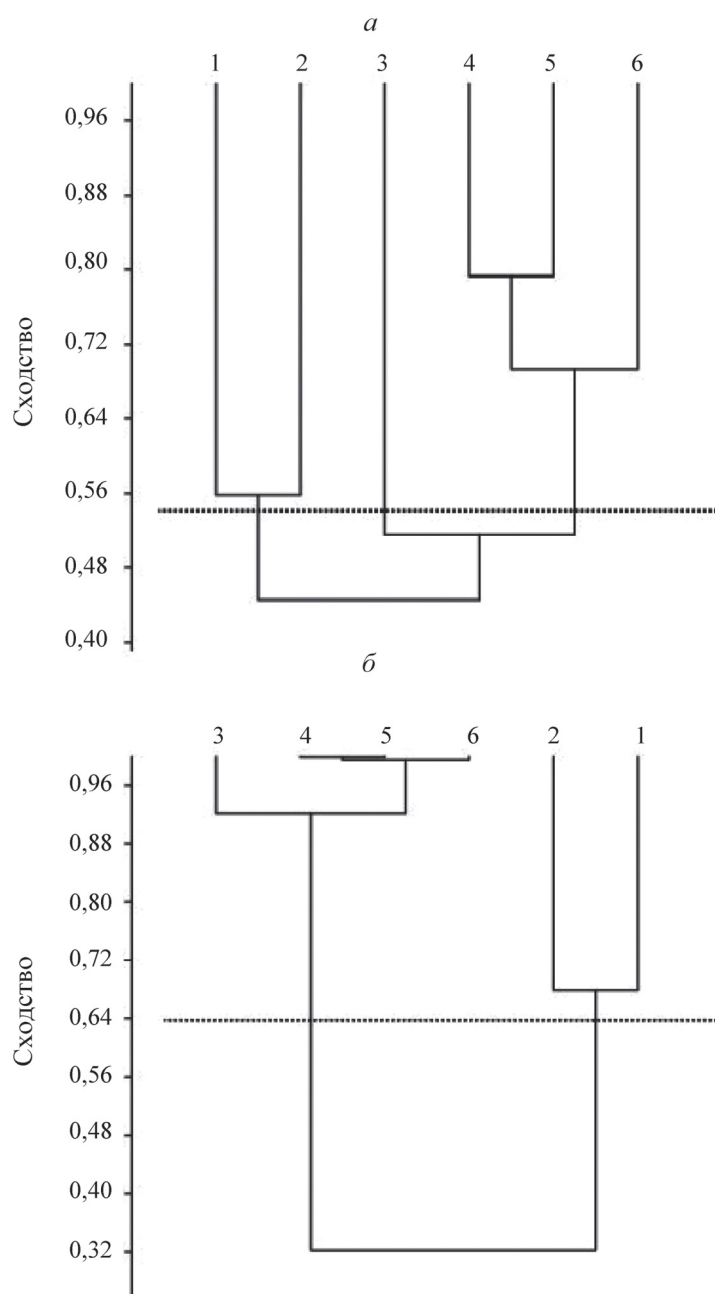


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ по качественному составу макрозоо-фитобентоса (коэффициент Сьеренсена) (а) или по плотности популяций (индекс Пианки) (б); 1, 4 – сообщество сублиторали (1) и литорали (4) лагуны кутовой области перед верхними порогами рядом с Ершовским озером, 2, 5 – сообщество сублиторали (2) и литорали (5) лагуны кутовой области за верхними порогами, 3, 6 – сообщество сублиторали (3) и литорали (6) лагуны Ермолинской губы. Пунктирной линией показан уровень значимого сходства. Нумерация лагун соответствует рис. 1

встреченных на выходе из кутовой области губы Кислой (полихет *Sabellides octocirrata*, *Pholoe minuta*, *Phyllodoce citrina*, морских звезд *Asterias rubens*, асцидий *Molgula giffithsii*), и их замену на литоральные, более эвригалинные и эврито-пные виды, доминирующие в Ермолинской губе

(моллюсков *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis*, полихет *Arenicola marina*, олигохет *Tubificoides benedeni*, *Paranais litoralis*). Литоральные сообщества имели большее сходство видовой структуры по сравнению с сублиторальными – особенно сходны литоральные сообщества

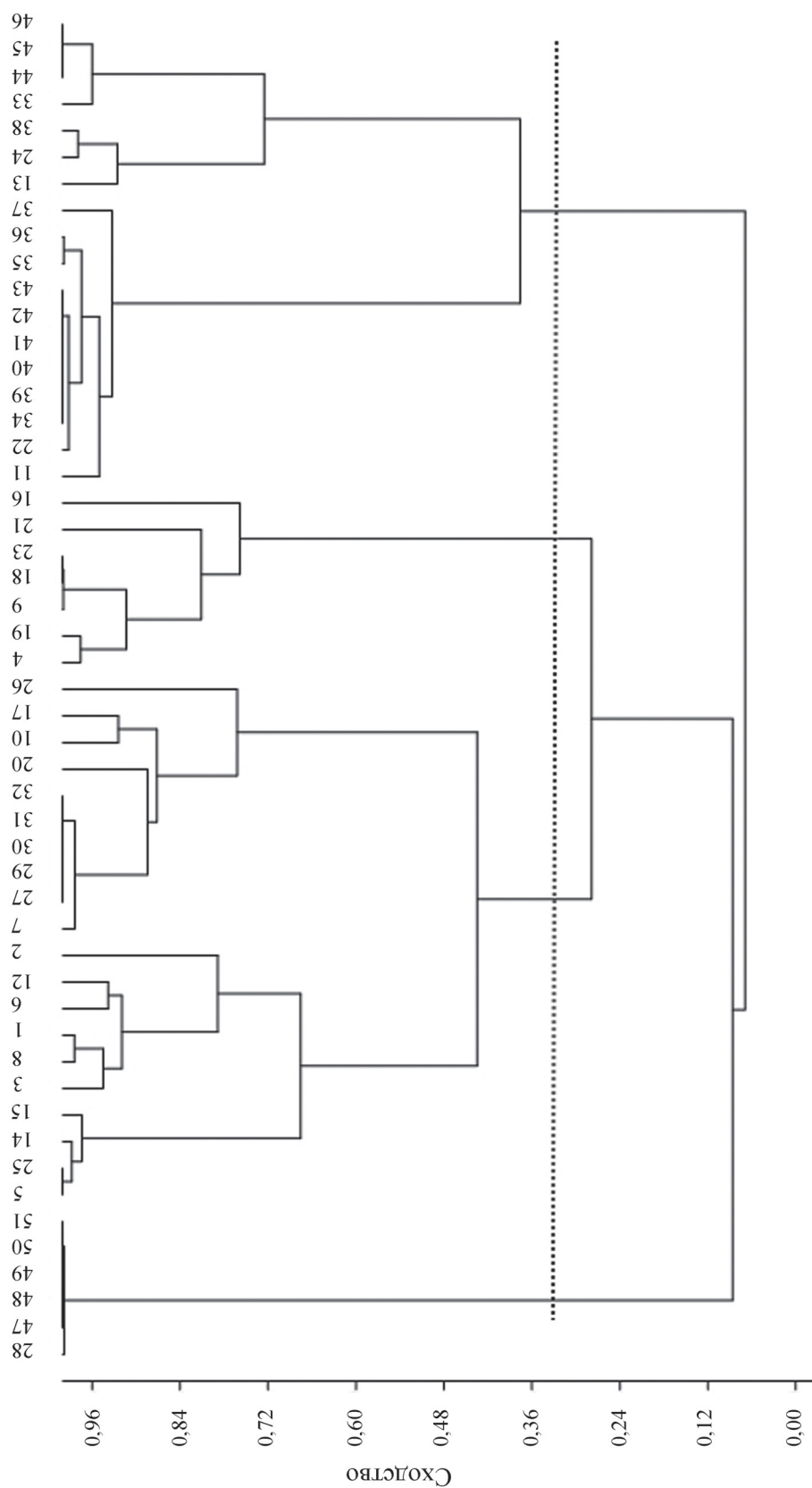


Рис. 3. Дендрограмма сходства видов (индекс Пианки) по плотности популяции макробентоса в исследованных лагунах. Пунктирной линией показан уровень значимого сходства: 1 – *Hydrobia ulvae*, 2 – *Masoma balhica*, 3 – *Littorina littorea*, 4 – *Mya arenaria*, 5 – *Alitta virens*, 6 – *Tubificoides benedeni*, 7 – *Paranais littoralis*, 8 – *Littorina saxatilis*, 9 – *Littorina obtusata*, 10 – *Chironomus salinaris*, 11 – *Pygospio elegans*, 12 – *Mytilus edulis*, 13 – *Scoloplos armiger*, 14 – *Linea gesserensis*, 15 – *Fabricia sabella*, 16 – *Arenicola marina*, 17 – *Cladotanytarsus mancus*, 18 – *Jaera albifrons*, 19 – *Gammarus duebeni*, 20 – *Amphiporus lactifloreus*, 21 – *Asterias rubens*, 22 – *Nereimyra punctata*, 23 – *Pectinaria hyperborea*, 24 – *Micronephthys minuta*, 25 – *Eteone longa*, 26 – *Halicriptus spinulosus*, 27 – *Priapulus caudatus*, 28 – *Onoba aculeus*, 29 – *Bezzia nobilis*, 30 – *Buccinum undatum*, 31 – *Cylichnoidea occulta*, 32 – *Lacuna neritoides*, 33 – *Terebellides stroemi*, 34 – *Caprella linearis*, 35 – *Pontoporeia femorata*, 36 – *Phyllodoce maculata*, 37 – *Harmothoe imbricata*, 38 – *Pectinaria koreni*, 39 – *Phyllodoce citrina*, 40 – *Sabellides octocirrata*, 41 – *Pholoe minuta*, 42 – *Cryptonatica affinis*, 43 – *Molgula griffithsii*, 44 – *Saccoglossus mereschkowskii*, 45 – *Cylichna alba*, 46 – *Nicania montagui*, 47 – *Crassicorophium bonellii*, 48 – *Polydora ciliata*, 49 – *Capitella capitata*, 50 – *Musculus laevigatus*, 51 – *Atylus carinatus*



заиленных приливно-отливных местообитаний Ермолинской губы и лагуны кута губы Кислой, расположенной рядом с Ершовским озером. Также в приливно-отливной полосе в более открытых и соответственно морских экосистемах (лагуна Кислой губы, расположенная на выходе из кутовой области) наблюдалось заселение вышележащих горизонтов литорали морскими менее эвригалными видами, и, наоборот, в менее морских и более отгороженных от моря лагунах заселение нижележащих горизонтов литорали и сублиторали более эвритопными и солоноватоводными видами макробентоса (лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой рядом с Ершовским озером и особенно лагуна Ермолинской губы).

**Нарушение структуры сообщества и АВС-индексы.** В качестве меры нарушений в структуре бентосных сообществ использовался АВС-индекс (Warwick, 1986; Meire, Dereu, 1990; Craeymeersch, 1991). АВС-индекс может принимать как отрицательные, так и положительные значения. Положительные значения индекса соответствуют нормальным, а отрицательные – нарушенным сообществам. Высокие положительные значения индекса в данном случае означают, что доминирование по биомассе выражено значительно сильнее, чем по плотности видовых популяций, а отрицательные значения АВС-индекса означают, что кривая рангового распределения «вид – обилие» убывает более резко для плотности популяций, чем для биомасс.

В Ермолинской губе, бенталь которой очень сильно заилена (за исключением района мидиевой банки, расположенной на выходе из нее), показатели АВС-индексов во всей литоральной зоне были отрицательными и только в районе мидиевой банки в нижней и средней литорали принимали положительные значения (табл. 6). В сублиторали, где доминировали более крупные животные (моллюски *M. balthica*, *L. littorea*, полихеты *A. marina*), индексы в основном принимали положительные значения. Исключение представляет кутовой район (разрезы 2, 3), где индексы были отрицательными или приближались к нулю, что объясняется преобладанием там более мелких брюхоногих моллюсков *H. ulvae* и олигохет *Tubificoides benedeni* (табл. 6). Отрицательные значения АВС-индексов на литорали и в куту сублиторали свидетельствуют о нарушении структуры сообществ макробентоса Ермолинской губы и преобладании там мелких форм бентосных организмов.

В районе кутовой области Кислой губы (2 небольшие лагуны) показатели АВС-индексов в приливно-отливной полосе были отрицательными и

только на выходе из этих небольших лагун в области нижней литорали, где преобладали популяции *Mytilus edulis*, принимали положительные значения (табл. 6). В сублиторали сообщества макробентоса в основном были более разнообразными с менее нарушенной структурой при доминировании более крупных беспозвоночных животных – моллюсков *M. balthica*, *L. littorea*, *N. montagui*, полихет *Terebelides stroemi*, *Scoloplos armiger*, *Pectinaria koreni*, морских звезд *Asterias rubens* и характеризовались в основном положительными значениями АВС-индексов.

Из вышеизложенного следует, что значительная часть губы Ермолинская, а также литоральная зона лагун кутowego района Кислой губы характеризуются нарушенной структурой сообщества, они расположены в районах пониженной гидродинамики и повышенного осадконакопления, а также значительного влияния углеродной нагрузки и солености.

### Заключение

Проведенное нами исследование выявило различия в видовом составе и структуре литоральных и сублиторальных сообществ, что связано в основном с неблагоприятными условиями жизни на литорали (периодическое осушение, распределение, приливно-отливное волнение и т.д.) и развитием там немногих характерных эвритопных видов. В сублиторали формируются более разнообразные полимиксные сообщества макробентоса, различающиеся структурой в зависимости от специфических абиотических условий (степень открытости с внешней акваторией, особенности гидрологического и солевого режимов, характер грунта и др.) в каждой лагунной экосистеме. Надо отметить, что литоральные виды имели большее сходство в распределении по биотопам различных лагун, чем сублиторальные, которые характеризовались большей специфичностью и меньшей эвритопностью. В сублиторали наибольшим разнообразием, общей плотностью и биомассой видовых популяций характеризуется лагуна, расположенная на выходе из кутовой области Кислой губы, а наименьшим – лагуна, расположенная в самом куту губы Кислой, примыкающая к Ершовскому озеру, промежуточное положение занимала лагуна Ермолинской губы. В литоральной зоне общие показатели структуры сообщества макробентоса (общая плотность, биомасса и в меньшей степени видовое разнообразие) в отличие от сублиторальных местообитаний увеличивались от менее зарегулированных и открытых систем (лагуна, расположенная

Т а б л и ц а 6

## Показатели АВС-индексов в различных эстуарных системах

Система	АВС-индекс								
Губа Ермолинская (07–08.2013, 2014 гг.)									
Разрез	1 (кут)	2 (кут)	3 (кут)	4 (кут)	5 (кут)	6 (м.б.)	7 (море)	8 (море)	9 (море)
Сублитораль	+31	+2,5	–4,0	+11,5	+23,0	+9,4	+21,6	+21,7	+5,2
Нижняя литораль	–3,2	–13,0	–4,5	–9,3	–12,5	+13,4	–	–	–
Средняя литораль	–5,7	–7,6	–10,1	–8,7	–26,9	+10,9	–	–	–
Верхняя литораль	–	–	–7,6	–16,3	–13,2	–11,6	–	–	–
Губа Кислая рядом с Ершовским озером (07.2014 г.)									
Разрез	1 (кут)	2	3	4	5	6 (пороги)	–	–	–
Сублитораль	+13,0	+14,0	+8,0	+13,0	–6,6	+26	–	–	–
Нижняя литораль	0	+1,2	+1,7	–8,0	–7,9	+11,0	–	–	–
Средняя литораль	–2,0	–12,0	–7,6	–5,1	–4,4	–9,9	–	–	–
Верхняя литораль	–	–0,5	–5	–	–	–	–	–	–
Губа Кислая, мористее (07–08.2013, 2014 гг.)									
Разрез	1 (кут)	2	3	4	5	6 (море)	–	–	–
Сублитораль	+11,3; +22,8	+4,3	+8,5	+16,4	–3,0; 2,8	+8,5	–	–	–
Нижняя литораль	+0,2	+0,5	–7,2	–7,2	–7,6	+9,9	–	–	–
Средняя литораль	–5,0	–2,0	–0,9	+2,5	–3,3	–9,7	–	–	–
Верхняя литораль	–	–	–	–14,5	–9,7	–	–	–	–

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает недостаточное количество видов для расчета индекса.

на выходе из кутовой области Кислой губы) к более зарегулированным и закрытым экосистемам (лагуна кута губы Кислой возле Ершовского озера и особенно лагуна Ермолинской губы). В приливно-отливной полосе в более открытых и, соответственно, морских системах наблюдалось заселение вышележащих горизонтов литорали морскими менее эвригалными видами, а в более закрытых, опресненных и заиленных экосистемах, наоборот, происходило заселение нижележащих горизонтов литорали и сублиторали более эвритопными и солоноватоводными видами макробентоса. Таким образом, наши ис-

следования свидетельствуют, с одной стороны, о специфических абиотических условиях в каждой экосистеме с характерными для них видовыми комплексами живых организмов, а с другой – подтверждают близость видового состава лагун, имеющих сходную геоморфологию и водообмен с морскими водами. Проведенный анализ АВС-индексов показал, что такие экосистемы имеют тенденцию к формированию сообществ с нарушенной структурой и расположены в районах пониженной гидродинамики, повышенного осадконакопления и значительного влияния углеродной нагрузки и солености.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ  
[REFERENCES]

Бурковский И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М. 2006. 285 с. [*Burkovskij I. V. Morskaya biogeotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem. M. 2006. 285 s.*]

Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т. 12) / Под общ. ред.

- В.О. Мокиевского, А.И. Исаченко, П.Ю. Дгебуадзе, А.Б. Цетлина. М., 2016. 243 с. [Kompleksnyye issledovaniya Vab'ego morya, poluizolirovannoj belomorskoj laguny: geologiya, gidrologiya, biota – izmeneniya na fone transgressii beregov (Tr. Belomorskoj biostantsii MGU. T. 12) / Pod obshch. red. V.O. Mokievskogo, A.I. Isachenko, P.Yu. Dgebuadze, A.B. Tsetlina. M., 2016. 243 s.].
- Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С., Мотылькова И.В., Мухаметова О.Н., Никитин В.Д. Естественная история Сахалина и Курильских островов. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам. Южно-Сахалинск, 2014. 208 с. [Labaj V.S., Atamanova I.A., Zavarzin D.S., Motyl'kova I.V., Mukhametova O.N., Nikitin V.D. Estestvennaya istoriya Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov. Vodoemy ostrova Sakhalin: ot lagun k ozeram. Yuzhno-Sakhalinsk. 2014. 208 s.].
- Сафьянов Г.А. Эстуарии. М., 1987. 190 с. [Saf'yanov G.A. Estuarii. M., 1987. 190 s.].
- Столяров А.П. Структурно-функциональная организация эстуарных экосистем Белого моря: прототипическая модель // Успехи соврем. биол. 2012. Т. 132. № 4. С. 354–369 [Stolyarov A.P. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya estuariykh ekosistem Belogo morya: prototipicheskaya model' // Uspekhi sovrem. biol. 2012. T. 132. № 4. S. 354–369].
- Столяров А.П. Особенности структурной организации сообщества макробентоса в эстуарных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133. № 2. С. 191–208 [Stolyarov A.P. Osobennosti strukturnoj organizatsii soobshchestva makrobentosa v estuariykh ekosistemakh (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Uspekhi sovrem. biol. 2013. T. 133. N 2. S. 191–208].
- Столяров А.П. Эстуарные экосистемы Белого моря. Владимир, 2017. 360 с. [Stolyarov A.P. Estuarne sistemy Belogo morya. Vladimir, 2017. 360 s.].
- Столяров А.П. Особенности структуры и тенденции изменений сообщества макробентоса лагунной экосистемы Ермолинской губы (Кандалакшский залив, Белое море) // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 4. С. 383–399 [Stolyarov A.P. Osobennosti struktury i tendentsii izmenenij soobshchestva makrobentosa lagunnoj ekosistemy Ermolinskoj guby (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Zool. zhurn. 2017. T. 96. № 4. S. 383–399].
- Столяров А.П., Мардашова М.В. Особенности структуры и разнообразие сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2017. Т. 122. Вып. 3. С. 18–27 [Stolyarov A.P., Mordashova M.V. Osobennosti struktury i raznoobrazie soobshchestv makrobentosa v pribrezhnykh lagunnykh ekosistemakh (Kandalakshskij zaliv, Beloe more) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2017. T. 122. Vyp. 3. S. 18–27].
- Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974. 236 с. [Khlebovich V.V. Kriticheskaya solenost' biologicheskikh protsessov. L., 1974. 236 s.].
- Хлебович В.В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб., 2012. 143 с. [Khlebovich V.V. Ekologiya osobi (ocherki fenotipicheskikh adaptatsij zhivotnykh). SPb., 2012. 143 s.].
- Basset A., Abbiati M. Challenges to transitional water monitoring: ecological descriptors and scales // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2004. Vol. 14. P. 1–3.
- Craeymeersch J.A. Applicability of the abundance/biomass comparison method to detect pollution effect on intertidal macrobenthic communities // Hydrobiological Bulletin. 1991. Vol. 24. P. 133–140.
- De Wit, R. Biodiversity of Coastal Lagoon Ecosystems and Their Vulnerability to Global Change // Ecosystems Biodiversity. O. Grillo, G. Venore (Ed.). 2011 (Tech. Janeza, Croatia. C. 2. P. 29–40).
- Dennison W.C., Thomas J.E., Cain C.J., Carruthers T.J.B., Hall M.R., Jesien R.V., Wazniak C.E., Wilson D.E. Shifting Sands: Environmental and cultural change in Maryland's Coastal Bays. Cambridge, 2009. 396 p.
- Dice Lee R. Measures of the Amount of Ecologic Association Between Species // Ecology. 1945. Vol. 26. N 3. P. 297–302.
- Esteves F.A., Caliman A., Santangelo J.M., Guariento R.D., Farjalla V.F., Bozelli R.L. Neotropical coastal lagoons: An appraisal of their biodiversity, functioning, threats and conservation management // Brazilian Journal of Biology. 2008. Vol. 68. N 3–4. P. 967–981.
- Hammer Sh., Harper D.A.T., Ryan P.D. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 3. 1): 9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\_1/past/issue1\_01.htm].
- Kjerfve B. Coastal Lagoons. Chapter I // Coastal lagoon processes. B. Kjerfve (ed.). Amsterdam, 1994. P. 1–8 (Elsevier Oceanography Series).
- Kjerfve B., Magill K.E. Geographic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons // Marine Geology. 1989. P. 187–199.
- Meire P.M., Dereu J. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities // J. Appl. Ecol. 1990. Vol. 27. P. 703–717.
- Montagna P.A., Palmer T.A., Pollack J.B. Hydrological Changes and Estuarine Dynamics // Springer Briefs in Environmental Science. 2013. Vol. 8. 94 p.
- Pianka E.R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71. P. 2141–2145.
- Shannon C., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana, 1949. 117 p.
- Sørensen T.A. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of a species content and its application

to analysis of the vegetation on Danish commons. Kgl. Dan. Videnskab. Selskab. Biol. Skr. 1948. Vol. 5. N 4. P. 1–34.

Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Marine Biology. 1986. Vol. 92. P. 557–562.

Поступила в редакцию / Received 19.10.2017

Принята к публикации / Accepted 31.01.2018

**SOME FEATURES OF THE STRUCTURE LITTORAL  
AND SUBLITTORAL OF THE MACROBENTHOS COMMUNITY  
IN THE COASTAL LAGOON ECOSYSTEMS (KANDALAKSHA BAY,  
WHITE SEA)**

*A.P. Stolyarov*<sup>1</sup>

It was studied the species composition, structure and diversity of littoral and sublittoral communities of the macrobenthos in several lagoon ecosystems (Kandalaksha Bay, White sea). In the investigated ecosystems was discovered 51 species of benthic invertebrates and 11 species of sea grasses and algae. It is revealed the differences in the species composition and structure of littoral and sublittoral communities. In sublittoral are formed polymix diverse communities of macrobenthos, which differ in structure depending on the specific abiotic conditions (degree of openness with the outside water area, the features of the hydrological and salinity regimes, character of sediments, etc.) in each lagoon ecosystem. Littoral species were characterized by less specificity and more evribionts and had a greater similarity in their distribution than the sublittoral species. Our research shows, on the one hand, specific abiotic conditions in each ecosystem with their characteristic species complexes of living organisms, and on the other, confirm the similarity of the species composition of lagoons with similar geomorphology and water exchange with sea waters. The ABC-analysis showed, that these ecosystems have a tendency to the formation of disturbed communities and are located in the region of low hydrodynamic activity, high sedimentation and significant impact of carbon loading and salinity.

**Key words:** lagoone ecosystems, littoral and sublittoral macrobenthos, species diversity, the structure.

<sup>1</sup> Stolyarov Andrey Pavlovich, Lomonosov Moscow State University (macrobenthos@mail.ru).



УДК 574.5; 572.1/4;504.5:574

## ПРИРОСТ СТВОЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ, ЕЛИ СИБИРСКОЙ И ЛИСТВЕННИЦЫ СУКАЧЕВА В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

*Р.В. Уразгильдин<sup>1</sup>, Г.Р. Полякова<sup>2</sup>, К.З. Аминова<sup>3</sup>, Р.Д. Галиахметов<sup>4</sup>,  
А.Ю. Кулагин<sup>5</sup>*

Проанализированы количественные данные, характеризующие радиальный прирост стволовой древесины сосны, ели и лиственницы в условиях нефтехимического загрязнения в Башкирском Предуралье. Углеродородное загрязнение стимулирует увеличение радиального прироста у всех трех изученных хвойных видов, но при этом значительно влияет на длительность прохождения онтогенетических периодов и повышает чувствительность прироста к действию внешних стрессовых климатических, биотических и техногенных факторов. Ель и лиственница по характеру дендрохронологических параметров довольно близки и значительно отличаются от сосны, но в целом реакция прироста на усиление загрязнения у всех трех пород видоспецифична.

**Ключевые слова:** сосна, ель, лиственница, радиальный прирост, Предуралье, промышленный центр, углеродородное загрязнение, депрессия прироста, онтогенетические периоды, видоспецифические реакции.

На прирост древесных растений влияют в основном климатические показатели – температура и осадки. В настоящее время в связи с бурным развитием промышленности загрязняется окружающая среда, что вызывает снижение продуктивности лесных фитоценозов. При проведении дендрохронологических исследований в условиях техногенеза многие авторы указывают на отрицательное влияние поллютантов на радиальный прирост древесных растений. При этом отмечается эффективность использования дендрохронологических методов при биоиндикации состояния древостоев, так как деревья на разных этапах жизни имеют разную степень интенсивности роста, а годичный прирост отражает влияние комплекса факторов и степень адаптации растений к изменениям окружающей среды (Битвинская, 1974; Ваганов, Терсков, 1978; Пастернак и др., 1985; Ваганов, Шашкин, 2000). К примеру, в ельниках и сосняках максимумы прироста были связаны с повышением температуры воздуха, минимумы – с ее пони-

жением, а после пуска никелевого завода прирост уменьшился на 40–60% в ельниках и на 30–50% в сосняках (Стравинская, 1987). У лиственницы Гмелина с началом развития металлургического комбината прирост уменьшился на 49% (Демьянов и др., 1996).

В Воронеже вблизи ТЭЦ, а также заводов синтетического каучука и горно-обогатительного оборудования обнаружены не только снижение радиального прироста сосняков, но и нарушение его цикличности в многолетней динамике (Таранков, Матвеев, 1994). Процесс снижения прироста обычно сопровождается увеличением участия поздней древесины в годичном кольце (Тихомиров, 1991, Ворон и др., 2000). Показано, что достаточно сильные внешние воздействия могут ускорить или притормозить у древесных видов переход от одного этапа роста к другому (Николаева, Савчук, 2009). Однако в ряде случаев отмечено увеличение радиального прироста стволовой древесины в условиях повышенного загрязнения (Пастернак

<sup>1</sup> Уразгильдин Руслан Вилисович – доцент, ученый секретарь Федерального государственного бюджетного учреждения науки Уфимского института биологии РАН, канд. биол. наук (urvg@anrb.ru); <sup>2</sup> Полякова Гульнара Радиковна – аспирант лаборатории лесоведения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Уфимского института биологии РАН (nigmatullina-gulnara@mail.ru); <sup>3</sup> Аминова Клара Забировна – вед. специалист-эксперт Управления Федеральной службы государственной регистрации, кадастра и картографии по Республике Башкортостан, канд. биол. наук (klara-29@mail.ru); <sup>4</sup> Галиахметов Рустам Данисович – аспирант лаборатории лесоведения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Уфимского института биологии РАН (urvg@anrb.ru); <sup>5</sup> Кулагин Алексей Юрьевич – зав. лабораторией лесоведения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Уфимского института биологии РАН, докт. биол. наук, профессор (coolagin@list.ru).

и др., 1985; Алексеев, 1990а; Осаму и др., 1992; Горячев, Карасева, 1999; Чжан и др., 2013), иногда лишь на короткое время (Стравинскене, 1987; Чжан и др., 2013; Аминева, 2014). Показано, что на фоне существенного снижения атмосферных выбросов в районе предприятия азотных и комплексных удобрений прирост сосны значительно увеличивается (Борисова, 2009).

Кроме климатических факторов и загрязнения, на прирост оказывают влияние и насекомые. Хвое- и листогрызущие насекомые, объедая хвою и листву на деревьях, нарушают их нормальный водообмен и ассимиляцию, что ведет к потере прироста и устойчивости. Хвойные насаждения обычно резко снижают прирост при потере хвои, а при повторных объеданиях начинают усыхать и подвергаются нападению стволовых вредителей. Объедание до 30% хвои практически не отражается на изменении категорий состояния хвойных деревьев, а повреждение до 60% хвои через один год становится визуально незаметным. Однократное сплошное объедание ослабляет насаждение, но не приводит к гибели. Охвоенность крон восстанавливается за два-три года, а отпад ненамного превышает естественный. При двукратном объедании с уничтожением 30–60% хвои в первый год и 80–100% во второй начинается процесс распада насаждений. Устойчивость сосны к повреждениям хвоегрызущими вредителями зависит от условий местопрорастания, состава, возраста, полноты, санитарного состояния, погодных условий и географического местоположения. Хорошо переносит повреждения лиственница, она обладает высокой регенеративной способностью хвои. Ель и пихта сильнее, чем сосна и лиственница реагируют на потерю хвои, скорее подвергаются нападению короедов и усыхают (Воронцова, 1978; Трофимова и др., 1979).

Таким образом, в последние десятилетия значительно повысился интерес к установлению влияния техногенеза на радиальный прирост древесных видов с помощью дендрохронологи-

ческих методов исследования, что и определило цель данной работы. Наша задача заключалась в том, чтобы дать сравнительную характеристику динамики прироста стволовой древесины сосны, ели и лиственницы, произрастающих в условиях хронического нефтехимического загрязнения окружающей среды на примере Уфимского промышленного центра (УПЦ) и оценить степень воздействия промышленного загрязнения на прирост этих древесных пород.

#### Район, объекты и методы исследования

Объектами исследований служили лесные культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), произрастающих в пределах зеленой зоны г. Уфа. На протяжении многих лет посадки находятся в зоне интенсивного техногенного загрязнения. Динамика объемов выбросов загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников с 1999 по 2015 г. представлена в табл. 1, где показано, что за последние 17 лет уровень загрязнения существенно снизился. В Уфе действуют крупные предприятия нефтеперерабатывающей и химической промышленности (ОАО «Уфанефтехим», ОАО «Уфимский НПЗ», ОАО «Ново-Уфимский НПЗ» и ОАО «Уфаоргсинтез»), а также ОАО «Уфимское моторостроительное производственное объединение». На рис. 1 представлены поля концентрации некоторых загрязняющих веществ. Показано, что несмотря на преобладание в районе исследования южных ветров, выбросы промышленных предприятий довольно далеко распространяются в южном направлении с постепенным уменьшением концентрации, покрывая значительную часть городской зоны. (Государственный доклад..., 2016).

На основании приведенных выше данных о загрязненности атмосферы, а также удаленности от нефтехимических предприятий и степени их воздействия район исследований был условно раз-

Т а б л и ц а 1

Динамика объемов выбросов загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников в г. Уфа за период 1999–2015 гг., тыс. т

Год	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
Выброс, тыс. т.	389,1	395,3	394,7	343,8	346,3	336,5	290,0	348,1	327,0
Год	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	–
Выброс, тыс. т.	395,8	318,8	354,3	379,4	277,9	228,8	230,0	222,2	–



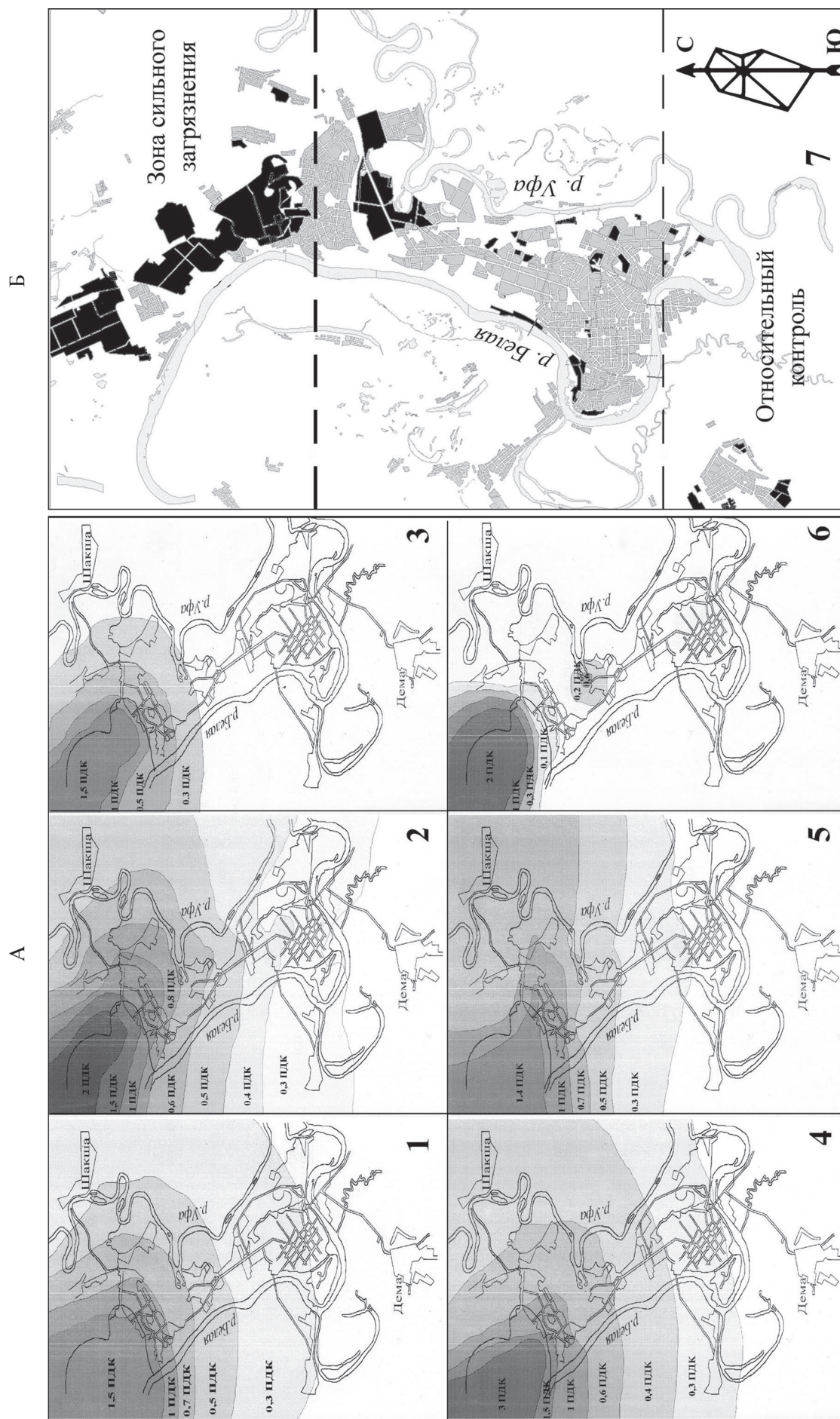


Рис. 1. А. Поля концентраций некоторых загрязняющих веществ на территории УПЦ (1 – углекислый газ, 2 – диоксид серы, 3 – сероводород, 4 – диоксид азота, 5 – сероводород, 6 – диоксид азота, 7 – аммиак); Б. Схема разделения района исследования на зоны

делен на две зоны: зона сильного загрязнения и контроль. Для каждого древесного вида были выделены два участка лесных культур (по одному в каждой зоне), наиболее близких по возрасту (в пределах класса возраста), условиям произрастания и таксационным показателям. На этих участках были заложены пробные площади: 1) на расстоянии 300 м от нефтеперерабатывающих заводов (зона сильного техногенного загрязнения); 2) в южной части города, на расстоянии 50 км от нефтеперерабатывающих заводов (контроль). Краткая таксационная характеристика объектов исследования представлена в табл. 2.

Как показал анализ относительного жизненно-го состояния (по методике В.А. Алексева с соавторами, 1990б), насаждения сосны в зоне сильного загрязнения относятся к категории «сильно ослабленные»:  $L_v = 44,8\%$ , снижение густоты кроны до 50%, наличие мертвых сучьев в верхней части кроны до 40%, повреждения хвои до 60% (некрозы, хлорозы), доля сухостоя в насаждении 37,1%. Насаждения ели – «ослабленные»:  $L_v = 68\%$ , снижение густоты кроны до 70%, стволы плохо очищаются от сучьев, повреждения хвои 10–20% (некрозы, хлорозы), доля сухостоя в насаждении 18,4%. Насаждения лиственницы «сильно ослабленные»:  $L_v = 48,1\%$ , снижение густоты кроны до 60%, наличие мертвых сучьев в верхней части кроны до 40%, повреждения хвои до 10% (некрозы, хлорозы), доля сухостоя в насаждении 26,9%. В контроле все древостои относятся к категории «здоровые» (диагностические признаки ухудшения состояния незначительны).

Дендрохронологические исследования и выбор модельных деревьев на конкретных участках осуществляются по общепринятой методике. У каждого модельного дерева на высоте 0,5 м с помощью возрастного бурава «Suunto» (Финлян-

дия) отбирались керны (по одному керну с южной экспозиции ствола). Минимальный размер выборки – 20 модельных деревьев на каждой пробной площади. Для датировки и измерения ширины годовичных колец использовали стереоскопический микроскоп-бинокляр «МБС-1», снабженный окуляр-микрометром и измерительной лупой с точностью измерения 0,05 мм. Датировку годовичных колец проводили методом перекрестной датировки. Поскольку в рядах изменчивости абсолютных величин прироста деревьев содержатся разнообразные неклиматические сигналы, то в дендрохронологии разработана методика, позволяющая исключить или снизить их влияние с помощью вычисления индексов прироста. Этот метод широко используется в климатических реконструкциях за длительные периоды времени, однако его использование мы сочли нецелесообразным, поэтому в нашей работе результаты представлены в абсолютных значениях (мм).

В настоящей работе нами проведены вычисление и оценка следующих параметров: достоверность различий между приростами по критерию Стьюдента ( $t$ ), корреляция рядов радиального прироста со среднелетними температурами и среднелетними осадками ( $r$ ), коэффициент чувствительности рядов радиального прироста ( $K$ ). Чем выше значение  $K$ , тем более сильный климатический сигнал содержится в древесно-кольцевых хронологиях. Серия колец считается чувствительной, когда средний коэффициент чувствительности  $K_s > 0,3$  (Комин, 1970; Ваганов, Терсков, 1978; Ловелиус, 1979; Антанайтис, Загребев, 1981; Фильрозе, 1987; Веретенников, 1992; Матвеев, Таранков, 2009; Табакова и др., 2011; Тишин, 2011).

Для выявления возрастных особенностей роста ряды радиального прироста были преобразованы в ряды прироста по площади поперечного сечения

Т а б л и ц а 2

## Краткая характеристика древостоев на пробных площадях

Древесная порода	Местоположение	Формула древостоя	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Полнота
Сосна	зона сильного загрязнения	10С	57	24	18	0,8
	контроль	10С	74	26	25	0,7
Ель	зона сильного загрязнения	9Е 1Лп	46	24	20	1,0
	контроль	10Е	59	24	22	1,0
Лиственница	зона сильного загрязнения	9Лц 1С	60	30	20	0,8
	контроль	10Лц	73	32	27	0,8



ствола ( $\text{см}^2$ ), динамика которого наглядно отражает специфику накопления стволовой биомассы деревом в его онтогенезе. Для выделения на кривой площади поперечного прироста участков со сходной динамикой изменения прироста использовали логарифмирование, которое подтверждает наличие этапов с определенной скоростью роста, а также переходов между ними, когда скорость роста резко изменяется. Данные участки со сходной динамикой изменения прироста (аппроксимируемые уравнениями прямых) определяют онтогенетические периоды растений, а переходы между ними – границы периодов. Изломы в пределах онтогенетических периодов указывают на стрессовое воздействие внешних факторов (Николаева, Савчук, 2009).

При выделении онтогенетических периодов ориентировались на данные исследований возрастной биологии рассматриваемых видов. Так, была принята следующая периодизация онтогенеза: для сосны – ювенильный ( $j$ ), виргинильный ( $v$ ), вегетативно-генеративный ( $v_g-g$ ), генеративный ( $g$ ), сенильный ( $s$ ) периоды (Санников, 1976); для ели – ювенильный ( $j$ ), иматурный-1 ( $im_1$ ), иматурный-2 ( $im_2$ ), виргинильный ( $v$ ), генеративный ( $g$ ), сенильный ( $s$ ) периоды (Романовский, 2001). К сожалению, на сегодняшний день для лиственницы в литературных источниках отсутствуют какие-либо данные по детальной периодизации онтогенеза, поэтому при выделении периодов основывались на характере изменения кривой десятичного логарифма площади поперечного сечения прироста и общепринятой периодизации онтогенеза для древесных растений (Санников и др., 2012). Таким образом, у лиственницы условно выделены ювенильный ( $j$ ), виргинильный ( $v$ ), генеративный-1 (молодое) ( $g_1$ ), генеративный-2 (зрелое)

( $g_2$ ), генеративный-3 (старое) ( $g_3$ ), сенильный ( $s$ ) периоды. Данные по периодам вспышек хвоегрызущих насекомых взяты из материалов ежегодного «Санитарного и лесопатологического обзора...» (2013), предоставленных «Центром защиты леса Республики Башкортостан» филиал ФБУ «Российский центр защиты леса». Следует отметить, что в районе исследования «массовых вспышек вредителей» не бывает, появление вредителей носит слабо выраженный характер, не имеет четкой «волновой» периодизации, повреждения хвои редко достигают 20–30%, что для деревьев не критично. Материалы по среднелетним температурам и осадкам представлены по данными метеостанции г. Уфа.

Статистическую обработку полученных данных проводили методами дисперсионного, корреляционного и регрессионного анализов с применением современных математических методов и пакетов прикладных программ Microsoft Excel 2010, Statistica 6.0.

### Результаты исследований

Для оценки влияния погодных условий на прирост сопоставлены дендрохронологические параметры со среднелетними данными по метеостанции г. Уфа (рис. 2). Среднелетняя температура воздуха в период 1941–2011 гг. составляет  $+16,9\text{ }^\circ\text{C}$ , амплитуда температур  $6,3\text{ }^\circ\text{C}$ . Самое холодное лето было в 1969 г. (среднелетний минимум  $+14\text{ }^\circ\text{C}$ ), самое теплое – в 2010 г. (среднелетний максимум  $+20,3\text{ }^\circ\text{C}$ ). Среднелетняя сумма осадков в период 1966–2010 гг. составляет  $53,8\text{ мм}$ .

Прирост сосны в условиях загрязнения на протяжении всего онтогенеза носит скачкообразный характер, особенно в виргинильный и вегетативно-генеративный периоды (рис. 3, А). Наибольшие

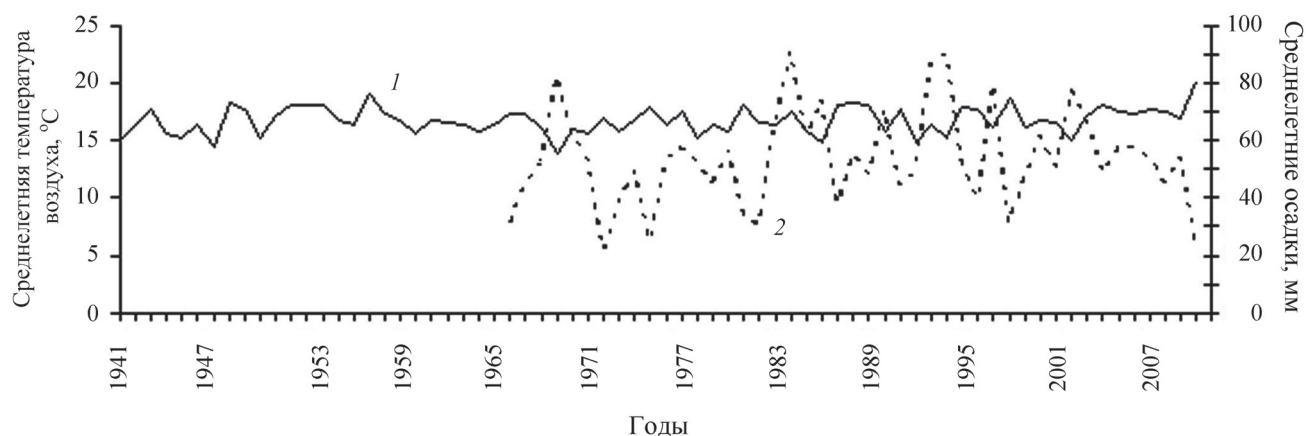


Рис. 2. Динамика климатических показателей района исследований: 1 – среднелетняя температура воздуха,  $^\circ\text{C}$ ; 2 – среднелетние осадки, мм

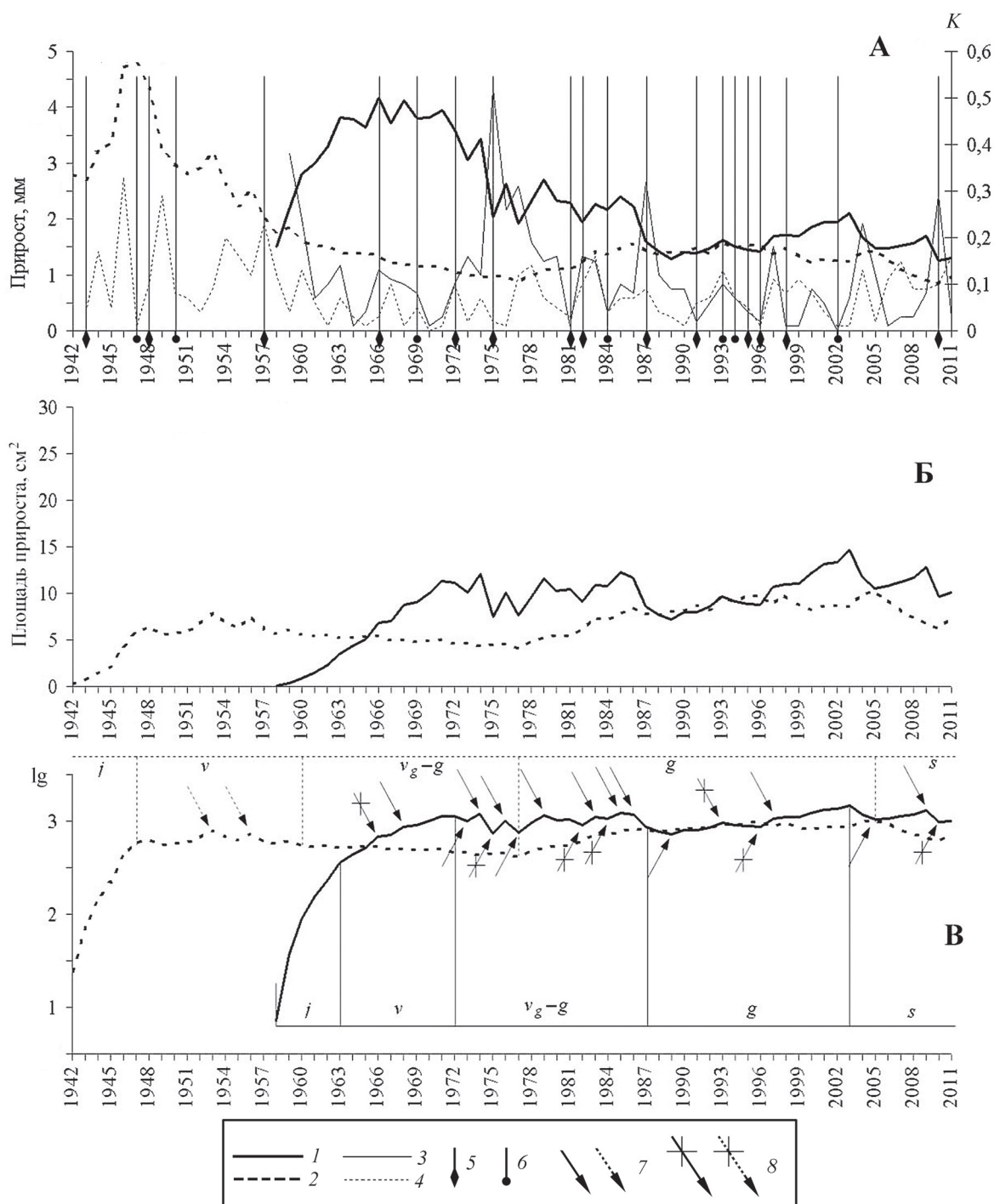


Рис. 3. Динамика радиального прироста, мм (А), площади прироста, см<sup>2</sup> (Б) и десятичного логарифма прироста по площади поперечного сечения (В) древесины сосны обыкновенной в условиях УПЦ. Здесь и далее условные обозначения: 1 – прирост в зоне сильного загрязнения, 2 – прирост в контроле, 3 –  $K$  в зоне сильного загрязнения, 4 –  $K$  в контроле, 5 – жаркие и засушливые годы, 6 – прохладные годы с обильными осадками, 7 – изломы логарифмического прироста в зоне сильного загрязнения и в контроле, 8 – изломы логарифмического прироста, связанные с климатическими аномалиями, в зоне сильного загрязнения и в контроле

величины прироста наблюдаются в течение всего виргинильного периода (1963–1972 гг.), далее в течение вегетативно-генеративного периода идет скачкообразный спад с резкой депрессией (1986–1989 гг.) при переходе к генеративному периоду. В начале генеративного периода идет слабое вос-

становление прироста, однако перед переходом к сенильному состоянию происходит скачок значительного семилетнего возрастания (1996–2003 гг.). В сенильном состоянии при общем возрастном спаде прироста выделяется еще один всплеск его роста (2009 г.). Следует отметить, что прирост в

условиях загрязнения мало подвержен влиянию климатических факторов. В жаркие и засушливые годы адекватное падение прироста можно наблюдать только в пяти случаях (1972, 1975, 1982, 1987, 2010 гг.) из одиннадцати, и из них только в трех случаях (1975, 1987, 2010 гг.) падение существенно (с высоким значением  $K$ ). В прохладные годы с обильными осадками адекватный рост наблюдается только в двух случаях (1993, 2002 гг.) из пяти, причем в обоих случаях он незначителен (с низким значением  $K$ ). Прирост сосны в условиях загрязнения сильнее реагирует на климатические сигналы в жаркие и засушливые годы, чем в прохладные с обильными осадками. О малой чувствительности прироста к климатическим сигналам свидетельствуют также малое значение  $K_s$  (0,17) и анализ климатического отклика обобщенных хронологий к среднелетним температурам и осадкам (табл. 3): корреляционная взаимосвязь прироста и температуры слабая отрицательная ( $r = -0,34$ ), а с осадками – очень слабая отрицательная ( $r = -0,08$ ). Из графика изменения площади прироста (рис. 3, Б) следует, что наибольшее накопление древесины приходится на конец виргинильного – конец вегетативно-генеративного периода, и хотя оно идет скачкообразно, средняя величина за весь период фактически не меняется. При переходе к сенильному периоду и в его начале наблюдаются два значительных всплеска увеличения площади прироста (2003 и 2009 гг.), но они непродолжительны. Из графика десятичного логарифма площади прироста видно (рис. 3, В), что вегетативно-генеративный период наиболее чувствителен к влиянию внешних стрессовых факторов. На этот период приходится самое большое число изломов (11), и они самые глубокие, причем только три из них связаны с сильными климатическими аномалия-

ми. В виргинильном, генеративном и сенильном периодах число изломов гораздо меньше (суммарно 9) и половина из них связана с климатическими аномалиями, причем степень влияния факторов незначительна (только в сенильном периоде можно наблюдать значительные изломы), а ювенильный период характеризуется значительной устойчивостью прироста к действию внешних стрессовых факторов.

В контроле прирост сосны характеризуется плавными изменениями на протяжении всего онтогенеза. Только в ювенильном и виргинильном периодах можно наблюдать значительные (но не скачкообразные) перепады в величине прироста, связанные с интенсивным ростом в первые годы жизни (рис. 3, А). Именно в эти же периоды (1947–1957 гг.) наблюдаются самые высокие значения прироста, далее на протяжении вегетативно-генеративного и генеративного периодов он слабо меняется, всегда оставаясь в диапазоне 1,0–1,5 мм, и только в сенильном периоде идет на спад. Следует отметить, что прирост в контроле гораздо менее подвержен влиянию климатических факторов, чем в условиях загрязнения, причем на начальных этапах онтогенеза всплески скорее всего связаны с естественными возрастными состояниями сосны, а по мере старения древостоев сила реакции на климатические воздействия заметно уменьшается. В жаркие и засушливые годы адекватное падение прироста происходило только в пяти случаях (1948, 1957, 1972, 1987, 2010 гг.) из четырнадцати, и из них только в одном (1957 г.) падение было существенным (с высоким  $K$ ). В прохладные годы с обильными осадками адекватный рост наблюдался только в двух случаях (1947, 1993 гг.) из семи, причем первый больше связан с переходом от

Т а б л и ц а 3

**Корреляция рядов радиального прироста сосны, ели и лиственницы со среднелетней температурой ( $r$ ), среднелетними осадками ( $r_{ос.}$ ) и коэффициент чувствительности ( $K_s$ )**

Порода	Местоположение	$r_t$	$r_{ос.}$	$K_s$
Сосна	промзона	-0,34	-0,08	0,17
	контроль	-0,05	0,35	0,08
Ель	промзона	-0,08	0,50	0,24
	контроль	-0,31	0,32	0,17
Лиственница	промзона	-0,28	-0,12	0,09
	контроль	-0,03	0,35	0,14

Т а б л и ц а 4

**Достоверность различия между приростами в условиях загрязнения и в контроле по критерию Стьюдента ( $t$ )**

Онтогенетический период	$t_{\text{эмп.}}$	$t_{\text{табл.}}$	$p^*$	$P^{**}$
<b>Сосна</b>				
Ювенильный	1,638	2,228	0,05	0,13253
Вергинильный	4,072	4,015	0,001	0,00089
Вегетативно-генеративный	8,731	3,674	0,001	0,0
Генеративный	3,736	3,646	0,001	0,00078
Сенильный	7,067	4,587	0,001	0,00003
<b>Ель</b>				
Ювенильный	0,9	2,776	0,05	0,41887
Иматурный-1	8,496	4,604	0,01	0,01357
Иматурный-2	3,029	2,179	0,05	0,01048
Вергинильный	0,179	2,042	0,05	0,85844
Генеративный	4,935	4,140	0,001	0,00022
<b>Лиственница</b>				
Ювенильный	3,579	2,776	0,05	0,02319
Вергинильный	0,213	2,086	0,05	0,83319
Генеративный-1	7,183	3,646	0,001	0,0
Генеративный-2	8,289	3,515	0,001	0,0

\* $p$  – уровень значимости; \*\* $P$  – вероятность справедливости гипотезы.

ювенильного к виргинильному состоянию, а второй незначителен (с низким  $K$ ). В целом, прирост сосны в контроле сильнее реагирует на климатические сигналы в жаркие и засушливые годы, чем в прохладные с обильными осадками. О малой чувствительности прироста к климатическим сигналам свидетельствуют также очень малое значение  $K_s$  (0,08) и климатический отклик обобщенных хронологий к среднелетним температурам и осадкам (табл. 3): корреляционная взаимосвязь прироста с температурами очень слабая отрицательная ( $r = -0,05$ ), а с осадками – слабая положительная ( $r = 0,35$ ). Судя по графику изменения площади прироста (рис. 3, Б) наибольшее накопление древесины приходится на генеративный период, в остальные периоды оно идет равномерно без значительных скачков повышения или понижения. Из графика десятичного логарифма площади прироста следует (рис. 3, В), что самым чувствительным к влиянию внешних стрессовых факторов в контроле является виргинильный период. Здесь наблюдаются два значительных излома, не связанные с климатическими аномалиями. На протяжении всего онтогенеза более не наблю-

далось изломов, связанных с влиянием внешних стрессовых факторов.

Сравнительная характеристика дендрохронологических параметров сосны в условиях загрязнения и в контроле показывает, что в условиях загрязнения прирост значительно больше, чем в контроле (достоверность различий представлена в табл. 4). Это может быть связано как с влиянием «парникового эффекта», так и с действием углеродородного загрязнения как внекорневой подкормки. Однако при усилении загрязнения значительно сокращается прохождение онтогенетических периодов, особенно генеративного (на 12 лет), повышается чувствительность прироста к действию внешних стрессовых факторов (особенно в вегетативно-генеративном периоде). Прирост сосны в районе исследования очень слабо подвержен влиянию климатических факторов, корреляционная связь с температурой и осадками оценивается как слабая и очень слабая, но при усилении загрязнения незначительно возрастает чувствительность к климатическим сигналам, при этом усиливается корреляция со среднелетними температурами, но пропорционально ослабевает корреляция со



среднелетними осадками. Как в условиях загрязнения, так и в контроле, прирост сосны сильнее реагирует на климатические сигналы в жаркие и засушливые годы, чем в прохладные с обильными осадками. Кроме того, изменяется характер прироста (в условиях промышленного загрязнения он имеет скачкообразный характер, а в контроле характеризуется плавными изменениями) и смещается период наибольшего накопления древесины к более ранним срокам (в контроле он приходится на генеративный период, а в условиях загрязнения – на вегетативно-генеративный).

По данным санитарного обзора (Санитарный и..., 2013), в районе исследований наблюдались вспышки следующих хвоегрызущих насекомых вредителей сосны: сосновая пяденица (1962–1963 гг., 1981–1984 гг.), рыжий сосновый пилильщик (1981–1982 гг., 1987–1989 гг., 1990–1996 гг., 1999–2001 гг., 2008 г.), сосновая совка (1987–1989 гг.). Сопоставление этих данных с графиками прироста показывает, что сосна реагирует на инвазии только в зоне сильного загрязнения, причем наиболее ярко в жаркие засушливые годы, приходящиеся на конец вегетативно-генеративного и начало генеративного периодов (1981–1982 гг., 1987–1989 гг., 1995–1996 гг.). В контроле инвазии фактически не оказывают влияния на прирост сосны.

У ели в условиях загрязнения прирост имеет скачкообразный характер на протяжении всего онтогенеза (рис. 4, А). Наибольшей величины прирост достигает при переходе из имматурного-2 в виргинильный период (1983 г.), в течение всего дальнейшего онтогенеза идет скачкообразный спад с тремя резкими депрессиями в 1985–1989, 1998 и 2007 гг. Следует отметить, что прирост в условиях загрязнения мало подвержен влиянию климатических факторов. В жаркие и засушливые годы адекватное падение прироста можно наблюдать только в пяти случаях (1987, 1991, 1995, 1998, 2010 гг.) из десяти, и из них только в одном (1998 г.) имеет место существенное падение (с высоким  $K$ ). В прохладные годы с обильными осадками адекватный рост наблюдается только в одном случае (1993 г.) из четырех, причем он незначителен (с низким  $K$ ). В целом, прирост ели в условиях загрязнения сильнее реагирует на климатические сигналы в жаркие и засушливые годы, чем в прохладные с обильными осадками. О малой чувствительности прироста к климату свидетельствуют также малое значение  $K_s$  (0,24) и климатический отклик обобщенных хронологий к среднелетним температурам и осадкам (табл. 3): корреляционная взаимосвязь прироста с температурой

очень слабая отрицательная ( $r = -0,08$ ), а с осадками – средняя положительная ( $r = 0,5$ ). График изменения площади прироста (рис. 4, Б) показывает постепенное его увеличение от ювенильного к виргинильному периоду, а наибольшее накопление древесины приходится на конец виргинильного – начало генеративного периода, после чего происходит резкий спад с одним значительным (но не продолжительным) всплеском увеличения площади прироста (2008–2009 гг.). Из графика десятичного логарифма площади прироста (рис. 4, В) видно, что прирост ели на протяжении всего онтогенеза довольно чувствителен к влиянию внешних стрессовых факторов. На имматурный-2 период приходится 3 излома графика, на виргинильный – 3 излома (один из них связан с климатическими аномалиями), на генеративный – 4 излома. Причем самые глубокие изломы графика наблюдаются в имматурном-2 и генеративном периодах, а в виргинильном периоде степень влияния факторов незначительна. Имматурный-1 период характеризуется устойчивостью прироста к действию внешних стрессовых факторов, а изломы в ювенильном периоде скорее связаны с климатическими аномалиями и естественными внутренними процессами на начальных этапах роста растений.

В контроле прирост ели, так же как и в условиях загрязнения, носит скачкообразный характер на протяжении всего онтогенеза, однако он не столь ярко выражен (рис. 4, А). Наибольшей величины прирост достигает в конце имматурного-2 (1984–1987 гг.) и в начале виргинильного периодов (1991–1995 гг.), далее идет резкий скачкообразный спад с максимальной депрессией в 2010 г. Прирост ели в контроле мало подвержен влиянию климатических факторов. В жаркие и засушливые годы адекватное падение прироста можно наблюдать только в трех случаях (1995, 1996, 2010 гг.) из десяти, и только в двух (1996, 2010 гг.) падение существенное (с высоким  $K$ ). В прохладные годы с обильными осадками адекватный рост наблюдается в трех случаях (1984, 1994, 2002 гг.) из четырех, причем только в одном (1984 г.) он значителен (с высоким  $K$ ). Прирост ели в контроле сильнее реагирует на климатические сигналы в жаркие и засушливые годы, чем в прохладные с обильными осадками. О малой чувствительности прироста к климатическим факторам свидетельствуют также малое значение  $K_s$  (0,17) и климатический отклик обобщенных хронологий к среднелетним температурам и осадкам (табл. 3): корреляционная взаимосвязь прироста с температурами слабая отрицательная ( $r = -0,31$ ), а с осадками – слабая положительная ( $r = 0,32$ ). График изменения пло-

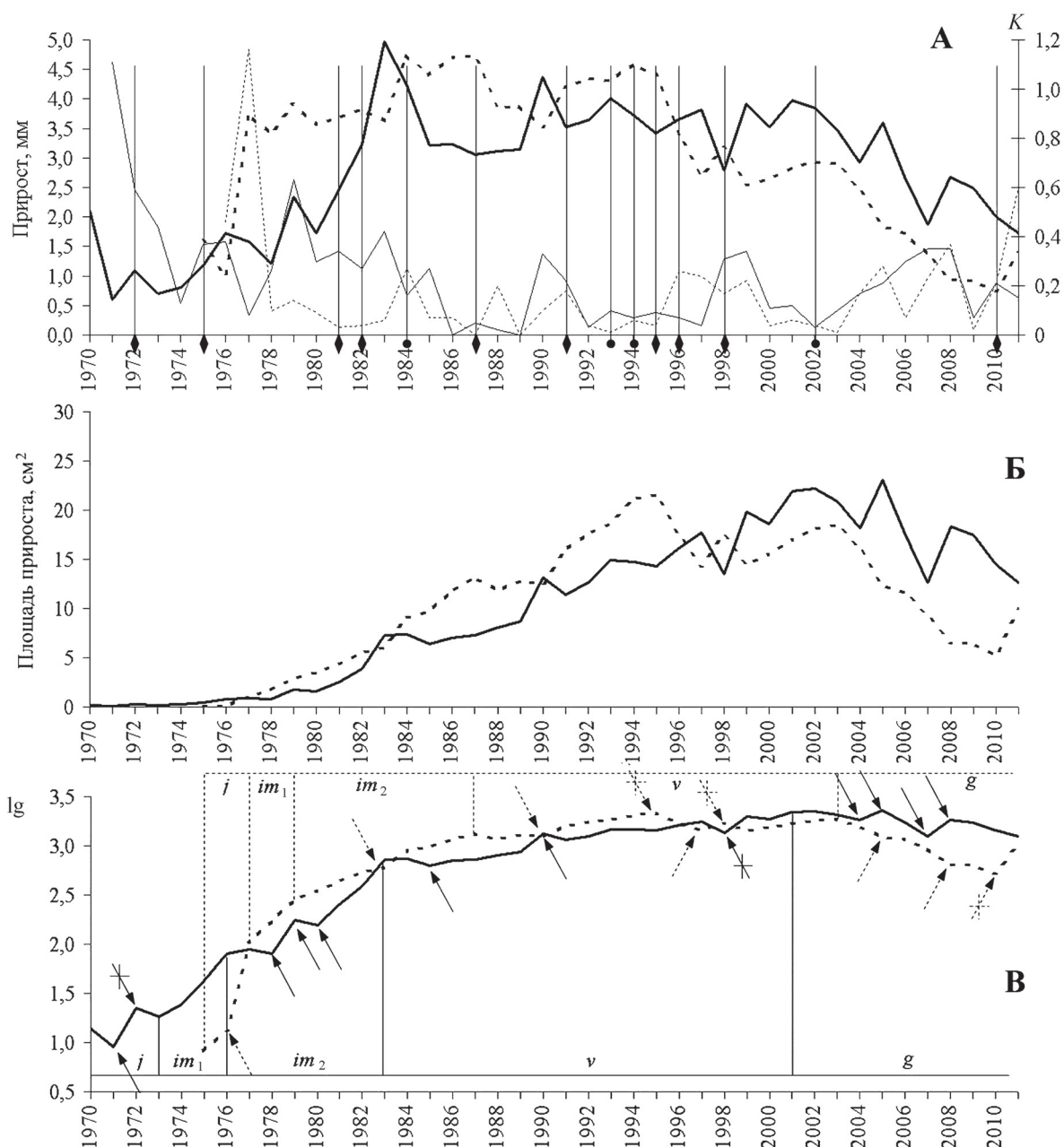


Рис. 4. Динамика радиального прироста, мм (А), площади прироста, см<sup>2</sup> (Б) и десятичного логарифма прироста по площади поперечного сечения (В) древесины ели сибирской в условиях УПЦ (обозначения см. на рис. 3)

щади прироста (рис. 4, Б) показывает постепенное его увеличение от ювенильного к виргинильному периоду, наибольшее накопление древесины приходится на середину виргинильного периода (1993–1995 гг.), после чего происходит резкий спад с одним значительным (но не продолжительным) всплеском увеличения площади прироста при переходе из виргинильного в генеративный период (2000–2003 гг.). Из графика десятичного логарифма площади прироста следует (рис. 4, В), что прирост ели на протяжении всего онтогенеза чувствителен к влиянию внешних стрессовых факторов, но гораздо меньше,

чем в зоне сильного загрязнения, причем с увеличением возраста эта чувствительность тоже возрастает. На иматурный-2 период приходится 1 излом графика, на виргинильный – 4 излома (два из них связаны с климатическими аномалиями), на генеративный – 3 излома (один из них связан с климатическими аномалиями). Все наблюдаемые изломы графика неглубоки и степень влияния факторов незначительна. Иматурный-1 период характеризуется устойчивостью прироста к действию внешних стрессовых факторов, а излом в ювенильном периоде скорее связан с естественными внутренними

процессами на начальных этапах роста растений. При сравнении дендрохронологических параметров ели в условиях загрязнения и в контроле выявлено, что на начальных этапах роста и до середины виргинильного периода прирост в контроле значительно больше, чем в условиях загрязнения, однако с середины виргинильного периода и в течение всего генеративного периода ситуация меняется на противоположную (достоверность различий представлена в табл. 4). Таким образом, углеводородное загрязнение оказывает стимулирующее действие на прирост в качестве внекорневой подкормки. Как в условиях промышленного загрязнения, так и в контроле прирост носит скачкообразный характер на протяжении всего онтогенеза. При усилении загрязнения практически не изменяется длительность прохождения онтогенетических периодов (даже немного увеличивается), при этом смещается период наибольшего накопления древесины к более поздним срокам (в контроле он приходится на виргинильный период, а в условиях загрязнения – на генеративный) и повышается чувствительность прироста к действию внешних стрессовых факторов (особенно в иматурном-2 и генеративном периодах). Прирост ели в районе исследования очень слабо подвержен влиянию климатических факторов, корреляционная связь с температурой и осадками оценивается как «слабая» и «очень слабая», но при усилении загрязнения возрастает чувствительность к климатическим сигналам, при этом ослабевает корреляция со среднелетними температурами, но пропорционально усиливается корреляция со среднелетними осадками. Как в условиях загрязнения, так и в контроле, прирост ели сильнее реагирует на жаркую и засушливую погоду, чем на прохладную с обильными осадками. По данным санитарного обзора (Санитарный и..., 2013), в районе исследований наблюдалась только одна вспышка хвоегрызущих насекомых вредителей ели – еловый пильщик (2008 г.), однако как в условиях загрязнения, так и в контроле эта инвазия не оказала заметного влияния на прирост ели.

В условиях загрязнения прирост лиственницы в ювенильном и виргинильном периодах носит скачкообразный характер, далее на протяжении всего онтогенеза происходят плавные изменения без значительных всплесков и депрессий (рис. 5, А). Наибольших величин прирост достигает в виргинильный период (1958–1969 гг.), в течение всего дальнейшего онтогенеза идет плавный спад с двумя слабыми всплесками в 1978 и 1993 гг. Следует отметить, что прирост в условиях загрязнения мало подвержен влиянию климатических

факторов. В жаркие и засушливые годы адекватное падение прироста можно наблюдать только в трех случаях (1975, 1987, 1996 гг.) из двенадцати, и из них только в одном (1987 г.) падение существенное (но с низким  $K$ ). В прохладные годы с обильными осадками адекватный рост наблюдается только в двух случаях (1969, 1993 гг.) из пяти, и из них только в одном (1969 г.) рост существенный (но с низким  $K$ ). Прирост лиственницы в условиях загрязнения сильнее реагирует на климатические сигналы в жаркие и засушливые годы, чем в прохладные с обильными осадками. О малой чувствительности прироста к климатическим факторам свидетельствуют также очень малое значение  $K_s$  (0,09) и климатический отклик обобщенных хронологий к среднелетним температурам и осадкам (табл. 3): корреляционная взаимосвязь прироста с температурами и осадками слабая отрицательная ( $r = -0,28$ ,  $r = -0,12$  соответственно). График изменения площади прироста (рис. 5, Б) показывает резкое его возрастание в течение ювенильного и виргинильного периодов, а наибольшее накопление древесины приходится на конец виргинильного – начало генеративного периода, после чего происходит постепенный скачкообразный спад с одной значительной но не продолжительной депрессией площади прироста (1984–1990 гг.). Из графика десятичного логарифма площади прироста видно (рис. 5, В), что прирост лиственницы на протяжении всего онтогенеза довольно чувствителен к влиянию внешних стрессовых факторов. Так, на виргинильный период приходится 4 излома графика, на генеративный-1 – 5 изломов, на генеративный-2 – 9 изломов (из них 3 связаны с климатическими аномалиями). Причем самые глубокие изломы графика наблюдаются в генеративном-2 периоде, а в остальные периоды степень влияния факторов незначительна.

В контроле прирост лиственницы плавно изменяется на протяжении всего онтогенеза (рис. 5, А). Только в ювенильном и виргинильном периодах можно наблюдать значительные скачкообразные перепады в величине прироста, связанные с интенсивным ростом в первые годы жизни на фоне значительных климатических перепадов. Именно в эти же периоды (1944–1951 гг.) наблюдаются самые высокие значения прироста, далее на протяжении виргинильного и генеративного-1 периодов идет постепенное снижение, а в генеративном-2 и генеративном-3 он почти не меняется, всегда оставаясь в диапазоне 1,0–1,5 мм, и только в сенильном периоде идет на спад. Прирост лиственницы в контроле мало подвержен влиянию климатических факторов, но сильнее чем в усло-

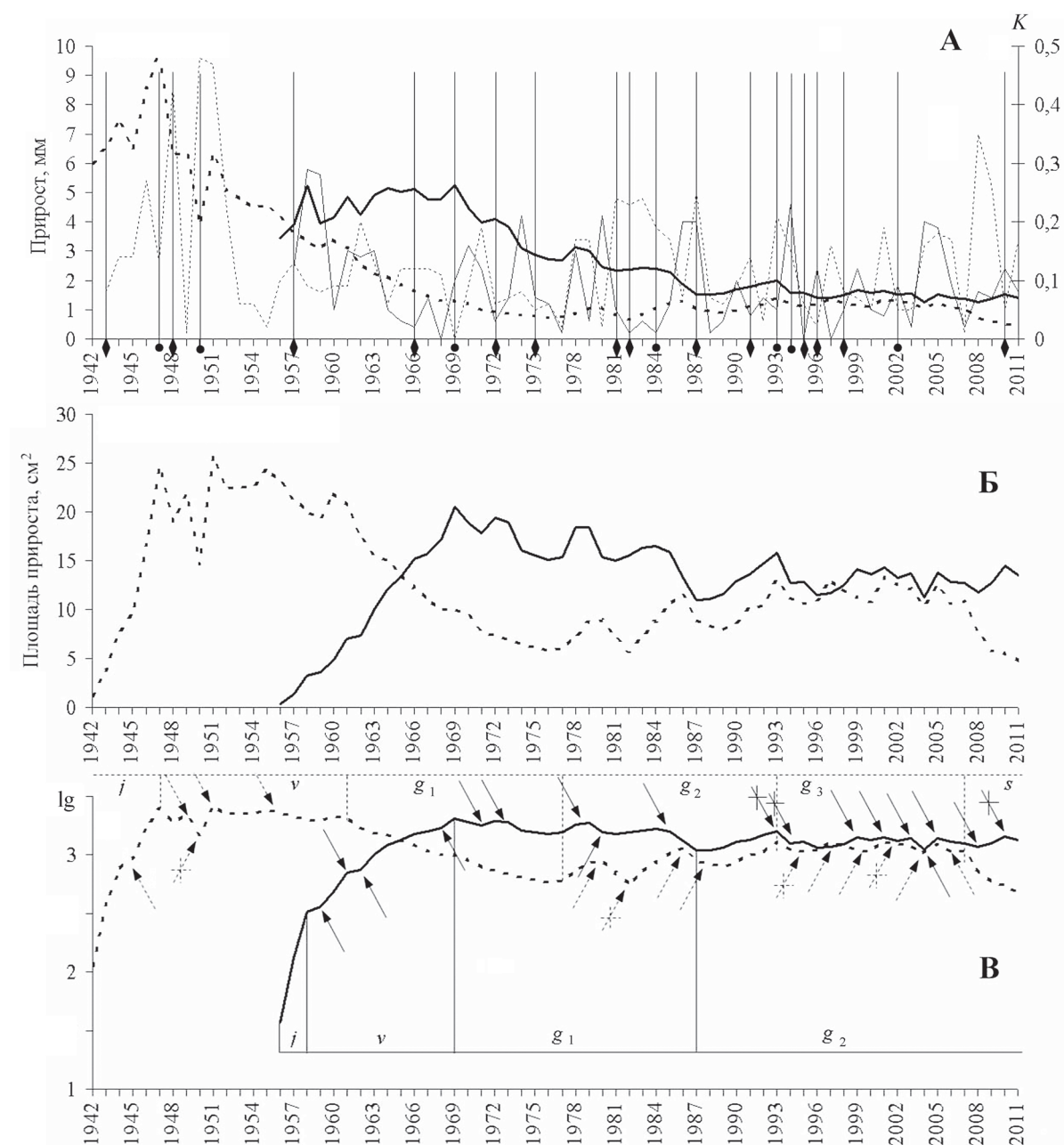


Рис. 5. Динамика радиального прироста, мм (А), площади прироста, см<sup>2</sup> (Б) и десятичного логарифма прироста по площади поперечного сечения (В) древесины лиственницы Сукачева в условиях УППЦ (обозначения см. на рис. 3)

виях загрязнения. В жаркие и засушливые годы адекватное падение прироста можно наблюдать в девяти случаях (1948, 1957, 1966, 1972, 1975, 1981, 1982, 1987, 2010 гг.) из четырнадцати, однако из них только в четырех (1948, 1981, 1982, 1987 гг.) падение существенное (с высоким  $K$ ). В прохладные годы с обильными осадками адекватный рост наблюдается в четырех случаях (1947, 1984, 1993, 2002 гг.) из семи, и из них только в одном (1947 г.) он значительный и с высоким  $K$ , причем рост скорее связан с естественными внутренними процессами на начальных этапах роста растений. Прирост лиственницы в контроле силь-

нее реагирует на климатические сигналы в жаркие и засушливые годы, чем в прохладные с обильными осадками. О малой чувствительности прироста к климатическим факторам свидетельствует также малое среднее значение  $K_s$  (0,14) и климатический отклик обобщенных хронологий к среднелетним температурам и осадкам (табл. 3): корреляционная взаимосвязь прироста с температурой очень слабая отрицательная ( $r = -0,03$ ), а с осадками слабая положительная ( $r = 0,35$ ). График изменения площади прироста (рис. 5, Б) показывает резкое его увеличение в ювенильный период, наибольшее накопление древесины приходится на весь



виргинильный период (1947–1961 гг.), после чего происходит постепенный спад в течение генеративного-1 периода, затем скачкообразное восстановление на всем протяжении генеративного-2 и генеративного-3 периодов (1977–2007 гг.). Из графика десятичного логарифма площади прироста следует (рис. 5, В), что прирост лиственницы в контроле наиболее чувствителен к влиянию внешних стрессовых факторов в виргинильном, генеративном-2 и генеративном-3 периодах, причем гораздо сильнее, чем в зоне сильного загрязнения. На виргинильный период приходится 4 излома (один из них связан с климатическими аномалиями), на генеративный-2 – 4 излома (один из них связан с климатическими аномалиями), на генеративный-3 – 6 изломов (два из них связаны с климатическими аномалиями). Самые глубокие изломы графика приходятся на генеративный-2 период, что свидетельствует о большой степени влияния внешних стрессовых факторов, в остальные периоды изломы неглубоки и степень влияния факторов незначительна. Наибольшей устойчивостью прироста к действию внешних стрессовых факторов характеризуется генеративный-1 период, а излом в ювенильном периоде скорее связан с естественными внутренними процессами на начальных этапах роста растений.

Сравнительная оценка дендрохронологических параметров лиственницы в условиях загрязнения и в контроле показала, что на начальных этапах роста (ювенильный и виргинильный периоды) прирост в контроле значительно больше, чем в условиях загрязнения, однако на протяжении остальных онтогенетических периодов ситуация меняется на противоположную (достоверность различий представлена в табл. 4). Таким образом, углеродородное загрязнение оказывает стимулирующее действие на прирост взрослых деревьев лиственницы в качестве внекорневой подкормки. При усилении загрязнения увеличивается длительность прохождения онтогенетических периодов, особенно генеративного-2 (на 8 лет). При этом изменяется характер прироста (в условиях промышленного загрязнения он носит скачкообразный характер, а в контроле изменяется плавно), смещается период наибольшего накопления древесины к более поздним срокам (в контроле он приходится на виргинильный период, а в условиях загрязнения на генеративный-1) и повышается чувствительность прироста к действию внешних стрессовых факторов, особенно в генеративном-2 периоде. Прирост лиственницы в районе исследования очень слабо подвержен влиянию климатических факторов, корреляционная связь с температурой и осадками

оценивается как «слабая» и «очень слабая», при усилении загрязнения уменьшается чувствительность к климатическим сигналам, при этом усиливается корреляция со среднелетними температурами, но пропорционально ослабевает корреляция со среднелетними осадками. По данным санитарного обзора (Санитарный и..., 2013), в районе исследований наблюдались вспышки таких хвоегрызущих насекомых вредителей лиственницы, как сибирский шелкопряд (1967–1968 гг., 1975–1977 гг.) и лиственничная чехликовая моль (1979 г.). Сопоставление этих данных с графиками прироста показывает, что лиственница реагирует на инвазии только в зоне сильного загрязнения, причем вспышки наступают, как правило, на следующий год после жаркого засушливого лета. Они приходятся на конец вегетативного и начало генеративного-1 периодов (1967–1968 гг., 1975–1977 гг.). В контроле инвазии фактически не оказывают влияния на прирост лиственницы.

#### Обсуждение результатов исследований

Снижение роли температурного фактора на прирост деревьев по мере перемещения от Полярного Урала к Южному было показано С.Г. Шиятовым и др. (1992). С.Е. Кучеров (1988) отмечал наличие достаточно сильной связи радиального прироста сосны и лиственницы с летними осадками на Зилаирском плато, причем для лиственницы (2010) наиболее тесная и положительная связь с осадками (и отрицательная с температурами) показана для мая–июля. Для ели сибирской (Моисеев и др., 2016), произрастающей на склонах горного массива Ирмель, выявлено, что на прирост оказывают влияние больше внешние, нежели внутренние факторы. Многоствольные деревья более требовательны и чувствительны к факторам окружающей среды, чем одноствольные: для одноствольной формы увеличение корреляции прироста с температурой и осадками не зафиксировано, а для многоствольников положительное влияние температуры и осадков обнаруживается только для отдельных месяцев. Сопоставление этих данных с результатами наших исследований показывает, что продвижение от горной части Южного Урала к Предуралью в сочетании с появлением значительного техногенного пресса вызывает проявление видоспецифических связей прироста с климатическими факторами: коэффициент чувствительности в целом низкий, а корреляционные связи с осадками и температурой (причем с осадками всегда отрицательные) при усилении промышленного загрязнения у исследуемых видов не обнаруживают единой четкой тенденции. Общая

закономерность заключается в том, что уменьшение (или увеличение) корреляции прироста с осадками ведет к адекватному увеличению (или уменьшению) корреляции с температурой. В литературе указывается либо на уменьшение прироста в условиях загрязнения относительно контроля, либо на увеличение (иногда краткосрочное). При этом получаемые результаты зависят как от вида древесного растения, так и от состава загрязняющих веществ, интенсивности загрязнения, удаленности от источника загрязнения, розы ветров, географического расположения района исследований и т.д.

В нашем случае углеводородный тип загрязнения действует на прирост исследуемых древостоев как «внекорневая подкормка» и стимулирует его увеличение относительно контрольных величин, причем наиболее ярко это проявляется у сосны и лиственницы. Это воздействие видоспецифично, что объясняется экологией исследуемых видов: сосна и лиственница относятся к светохвойным быстрорастущим древесным видам с большим количеством устьиц на хвое, чем у ели, которая относится к темнохвойным медленнорастущим древесным видам.

В дендрэкологии принято считать, что древесные виды, находящиеся на границе ареала своего естественного распространения, гораздо чувствительнее к действию техногенных факторов на фоне естественных природно-климатических лимитирующих факторов. В наших исследованиях лиственница и ель находятся на границе ареала распространения, а сосна – в пределах ареала. Однако при углеводородном загрязнении возникает видоспецифический эффект. Прирост ели и лиственницы значительно превышает прирост сосны, причем лиственница занимает лидирующее положение. У лиственницы прирост в течение онтогенеза более сглаженный, чем у сосны и ели, меньше депрессий и меньше их глубина, увеличивается длительность прохождения онтогенетических периодов, но в то же время возрастает чувствительность к техногенным факторам и степень их влияния на прирост. Ель по данным характеристикам занимает среднее положение.

Имеются данные о снижении объемов выбросов загрязняющих веществ в районе исследований, начиная с 1990-х годов. Сначала это было связано с глубоким финансово-экономическим кризисом и падением объемов производства, а затем – с введением в эксплуатацию новых и современных очистных сооружений на предприятиях. Как видно из представленных сведений, показатель прироста исследуемых видов неоднозначно

отреагировал на уменьшение степени загрязнения. У сосны с 1990 г. наблюдается равномерное и значительное увеличение прироста с пиком в 2001 г., приходящимся на переход к сенильному периоду. У ели наблюдается всплеск прироста в 1990 г., затем он скачкообразно снижается, но в 2001 г. происходит еще один всплеск при переходе в генеративный период. Прирост лиственницы практически не зависел от снижения объемов выбросов.

Таким образом, усиление углеводородного загрязнения стимулирует увеличение радиального прироста стволовой древесины у всех трех изученных хвойных видов. У ели и лиственницы этот эффект проявляется, начиная с генеративного периода, а у сосны – на протяжении всего онтогенеза. Стимулирующий эффект неоднозначно сказывается на характере накопления древесины – у ели и лиственницы усиление загрязнения сопровождается смещением периода максимального накопления с виргинильного периода на генеративный, а у сосны, наоборот, с генеративного на вегетативно-генеративный. При этом у сосны сокращается длительность прохождения онтогенетических периодов, у ели практически не изменяется, а у лиственницы увеличивается. Кроме того, прослеживается влияние загрязнения на характер прироста сосны и лиственницы – в условиях промышленного загрязнения прирост носит скачкообразный характер, а в контроле происходят плавные изменения; прирост ели в районе исследования вне зависимости от условий произрастания носит скачкообразный характер. У всех трех видов усиление загрязнения сопровождается повышением чувствительности прироста к действию внешних стрессовых факторов, однако несмотря на некоторое увеличение чувствительности к климатическим сигналам у сосны и ели (у лиственницы чувствительность уменьшается) прирост очень слабо подвержен влиянию климатических факторов (корреляционная связь с температурой и осадками варьирует между «слабой» и «очень слабой»). Как в условиях загрязнения, так и в контроле, у всех исследуемых видов прирост сильнее реагирует на климатические сигналы в жаркие и засушливые годы, чем в прохладные с обильными осадками.

Исследованные хвойные древесные виды образуют следующие ряды возрастания:

по величине годичного прироста

сосна < ель < лиственница,

по количеству возникающих депрессий прироста в ответ на усиление загрязнения и по их глубине

лиственница < сосна < ель,  
по чувствительности к климатическим факторам

лиственница < сосна < ель,  
по чувствительности к техногенным факторам

ель < сосна < лиственница,  
по степени влияния техногенных факторов на прирост

ель < сосна < лиственница.

Вспышки инвазий хвоегрызущих насекомых оказывают влияние только на прирост сосны и лиственницы, причем только в зоне сильного загрязнения и на фоне жарких и засушливых годов. Ель и лиственница по характеру дендрохронологических параметров довольно близки и существенно отличаются от сосны. Реакция прироста на усиление загрязнения у всех трех пород видоспецифична.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### [REFERENCES]

- Алексеев А.С.* Колебания радиального прироста в древостоях при атмосферном загрязнении // Лесоведение. 1990а. № 2. С. 82–86 [*Alekseev A.S.* Kolebaniya radial'nogo prirosta v drevostoyakh pri atmosfernom zagryaznenii // Lesovedenie. 1990a. № 2. S. 82–86].
- Алексеев В.А.* Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990б. С. 38–54 [*Alekseev V.A.* Nekotorye voprosy diagnostiki i klassifikatsii povrezhdennykh zagryazneniem lesnykh ekosistem // Lesnye ekosistemy i atmosfernoye zagryaznenie. L., 1990b. S. 38–54].
- Аmineва К.З., Уразильдин Р.В., Кулагин А.Ю.* Прирост ствольной древесины дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях техногенного загрязнения // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». 2014. Т. 6, № 4. С. 388–399 [*Amineva K.Z., Urazgil'din R.V., Kulagin A.Yu.* Prirost stvolovoi drevesiny duba chereschatogo (*Quercus robur* L.) v usloviyakh tekhnogennoho zagryazneniya // Mezhdistsiplinarnyi nauchnyi i prikladnoi zhurnal «Biosfera». 2014. T. 6. № 4. S. 388–399].
- Антанайтис В.В., Загреев В.В.* Прирост леса. М., 1981. 198 с. [*Antanaitis V.V., Zagreev V.V.* Prirost lesa. M., 1981. 198 s.].
- Битвинская Т.Т.* Дендроклиматические исследования. Л., 1974. 171 с. [*Bitvinskaya T.T.* Dendroklimaticheskie issledovaniya. L., 1974. 171 s.].
- Борисова О.В.* Влияние аэротехногенного загрязнения на хвойные и лиственные древостои в Новгородской области // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2009. 20 с. [*Borisova O.V.* Vliyanie aerotekhnogennoho zagryazneniya na khvoynye i listvennyye drevostoi v Novgorodskoi oblasti // Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Tol'yatti, 2009. 20 s.].
- Ваганов Е.А., Терсков И.А.* О количественных закономерностях индивидуального роста деревьев // Анализ динамики роста биологических объектов. М., 1978. С. 15–17 [*Vaganov E.A., Terskov I.A.* O kolichestvennykh zakonomernostyakh individual'nogo rosta derev'ev // Analiz dinamiki rosta biologicheskikh ob'ektov. M., 1978. S. 15–17].
- Ваганов Е.А., Шашкин А.В.* Роль и структура годичных колец хвойных. Новосибирск, 2000. 232 с. [*Vaganov E.A., Shashkin A.V.* Rol' i struktura godichnykh kolets khvoinykh. Novosibirsk, 2000. 232 s.].
- Веретенников А.В.* Основные физиологические процессы и условия внешней среды в онтогенезе древесных растений // Лесной журнал. 1992. № 5. С. 9–14 [*Veretennikov A.V.* Osnovnyye fiziologicheskie protsessy i usloviya vneshnei sredy v ontogeneze drevesnykh rastenii // Lesnoi zhurnal. 1992. № 5. S. 9–14].
- Воронцова А.И.* Патология леса. М., 1978. 271 с. [*Vorontsova A.I.* Patologiya lesa. M., 1978. 271 s.].
- Горячев В.М., Карасева Ю.В.* Анализ естественного и антропогенного воздействия на радиальный прирост сосны обыкновенной в лесопарковой зоне Екатеринбурга // Актуальные проблемы биологии и экологии. Тез. докл. IV молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 1999. С. 48 [*Goryachev V.M., Karaseva Yu.V.* Analiz estestvennogo i antropogennogo vozdeistviya na radial'nyi prirost sosny obyknovnoy v lesoparkovoi zone Ekaterinburga // Aktual'nye problemy biologii i ekologii. Tez. Dokl. IV molodezh. Nauch. Konf. Syktyvkar, 1999. S. 48].
- Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и окружающей среды в Республике Башкортостан в 2015 году. Уфа, 2016. 310 с. [Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii prirodnykh resursov i okruzhayushchei sredy v Respublike Bashkortostan v 2015 godu. Ufa: Bashkirskaya izdatel'skaya kompaniya, 2016. 310 s.].
- Демьянов В.А., Китсинг Л.И., Ярмишко В.Т.* Влияние промышленного загрязнения на радиальный прирост *Larix Gmelinii* (Pinaceae) // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 4. С. 490–494 [*Dem'yanov V.A., Kitsing L.I., Yarmishko V.T.* Vliyanie promyshlennogo zagryazneniya na radial'nyi prirost *Larix Gmelinii* (Pinaceae) // Izv. RAN. Ser. biol. 1996. № 4. S. 490–494].
- Комин Г.Е.* К методике дендроклиматологических исследований // Тр. Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. 1970. Вып. 67. С. 234–241 [*Komin G.E.* K metodike dendroklimatologicheskikh issledovaniy // Tr. Instituta ekologii rastenii i zhivotnykh Ural'skogo filiala AN SSSR. 1970. Vyp. 67. S. 234–241].
- Косиченко Н.Е., Вариводина И.Н., Неделина Н.Ю.* Связь гистологического состава и ширины годичного слоя различных типов древесины // Науч. журнал. КубГАУ. 2012. № 75 (01). С. 1–13. [*Kosichenko N.E., Varivodina I.N., Nedelina N.Yu.* Svyaz' gistologicheskogo sostava i shiriny godichnogo sloya razlichnykh tipov drevesiny // Nauch. zhurnal. KubGAU. 2012. № 75 (01). S. 1–13].
- Кучеров С.Е.* Влияние массовых размножений листогрызущих насекомых и климатических факторов на радиальный прирост древесных растений // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1988.



- 24 с. [Kucherov S.E. Vliyanie massovykh razmnozhenii listogryzushchikh nasekomykh i klimaticheskikh faktorov na radial'nyi prirost drevesnykh rastenii // Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Sverdlovsk, 1988. 24 s.].
- Кучеров С.Е. Реконструкция летних осадков на Южном Урале за последние 375 лет на основе анализа радиального прироста лиственницы Сукачева // Экология. 2010. № 4. С. 248–256 [Kucherov S.E. Rekonstruktsiya letnikh osadkov na Yuzhnom Urале za poslednie 375 let na osnove analiza radial'nogo prirosta listvennitsy Sukacheva // Ekologiya. 2010. № 4. S. 248–256].
- Ловелиус Н.В. Изменчивость прироста деревьев. Л., 1979. 232 с. [Lovelius N.V. Izmenchivost' prirosta derev'ev. L., 1979. 232 s.].
- Матвеев С.М., Таранков В.И., Акулов В.В., Мельников Е.Е. Некоторые направления и результаты дендроиндикации состояния лесных экосистем в Центральной лесостепи // Лесной вестник. 2009. № 1. С. 45–55 [Matveev S.M., Tarankov V.I., Akulov V.V., Mel'nikov E.E. Nekotorye napravleniya i rezul'taty dendroindikatsii sostoyaniya lesnykh ekosistem v Tsentral'noi lesostepi // Lesnoi vestnik. 2009. № 1. S. 45–55].
- Моисеев П.А., Григорьева А.В., Главатских К.В. Радиальный прирост ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) разного возраста на верхнем пределе ее произрастания в горах Южного Урала (на примере массива Ирмель) // Молодой ученый. 2016. № 11. С. 573–577 [Moiseev P.A., Grigor'eva A.V., Glavatskikh K.V. Radial'nyi prirost eli sibirskoi (*Picea obovata* Ledeb.) raznogo vozrasta na verkhnem predele ee proizrastaniya v gorakh Yuzhnogo Urала (na primere massiva Iremel') // Molodoi uchenyi. 2016. № 11. S. 573–577].
- Николаева С.А., Савчук Д.А. Комплексный подход и методика реконструкции роста и развития деревьев и лесных сообществ // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2 (6). С. 111–125 [Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. Kompleksnyi podkhod i metodika rekonstruktsii rosta i razvitiya derev'ev i lesnykh soobshchestv // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2009. № 2 (6). S. 111–125].
- Осаму К., Казуми Ф., Жан Н. Анализ годичных колец древесины в связи с воздействием факторов окружающей среды, вызывающих угнетение роста ели европейской на опытном лесном участке Хоккайдского университета // Мат-лы Хоккайдской научно-технической конференции. Forests Hokkaido University. 1992. № 1. С. 37–57 [Osamu K., Kazumi F., Zhan N. Analiz godichnykh kolets drevesiny v svyazi s vozdeistviem faktorov okruzhayushchei sredy, vyzvayayushchikh ugnetenie rosta eli evropeiskoi na opytном лесном uchastke Khokkaidского universiteta // Mat-ly Khokkaidской nauchno-tekhnicheskoj konferentsii. Forests Hokkaido University. 1992. № 1. S. 37–57].
- Пастернак П.С., Приступа Г.К., Мазена В.Г. Влияние промышленных эмиссий на радиальный прирост сосны // Лесовод и агролесомелиоратор. Киев, 1985. № 70. С. 16–19 [Pasternak P.S., Pristupa G.K., Mazena V.G. Vliyanie promyshlennykh emissii na radial'nyi prirost sosny // Lesovod i agrolesomeliator. Kiev, 1985. № 70. S. 16–19].
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза PICEA ABIES (PINACEAE) в Брянском полевье // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85 [Romanovskii A.M. Polivariantnost' ontogeneza PICEA ABIES (PINACEAE) v Bryanskom poles'e // Botanicheskii zhurnal. 2001. T. 86. № 8. S. 72–85].
- Санитарный и лесопатологический обзор состояния лесов Республики Башкортостан. Уфа, 2013. 58 с. [Sanitarnyi i lesopatologicheskii obzor sostoyaniya lesov Respubliki Bashkortostan. Ufa, 2013. 58 s.].
- Санников Н.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург, 2012. 372 с. [Sannikov N.N., Sannikova N.S., Petrova I.V. Ocherki po teorii lesnoi populyatsionnoi biologii. Ekaterinburg, 2012. 372 s.].
- Санников С.Н. Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1976. С. 126–165 [Sannikov S.N. Vozrastnaya biologiya sosny obyknovennoi v Zaural'e // Vosstanovitel'naya i vozrastnaya dinamika lesov na Urале i v Zaural'e. Sverdlovsk, 1976. S. 126–165].
- Стравинскене В.П. Изменение радиального прироста деревьев в зоне действия промышленного загрязнения // Лесное хозяйство. 1987. № 5. С. 34–36 [Stravinskene V.P. Izmnenie radial'nogo prirosta derev'ev v zone deistviya promyshlennogo zagryazneniya // Lesnoe khozyaistvo. 1987. № 5. S. 34–36].
- Табакова М.А., Кирдянов А.В., Брюханова М.В., Прокушкин А.С. Зависимость радиального прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2011. № 4. P. 314–324 [Tabakova M.A., Kirlyanov A.V., Bryukhanova M.V., Prokushkin A.S. Zavisimost' radial'nogo prirosta listvennitsy Gmelina na severe Srednei Sibiri ot lokal'nykh uslovii proizrastaniya // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2011. № 4. P. 314–324].
- Таранков В.И., Матвеев С.М. Радиальный прирост древостоев сосны обыкновенной в зоне действия промышленного загрязнения // Лесной журнал. 1994. № 4. С. 48–51 [Tarankov V.I., Matveev S.M. Radial'nyi prirost drevostoev sosny obyknovennoi v zone deistviya promyshlennogo zagryazneniya // Lesnoi zhurnal. 1994. № 4. S. 48–51].
- Тихомиров А.В. Ранняя и поздняя древесина как показатель состояния у дуба черешчатого // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах: Тез. Всес. конф. Воронеж, 1991. С. 40–42 [Tikhomirov A.V. Rannaya i pozdnyaya drevesina kak pokazatel' sostoyaniya u duba chershchato-go // Nauchnye osnovy vedeniya lesnogo khozyaistva v dubravakh: Tez. Vses. konf. Voronezh. 1991. S. 40–42].
- Тишин Д.В. Дендрэкология. Методика древесно-кольцевого анализа. Казань, 2011. 33 с. [Tishin D.V. Dendroekologiya. Metodika drevesno-kol'tsevogo analiza. Kazan', 2011. 33 s.].
- Трофимова О.В., Трофимов В.Н., Орлинский А.Д. Влияние степени обьедания на состояние насаждений, поврежденных сосновой совкой // Защита леса (межвуз. сб. науч. тр.). 1979. Вып. 4. С. 99–103 [Trofimova O.V., Trofimov V.N., Orlinskii A.D. Vliyanie stepeni ob'edaniya na sostoyanie nasazhdenii, povrezhdennykh sosnovoi sovkoj // Zashchita lesa (mezhvuz. sb. nauch. trudov). 1979. Vyp. 4. S. 99–103].



- Федорова О.А., Савчук Д.А.* Влияние экологических факторов на радиальный прирост тополя бальзамического в г. Томск // Вестн. КрасГАУ. 2013. № 3. С. 84–90 [*Fedorova O.A., Savchuk D.A.* Vliyanie ekologicheskikh faktorov na radial'nyi prirost topolya bal'zamicheskogo v g. Tomsk // Vestn. KrasGAU. 2013. № 3. S. 84–90].
- Фильрозе Е.М.* Выявление и оценка этапов роста деревьев и насаждений // Дендрохронологические методы в лесоведении и экологическом прогнозировании. Иркутск, 1987. С. 206–208 [*Fil'roze E.M.* Vyuyavlenie i otsenka etapov rosta derev'ev i nasazhdenii // Dendrokhnologicheskie metody v lesovedenii i ekologicheskoy prognostirovaniy. Irkutsk, 1987. S. 206–208].
- Хантемиров Р.М.* Возможность использования элементного состава годовых слоев деревьев для индикации загрязнения окружающей среды // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. Свердловск, 1990. С. 156–157 [*Khantemirov R.M.* Vozmozhnost' ispol'zovaniya elementnogo sostava godichnykh sloev derev'ev dlya indikatsii zagryazneniya okruzhayushchei sredy // Problemy dendrokhnologii i dendroklimatologii. Sverdlovsk, 1990. S. 156–157].
- Чжан С.А., Пузанова О.А., Чжан Л.А.* Изменение радиального прироста в зоне длительного действия промышленного загрязнения // Мат-лы XIII Междунар. науч.-техн. конф. БрГУ. 2013. С. 28–32 [*Chzhan S.A., Puzanova O.A., Chzhan L.A.* Izmenenie radial'nogo prirosta v zone dlitel'nogo deistviya promyshlennogo zagryazneniya // Mat-ly XIII Mezhdunar. nauch.-tekhn. Konf. BrGU. 2013. S. 28–32].
- Шиятов С.Г., Мазепа В.С.* Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в высокогорьях Урала // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1992. № 14. С. 125–134 [*Shiyatov S.G., Mazepa V.S.* Vliyanie klimaticheskikh faktorov na radial'nyi prirost derev'ev v vysokogor'yakh Urala // Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem. 1992. № 14. S. 125–134].

Поступила в редакцию / Received 23.06.2017  
Принята к публикации / Accepted 18.01.2018

## PINE, SPRUSE AND LARCH STEM WOOD INCREMENT IN INDUSTRIAL POLLUTION CONDITIONS

*R.V. Urazgildin<sup>1</sup>, G.R. Polyakova<sup>2</sup>, K.Z. Amineva<sup>3</sup>, R.D. Galiahmetov<sup>4</sup>,  
A.Yu. Kulagin<sup>5</sup>*

The quantitative data characterizing stem wood radial increment of pine, spruce and larch in Bashkir Preural petrochemical pollution conditions are analysed. Hydrocarbonic pollution stimulates increase in radial increment at all three studied coniferous species, but at the same time considerably influences on ontogenetic periods passing duration and increases increment sensitivity to external stressful climatic, biotic and technogenic factors action. The spruce and larch on dendrochronological parameters character are quite close and considerably differ from pine, but in general increment reaction to pollution strengthening at all three species is species-specific.

**Key words:** pine, spruce, larch, radial increment, Preural, industrial center, petrochemical pollution, increment depression, ontogenetic periods, species-specific reactions.

<sup>1</sup> Urazgil'din Ruslan Vilisovich, Federal state budgetary institution of science Ufa Institute of biology of the Russian academy of Sciences (urv@anrb.ru); <sup>2</sup> Polyakova Gul'nara Radikovna, Federal state budgetary institution of science Ufa Institute of biology of the Russian academy of Sciences (nigmatullina-gulnara@mail.ru); <sup>3</sup> Amineva Klara Zabirovna, Management of Federal Service of State Registration, Inventory and Cartography across Bashkortostan Republic (klara-29@mail.ru); <sup>4</sup> Galiahmetov Rustam Danisovich, Federal state budgetary institution of science Ufa Institute of biology of the Russian academy of Sciences (urv@anrb.ru); <sup>5</sup> Kulagin Aleksey Jur'evich, Federal state budgetary institution of science Ufa Institute of biology of the Russian academy of Sciences (coolagin@list.ru).

УДК 582.594.2(470.13)

## СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *GOODYERA REPENS* (L.) R. BR. (ORCHIDACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

И.А. Кириллова<sup>1</sup>, Д.В. Кириллов<sup>2</sup>

Приведены сведения о репродуктивной биологии представителя семейства Орхидные *Goodyera repens* (L.) R. Br. в Республике Коми. Установлено, что для вида характерны высокая плодозавязываемость (84,6%) и высокое качество семян (91%). Семена *G. repens* очень мелкие (0,65×0,13 мм), содержат 87% пустого воздушного пространства. Для вида характерна полиэмбриония (семена с двумя зародышами отмечены в половине изученных ценопопуляций, их доля составляет 0,1–1,6%). Семенная продуктивность высокая, одна коробочка содержит в среднем 2551 семя, реальная семенная продуктивность генеративного побега 33,8 тыс. семян.

**Ключевые слова:** Orchidaceae, *Goodyera repens*, морфометрия семян, качество семян, семенная продуктивность.

Сохранение биоразнообразия – одна из важнейших задач современности. Ее решение возможно только на основе всестороннего изучения биологии и экологии отдельных видов и групп растений. Семейство Орхидные в силу своих эколого-биологических и ценологических особенностей относится к наиболее уязвимым компонентам растительного покрова (Swartz, Dixon, 2009). Для разработки научных основ сохранения видов этого семейства очень важно выявить особенности их репродуктивной биологии в разных условиях произрастания. Этот вопрос остается пока недостаточно изученным. В частности, существует недостаток информации о семенной продуктивности орхидных из-за сложностей в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке (Назаров, 1995; Блинова, 2008; Arditti, Ghani, 2000), а для многих видов орхидных умеренных широт репродуктивные характеристики вообще отсутствуют (Блинова, 2009).

Объектом нашего исследования стала *Goodyera repens* (L.) R. Br. – голарктический бореальный вид, распространение которого связано с ареалами хвойных (Толмачев, 1974). *G. repens* имеет широкий ареал, но в связи с нарушением естественных местообитаний становится редкой в отдельных его частях (Вахрамеева и др., 2014; Kull et al., 2016). Для вида характерно и семенное, и вегетативное размножение (Татаренко, 1996). Новые участки это растение заселяет с помощью семян, но раз-

витие в освоенных местообитаниях происходит в основном вегетативно, с помощью побегов, формирующихся из спящих почек (Вахрамеева и др., 2011).

Исследования E. Brzosko (Brzosko et al., 2013) на северо-востоке Польши показали, что в популяциях этого вида семенное размножение играет большую роль, чем считалось ранее, а кроме того, наблюдается высокий уровень генетической изменчивости.

Цель работы состояла в изучении репродуктивной биологии *G. repens* на территории Республики Коми, где подобные исследования прежде не проводились.

### Материалы и методы

Исследования проводили с 2009 по 2016 г. на территории Республики Коми. Регион расположен на северо-востоке европейской части России. Его протяженность с юга на север и с запада на восток составляет соответственно 785 и 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относится к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина). Репродуктивную биологию вида изучали в 12 ценопопуляциях (ЦП) *G. repens* (табл. 1), расположенных в разных частях региона, на Вычегодско-Мезенской

<sup>1</sup> Кириллова Ирина Анатольевна – науч. сотр. отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН, канд. биол. наук (kirillova\_orchid@mail.ru); <sup>2</sup> Кириллов Дмитрий Валерьевич – науч. сотр. лаборатории компьютерных технологий и моделирования Института биологии Коми НЦ УрО РАН, канд. биол. наук (kirdimka@mail.ru).

Т а б л и ц а 1

Местонахождения изученных ценопопуляций *Goodyera repens* в Республике Коми

ЦП	Местонахождение	Географические координаты	Местообитание
1	окрестности дер. Слудка	N61°55'33,9" E50°13'13,4"	ельник чернично-зеленомошный
2	пойма р. Сысола (нижнее течение), заказник Сыктывкарский	N61°33'20,9" E50°39'11,3"	ельник разнотравно-зеленомошный
3	пойма р. Тылаю (нижнее течение)	N61°34'13,3" E50°40'18,6"	ельник хвощово-кустарничково-зеленомошный
4	окрестности дер. Коччойяг, урочище Ярега	N61°57'17,7" E50°43'22,9"	ельник хвощово-кустарничково-зеленомошный
5	пойма р. Важелью	N61°39'05,1" E50°40'02,4"	сосняк бруснично-зеленомошный
6	пойма р. Важелью, заказник Важелью	N61°38'49,5" E50°39'52,9"	ельник чернично-зеленомошный
7	правый берег р. Печора, 1 км выше пос. Якша	N61°48'53,9" E56°51'33,6"	ельник папоротничково-зеленомошный
8	правый берег р. Печора, 15 км выше пос. Якша	N61°46'30,9" E57°03'57,5"	сосняк зеленомошный, склон террасы
9	левый берег р. Щугор, выше о. Кыртади	N64°12'45,5" E57°59'47,9"	ельник разнотравно-хвощово-зеленомошный
10	левый берег р. Щугор, урочище Нижние Ворота	N64°12'35,6" E57°58'04,7"	ельник кустарничково-зеленомошный по склону
11	правый берег р. Щугор, урочище Мичабечевник	N64°11'43,4" E58°01'46,5"	ельник кислично-зеленомошный
12	правый берег р. Печорская Пижма (среднее течение)	N64°53'04,4" E51°28'48,9"	ельник чернично-зеленомошный

равнине (ЦП 1–6), Северном Урале (ЦП 7–11) и северной части Тиманского кряжа (ЦП 12).

Для изучения морфометрии семян использовали световой микроскоп «ЛОМО МСП-2» с цифровой видеокамерой «ЛОМО ТС-500» (увеличение 4.5×zoom). Для измерений использовали программу TourView. Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени (VS) и зародыша (VE), долю воздушного пространства в семени (AS) (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980), цвет и форму семенной кожуры у 40–50 выполненных семян из каждой выборки. Для определения качества семян была взята их смесь из коробочек, собранных с разных растений в пределах одной ЦП (не менее 600 семян с каждой ЦП), семена без зародыша считали неполноценными. Для подсчета семян в коробочках применяли разработанную нами оригинальную методику абсолютного учета числа

семян с помощью программного пакета ImageJ 1.5 (Кириллова, Кириллов, 2015, 2017) на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой ЦП подсчитаны семена в 5–10 коробочках из средней части соцветия. В работе использовали такие показатели, как условно-реальная семенная продуктивность (Ходачек, 1970), реальная семенная продуктивность (Вайнагий, 1974), условно-потенциальная семенная продуктивность (Блинова, 2009).

Для обработки данных применяли вариационно-статистические методы пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер.3.3.2)<sup>3</sup>.

Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров семян и плодов проводили с помощью W-теста Шапиро–Уилка. Поскольку в результате проверки

<sup>3</sup> В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое ± стандартное отклонение, а также границы минимального и максимального значения.

у некоторых выборок были выявлены отклонения от нормального распределения, для их сравнения использовали две группы методов: параметрические (t-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (U-критерий Манна–Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения).

### Результаты и обсуждение

Плод *G. repens* – коробочка, раскрывающаяся продольными щелями, с многочисленными мельчайшими пылевидными семенами. В Республике Коми ее длина и ширина составляют соответственно  $6,2 \pm 0,90$  (4,0–8,4) и  $3,3 \pm 0,48$  (1,8–4,6) мм. В разных ЦП региона длина коробочек изменяется от 5,0 до 6,8 мм, ширина – от 2,7 до 3,6 мм (табл. 2). Статистически значимо варьирует по региону лишь длина коробочек. Минимальные значения этого признака отмечены в ЦП 3.

Плодообразование *G. repens* варьирует в Республике Коми от 44,8 до 97,9%, составляя в среднем 84,6%. Высокое плодообразование характерно для этого вида и в других частях ареала: 85% в Мурманской обл. (Блинова, 2009), 89–92% в Тверской обл. (Хомутовский, 2011), по 77% в

Приморском крае (Татаренко, 1996) и на Южном Урале (Жирнова и др., 2008), свыше 68% в Европе (Neiland, Wilcock, 1998; Claessens, Kleynen, 2016). Минимальный показатель плодозавязываемости и наименьшие размеры коробочек отмечены для ЦП 3 (табл. 2). В остальных изученных ЦП эффективность опыления превышала 75%. Возможно, причина низкой плодозавязываемости в ЦП 3 заключается в том, что это единственная из всех изученных ценопопуляций, расположенная на антропогенно нарушенной территории, на небольшом участке ельника, окруженном зарастающей вырубкой.

Вид является строго аллогамным (Kallunki, 1976; Claessens, Kleynen, 2016), хотя некоторые исследователи (Блинова, 2008) объясняют его высокую плодозавязываемость автогамией. Основные опылители *G. repens* – шмели (*Bombus terrestris*, *B. pascuorum*, *B. lapidarius* и др.), которых привлекает сладковатый запах цветков (Claessens, Kleynen, 2016). Нами также были отмечены шмели, опыляющие цветки *G. repens*. Губа этого вида слишком мала, поэтому насекомые используют соцветие, чтобы удержаться. Шмели всегда начинают сбор нектара с нижней части соцветия и ползут вверх. Постепенное

Т а б л и ц а 2

### Характеристика плодов и плодообразования *Goodyera repens* в Республике Коми

Номер ЦП	Год	Длина коробочки, мм	Ширина коробочки, мм	Плодозавязываемость, %
1	2011	$6,8 \pm 0,84$ (5,0–8,2)	$2,7 \pm 0,33$ (2,1–3,1)	–
2	2014	$6,6 \pm 0,74$ (5,2–8,0)	$2,9 \pm 0,35$ (2,1–3,7)	91,3
3	2014	$5,0 \pm 0,48$ (4,8–5,8)	$2,8 \pm 0,55$ (1,8–3,7)	44,8
4	2014	$6,2 \pm 0,77$ (4,2–7,7)	$3,2 \pm 0,38$ (2,2–3,9)	83,3
5	2014	$5,7 \pm 1,04$ (4,1–8,0)	$3,4 \pm 0,41$ (2,8–4,0)	95,9
6	2016	$5,8 \pm 0,90$ (4,0–7,9)	$3,4 \pm 0,44$ (2,8–4,2)	85,0
7	2009	–	–	92,1
8	2016	$6,2 \pm 0,59$ (4,7–7,4)	$3,3 \pm 0,44$ (2,7–4,0)	91,8
9	2016	$6,5 \pm 0,56$ (2,6–7,7)	$3,5 \pm 0,32$ (3,0–4,0)	97,9
10	2016	$6,4 \pm 0,55$ (5,4–7,5)	$3,3 \pm 0,39$ (2,7–4,2)	75,6
11	2016	$6,1 \pm 0,88$ (4,7–8,0)	$3,4 \pm 0,44$ (2,8–4,3)	82,4
12	2016	$6,6 \pm 1,02$ (4,3–8,4)	$3,6 \pm 0,49$ (2,6–4,6)	85,1



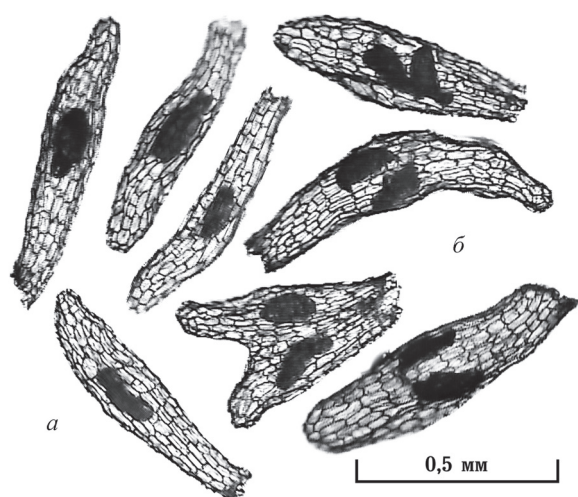


Рис. 1. Семена *Goodyera repens*, собранные в Республике Коми

(снизу вверх) открытие цветков обеспечивает перекрестное опыление: сначала поллинии оседают на рыльце хорошо открытых нижних цветков, затем новые поллинии из не полностью открывшихся верхних цветков прикрепляются к телу насекомого (Claessens, Kleynen, 2016).

Семена *G. repens* светло-коричневого цвета. Форма семян сильно вытянутая, продолговатая (индекс семени 5,1). По классификации R.L. Dressler (1993), они относятся к *Goodyera*-типу. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 1а). В Республике Коми их длина и ширина составляют в среднем 0,65 и 0,13 мм. В Европе семена этого вида несколько крупнее – (0,6–0,8)×0,15 мм (Healey et al., 1980; Vojňanský, Fargašová, 2007), и они не так вытянуты (индекс семени 4,5). Зародыш семян удлиненной формы (индекс зародыша 2,2), в регионе наших исследований его размеры составляют в среднем 0,15×0,07 мм. В Чехии (Healey et al., 1980) зародыш семян этого вида крупнее – 0,17×0,09 мм. Большую часть семени (от 82,5 до 98,1%) занимает пустое воздушное пространство – в среднем 87% (табл. 3). Малые размеры и наличие пустого воздушного пространства позволяют семенам распространяться на большие расстояния с помощью ветра. Однако основная часть семян (около 90%) остается на расстоянии 0,2 м от материнского растения (Brzosko et al., 2013, 2017). Это способствует поддержке локальных популяций и обогащает генетическое разнообразие, уменьшая риск их исчезновения, что особенно важно для редких видов (Loweless, Hamrick, 1984; Brzosko et al., 2017).

Для семян *G. repens* характерна полиэмбриония (Поддубная-Арнольди, 1960). Мы часто встречали

семена с двумя зародышами (рис. 1б). Они были отмечены в половине изученных нами ЦП, а их доля составляла от 0,1 до 1,6%.

В табл. 3 приведены морфометрические параметры семян *G. repens* в разных ЦП региона. Размеры семян, собранных в один сезон на севере региона (ЦП 8–12) статистически значимо не отличались. Семена в остальных изученных ЦП более изменчивы (табл. 3). Наибольший объем семени и зародыша отмечен в ЦП 5, минимальный объем зародыша – в ЦП 3, которая при этом отличается и наиболее низкой плодозавязываемостью. По мере продвижения на север на территории региона возрастают длина и объем семян, а также индекс формы семян (табл. 4). Эта же закономерность (удлинение семян в более суровых условиях) обнаружена нами и при сравнении семян с северо-востока европейской части России и Европы. Более удлиненные семена способны рассеиваться на большие расстояния (Arditti, Ghani, 2000; Eriksson, Kainulainen, 2011), а это приводит к появлению новых ценопопуляций и улучшению адаптаций растений вида к различным условиям среды (Nathan, 2006; Vanden Broeck et al., 2014).

В Республике Коми доля полноценных семян в ЦП *G. repens* довольно высока (в среднем 91%), в разных ЦП региона этот показатель изменяется от 70,8 до 98,3% (табл. 3). Максимальный показатель качества семян отмечен в 2016 г., вегетационный период которого был наиболее благоприятным по погодным условиям для опыления растений и формирования семян. Для Тверской обл. отмечены сходные показатели качества семян – доля полноценных семян в ЦП составляет 75,2–94,3% (Хомутовский, 2014).

Данные о семенной продуктивности *G. repens* представлены в табл. 5. Коробочка содержит в среднем 2551±96 семян (от 1807 до 3403 шт.). Для Венгрии приводится аналогичное число семян – 2509±224 шт. (Sonkoly et al., 2015). Число семян в коробочке мало изменяется в зависимости от положения ЦП на территории региона (табл. 5).

На территории Республики Коми среднее число полноценных семян *G. repens* в коробочке составляет 2380 шт. (от 2267 до 2491 шт.). В Тверской обл. этот показатель ниже и составляет 1599 шт. (Хомутовский, 2011). Средний показатель условно-потенциальной семенной продуктивности (семенной продуктивности в случае 100%-го опыления цветков) *G. repens* в изученном регионе составляет 41737 шт. Данный показатель варьирует по региону (табл. 5), максимальная величина условно-реальной семенной продуктивности отмечена для ЦП 5 (сосняк брус-

Таблица 3

Морфометрические признаки семян *Goodenaga gerens* в Республике Коми

ЦП	Год	Семя			VS, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	Зародыш			VE, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	AS, %	ПС, %
		длина, мм	ширина, мм	ИС		длина, мм	ширина, мм	ИЗ			
1	2011	0,56±0,09 (0,38–0,77)	0,11±0,02 (0,07–0,14)	5,25	1,77	0,16±0,03 (0,09–0,20)	0,06±0,01 (0,04–0,10)	2,44	0,30	83,0	83,7
2	2014	0,66±0,13 (0,30–0,91)**	0,12±0,02 (0,09–0,16)**	5,45	2,56	0,15±0,03 (0,09–0,20)	0,06±0,01 (0,04–0,09)	2,33	0,31	87,8	91,6
3	2014	0,65±0,11 (0,39–0,88)	0,13±0,02 (0,10–0,17)**	4,89**	2,87	0,14±0,02 (0,10–0,22)	0,06±0,01 (0,04–0,09)	2,25	0,26	90,8	84,3
4	2014	0,60±0,11 (0,40–0,87)*	0,14±0,02 (0,09–0,20)	4,53	2,91	0,15±0,02 (0,10–0,20)	0,06±0,01 (0,04–0,09)	2,38	0,33	88,5	95,5
5	2014	0,71±0,12 (0,46–0,95)**	0,14±0,02 (0,10–0,20)	5,07*	3,79	0,17±0,02 (0,12–0,24)**	0,08±0,01 (0,05–0,10)**	2,33	0,53	86,1	80,9
6	2016	0,66±0,13 (0,46–0,95)	0,12±0,01 (0,09–0,16)**	5,56	2,49	0,17±0,02 (0,13–0,21)	0,07±0,01 (0,05–0,11)	2,36	0,44	82,5	95,9
7	2009	0,53±0,05 (0,43–0,67)**	0,13±0,02 (0,07–0,18)	4,26**	2,34	0,13±0,02 (0,10–0,17)**	0,07±0,01 (0,05–0,09)**	1,94**	0,33	85,8	70,8
8	2016	0,67±0,01 (0,39–0,90)**	0,13±0,03 (0,08–0,20)	5,11**	2,96	0,15±0,02 (0,12–0,21)**	0,08±0,01 (0,06–0,11)**	1,99	0,50	98,1	98,1
9	2016	0,65±0,05 (0,52–0,77)	0,13±0,02 (0,08–0,18)	5,24	2,87	0,15±0,02 (0,12–0,20)	0,08±0,01 (0,05–0,09)	2,12	0,50	82,5	97,4
10	2016	0,66±0,11 (0,44–1,08)	0,13±0,02 (0,09–0,19)	5,08	2,92	0,16±0,02 (0,13–0,20)	0,07±0,01 (0,06–0,10)	2,23	0,41	85,9	98,3
11	2016	0,67±0,10 (0,48–0,91)	0,13±0,02 (0,09–0,17)	5,17	2,96	0,16±0,02 (0,13–0,20)	0,07±0,01 (0,05–0,09)	2,21	0,41	86,2	97,4
12	2016	0,70±0,11 (0,48–0,92)	0,13±0,02 (0,09–0,17)	5,29	3,10	0,15±0,02 (0,11–0,19)	0,07±0,01 (0,06–0,09)	2,06	0,38	87,6	97,9

Обозначения: ИС – индекс семени; VS – объем семени; ИЗ – индекс зародыша; VE – объем зародыша; AS – доля пустого воздушного пространства в семени; ПС – доля полноценных семян.

Примечание. Сравнение признаков проводили попарно в порядке строк, приведенных в таблице (\* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ ).

Т а б л и ц а 4

**Морфометрические показатели размеров семян *Goodyera repens* из разных частей Республики Коми**

Признак	Вычегодско-Мезенская равнина	Северный Урал	Северный Тиман	p		
	1	2	3	1-2	2-3	1-3
Длина семени, мм	0,643±0,122	0,660±0,088	0,703±0,110	*	**	**
Ширина семени, мм	0,128±0,022	0,131±0,020	0,133±0,017	–	–	*
Индекс семени	5,128±1,113	5,166±1,056	5,293±0,649	–	–	–
Объем семени, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	2,83	2,92	3,10			
Длина зародыша, мм	0,157±0,027	0,158±0,021	0,151±0,019	–	–	–
Ширина зародыша, мм	0,068±0,012	0,074±0,011	0,074±0,009	**	–	**
Индекс зародыша	2,348±0,454	2,189±0,416	2,065±0,353	**	–	**
Объем зародыша, ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	0,41	0,41	0,38	–	–	–

П р и м е ч а н и е: \*p < 0,05; \*\*p < 0,01.

Т а б л и ц а 5

**Семенная продуктивность *Goodyera repens* в Республике Коми**

Признак		ЦП 4	ЦП 5	ЦП 9	ЦП 10
Среднее число цветков в соцветии, шт.		14	21	14	15
Число семян в плоде, шт.	среднее	2373	2961	2557	2406
	минимальное	2002	2342	1922	1807
	максимальное	2758	3403	3086	3272
Среднее число полноценных семян в плоде, шт.		2267	2396	2491	2365
Условно-потенциальная семенная продуктивность, шт.		32889,6	63069,3	35030,9	35849,4
Условно-реальная семенная продуктивность, шт.		27487,8	60483,5	34295,2	27102,2
Реальная семенная продуктивность, шт.		26250,9	48931,1	33403,6	26641,4

нично-зеленомошный) – 63069 шт., такая продуктивность обусловлена большим количеством цветков в соцветии. В остальных ЦП, приуроченных к зеленомошным ельникам, этот показатель находится на уровне 33–36 тыс. семян.

По нашим данным, средний показатель условно-реальной семенной продуктивности составляет 37342 шт. В Венгрии он ниже и составляет 22123 шт. (Sonkoly et al., 2015). Средний показатель реальной семенной продуктивности генеративного побега *G. repens* в Республике Коми составляет 33807 шт. В Тверской обл. данный показатель близок к полученному нами – 31916 шт. (Хомутовский, 2012). В регионе исследований он варьирует от 26251 до 48931 шт. в зависимости от местообитания.

Урожай семян рассчитывали умножением показателя реальной семенной продуктивности на

среднее число генеративных побегов на 1 м<sup>2</sup>. Этот показатель, подсчитанный для одной ЦП *G. repens* (ЦП 10), составил 26,6 тыс. семян на 1 м<sup>2</sup>. Образуется огромное число семян, но прорастает только малая их часть, так как для прорастания необходимо наличие совместимого эндомикоризного гриба. Семена *G. repens* практически лишены питательных веществ, и в первой гетеротрофной подземной фазе развития растения полностью зависят от грибов (Rassmusen, 1995).

**Заключение**

Исследования репродуктивной биологии *Goodyera repens* (L.) R. Вг. в Республике Коми показали, что для вида характерна высокая плодозавязываемость (84,6%) и высокое качество семян (91%). Семена *G. repens* очень мелкие (0,65×0,13 мм), продолговатые (индекс семени 5,1),

87% их объема занимает пустое воздушное пространство. Одна коробочка содержит 2551 (от 1807 до 3403) семян, реальная семенная продуктивность генеративного побега состав-

ляет 33,8 тыс. семян. Сочетание вегетативного и семенного размножения способствует устойчивому существованию вида на территории региона.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Структурно-функциональная организация растительных сообществ, разнообразие флоры, лишено- и микобиоты южной части национального парка «Югыд ва» (государственная регистрация № АААА-А16-116021010241-9).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Блинова И.В.* Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. № 1. С. 39–47 [*Blinova I.V.* Osobennosti opyleniya orhidnykh v severnykh shirotakh // Byul. MOIP. Otd. biol. 2008. T. 113. №1. S. 39–47].
- Блинова И.В.* Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2009. № 12. С. 76–83 [*Blinova I.V.* Otsenka reproduktivnogo uspeha orhidnykh za Polyarnym krugom // Vestn. TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya. 2009. № 12. S. 76–83].
- Вайнагий И.В.* О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831 [*Vainagii I.V.* O metodike izucheniya semennoi produktivnosti rastenii // Botan. zhurn. 1974. T. 59. № 6. S. 826–831].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Галкина М.А.* Некоторые особенности биологии *Goodyera repens* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) в разных частях ареала // Охрана и культивирование орхидей: мат-лы IX Междунар. науч. конф. М., 2011. С. 90–95 [*Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Galkina M.A.* Nekotorye osobennosti biologii *Goodyera repens* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) v raznykh chastyah areala // Okhrana i kul'tivirovanie orhidei: mat-ly IX Mezhdunar. nauch. konf. M., 2011. S. 90–95].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В.* Орхидные России: биология, экология, охрана. М., 2014. 474 с. [*Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V.* Orkhidnye Rossii: biologiya, ekologiya, okhrana. M., 2014. 474 s.].
- Жирнова Т.В., Мартыненко В.Б., Гайсина Р.К.* Эколого-ценотические особенности *Goodyera repens* (*Orchidaceae*) в Башкирском заповеднике // Биологическое разнообразие, спелеологические объекты и историко-культурное наследие охраняемых природных территорий Республики Башкортостан: сб. науч. тр. Вып. 3. Уфа, 2008. С. 57–66 [*Zhirnova T.V., Martynenko V.B., Gaisina R.K.* Ekologo-cenoticheskie osobennosti *Goodyera repens* (*Orchidaceae*) v Bashkirskom zapovednike // Biologicheskoe raznoobrazie, speleologicheskie objekty i istoriko-kul'turnoe nasledie okhranyaemykh prirodnykh territorii Respubliki Bashkortostan: sb. nauch. tr. Vyp. 3. Ufa, 2008. S. 57–66].
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В.* Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 4. С. 617–629 [*Kirillova I.A., Kirillov D.V.* Osobennosti reproduktivnoi biologii *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (*Orchidaceae*) na severnoi granice areala // Sibirskii ekologicheskii zhurnal. 2015. T. 4. S. 617–629].
- Кириллова И.А., Кириллов Д.В.* Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (*Orchidaceae*) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 68–88 [*Kirillova I.A., Kirillov D.V.* Reproductivnaya biologiya *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (*Orchidaceae*) na severnoi granice areala (Respublika Komi) // Vestn. Tomsk. gos. un-ta. Biologiya. 2017. № 38. S. 68–88].
- Назаров В.В.* Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 26 с. [*Nazarov V.V.* Reproductivnaya biologiya orhidnykh Kryma: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. SPb., 1995. 26 s.].
- Поддубная-Арнольди В.А.* Полиэмбриония у орхидей // Бюл. ГБС. 1960. Вып. 36. С. 56–61. [*Poddubnaya-Arnol'di V.A.* Poliembrioniya u orhidei // Byul. GBS. 1960. Vyp. 36. S. 56–61].
- Татаренко И.В.* Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [*Tatarenko I.V.* Orhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy ohrany. M., 1996. 207 s.].
- Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с. [*Tolmachev A.I.* Vvedenie v geografiyu rastenii. L., 1974. 244 s.].
- Ходачек Е.А.* Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 7. С. 995–1009 [*Hodachek E.A.* Semennaya produktivnost' arkticheskikh rastenii v fitocenozh Zapadnogo Taimyra // Bot. zhurn. 1970. T. 55. № 7. S. 995–1009].
- Хомутовский М.И.* Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей: матер. IX Междунар. науч. конф. М., 2011. С. 456–461 [*Homutovskii M.I.* Effektivnost' opyleniya nekotorykh vidov orhidnykh Valdaiskoi vozvyshennosti // Okhrana i kul'tivirovanie orhidei: mater. IX Mezhdunar. nauch. konf. M., 2011. S. 456–461].
- Хомутовский М.И.* Антэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых видов орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Валдайской возвышенности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 23 с. [*Homutovskii M.I.* Antekologiya, semennaya produktivnost' i otsenka sostoyaniya cenopopulyacii nekotorykh vidov orhidnykh (*Orchidaceae* Juss.) Valdaiskoi vozvyshennosti: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2012. 23 s.].



- Хомутовский М.И. Орхидные (*Orchidaceae* Juss.) Валдайской возвышенности // Фиторазнообразие восточной Европы. 2014. Т. 8. № 3. С. 45–62 [*Homutovskii M.I. Orkhidnye (Orchidaceae Juss.) Valdaiskoi vozvyshehnosti // Fitoraznoobrazie vostochnoi Evropy*. 2014. Т. 8. № 3. С. 45–62].
- Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // *New Phytol.* 2000. Vol. 145. P. 367–421.
- Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // *Amer. J. Bot.* 1979. Vol. 66. N 10. P. 1128–1137.
- Bojňanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European Flora: The Carpathian Mountains Region. Dordrecht, 2007. 1046 p.
- Brzosko E., Wróblewska A., Jermakowicz E., Hermaniuk A. High level of genetic variation within clonal orchid *Goodyera repens* // *Plant Syst. Evol.* 2013. Vol. 299. P. 1537–1548.
- Brzosko E., Ostrowiecka B., Kotowicz J., Bolesła M., Gromotowicz A., Gromotowicz M., Orzechowska A., Orzolek J., Wojdalska M. Seed dispersal in six species of terrestrial orchids in Biebrza National Park (NE Poland) // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2017. Vol. 86. N 3. P. 1–14.
- Claessens J., Kleynen J. The Pollination of European Orchids Part 4: *Goodyera* and *Spiranthes* // *Journal of the hardy orchid society*. 2016. Vol. 13. N 2(80). P. 54–62.
- Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, Oregon, 1993. 278 p.
- Eriksson O. Seed dispersal and colonization ability of plants – assessment and implications for conservation // *Folia Geobot.* 2000. Vol. 35. N 2. P. 115–123.
- Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67. N 4. P. 508–518.
- Kallunki J.A. Population studies in *Goodyera* (*Orchidaceae*) with emphasis on the hybrid origin of *G. tessellata* // *Brittonia*. 1976. N 28. P. 53–75.
- Kull T., Selgis U., Peciņa M.V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Shefferson R.P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists // *Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 6. N 17. P. 6245–6265.
- Loveless M.D., Hamrick J.L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1984. Vol. 15. N 1. P. 65–95.
- Nathan R. Long-distance dispersal of plants // *Science*. 2006. Vol. 313. N 5788. P. 786–788.
- Neiland M., Wilcock C. Fruit set, nectar reward and rarity in the *Orchidaceae* // *American Journal of Botany*. 1998. N 85. P. 1657–1671.
- Rasmussen H. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. Cambridge, 1995. 444 p.
- Sonkoly J.E., Vojtkó A., Török P., Illyés Z., Sramkó G., Tökölyi J., Molnár V.A. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids // *Journal of Ecology*. 2015. Vol. 104. P. 343–351.
- Swartz N.D., Dixon K.W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // *Annals of Botany*. 2009. Vol. 104. N 3. P. 543–556.
- Vanden Broeck A., van Landuyt W., Cox K., de Bruyn L., Gyselings R., Oostermeijer G., Valentin B., Bozic G., Dolinar B., Illyés Z., Mergeay J. High levels of effective long-distance dispersal may blur ecotypic divergence in a rare terrestrial orchid // *BMC Ecol.* 2014. Vol. 14:20.

Поступила в редакцию / Received 20.10.2017  
Принята к публикации / Accepted 05.03.2018

## SEED PRODUCTIVITY OF *GOODYERA REPENS* (L.) R. BR. (ORCHIDACEAE) IN THE KOMI REPUBLIC

I.A. Kirillova<sup>1</sup>, D.V. Kirillov<sup>2</sup>

The article contains data on reproductive biology of *Goodyera repens* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) in the Komi Republic. Morphometric characteristics of fruits and seeds in different coenopopulations of this species in the region were investigated. Fruit set, seed productivity and seed quality were also defined.

**Key words:** *Orchidaceae*, *Goodyera repens*, morphometry of orchid seeds, seed quality, fruit set, seed productivity.

**Acknowledgement.** The work was carried out within the framework of the state task on the topic «Vegetation structural and functional organization, diversity of flora, lichen- and mycobiota of southern part of the “Yugyd va” national park» (№ AAAA-A16-116021010241-9).

<sup>1</sup>Kirillova Irina Anatolyevna, Department of flora and vegetation of the North, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (kirillova\_orchid@mail.ru); <sup>2</sup>Kirillov Dmitriy Valeryevich, Group of computer technologies and modeling, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (kirdimka@mail.ru).

УДК 582.682.4:574.3

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *GLAUCIUM FLAVUM* (PARAVERACEAE) НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

В.В. Фатерыга<sup>1</sup>

В течение пяти лет (2011–2015) проводились исследования численности и онтогенетической структуры семи ценопопуляций *Glaucium flavum* Crantz на территории Южного берега Крыма. Выделены несколько типов онтогенетических спектров, которые в разные годы могут сменять друг друга в пределах одной ценопопуляции. Базовый онтогенетический спектр *G. flavum* определен как левосторонний, тяготеющий к бимодальному. Общая численность вида на Южном берегу Крыма составляет порядка десяти тысяч особей. Наиболее благоприятные условия для *G. flavum* складываются при минимальных антропогенных нагрузках на охраняемых территориях (Карадагский заповедник и заказник Канака).

**Ключевые слова:** редкие виды, мачок желтый, онтогенетическая структура, антропогенная нагрузка, охраняемые территории.

Южный берег Крыма – наиболее освоенная природная зона полуострова, обладающая богатой и своеобразной флорой и фауной. В связи с интенсификацией курортного строительства и неорганизованной рекреацией некоторые виды растений, приуроченные к территории Южного берега Крыма, нуждаются в охране (Красная книга Республики Крым, 2016). К таким видам относится мачок желтый – *Glaucium flavum* Crantz (Paraveraceae Juss.). Это одно-, двух- или реже трех- или четырехлетнее травянистое растение высотой до 70–100 см. Ареал *G. flavum* включает Атлантическую, Южную и Юго-Восточную Европу, Малую Азию, страны Леванта и Северную Африку. В пределах Российской Федерации вид распространен на Азовском побережье Ростовской обл., на Азовском и Черноморском побережьях Краснодарского края и в Крыму (Егорова, 2001; Литвинская, 2008; Новосад, Крицька, 2009; Крайнюк и др., 2016). В пределах Крыма *G. flavum* отмечен на Южном берегу (от Севастополя до Карадага), на Керченском и Тарханкутском полуостровах, а также в окрестностях Евпатории (Крайнюк и др., 2016).

Растение *G. flavum* как организм представляет собой систему монокарпических побегов, сменяющих друг друга по симподиальному типу нарастания. Монокарпический побег вначале проходит фазу розетки, а затем в фазе цветения образует удлиненные междоузлия. Главный побег может развиваться как по моноциклическому, так и по дициклическому типу; дочерние

побеги чаще дициклические: в первый год такой побег проходит фазу розетки, а на второй год образуются удлиненные междоузлия и формируются цветки. Многолетняя подземная часть растения представлена главным стержневым деревянистым контрактильным корнем и каудексом, в состав которого входят базальные части побегов с почками возобновления (Комир и др., 2004). Это перекрестноопыляемое энтомофильное растение, цветущее и плодоносящее с мая по октябрь и размножающееся исключительно семенами. *Glaucium flavum* – растение литорального пояса, произрастает на приморских песках, галечнике, реже на приморских известняковых скалах, каменисто-щебнистых склонах, глинистых и мергелистых обрывах. *Glaucium flavum* изредка встречается по долинам рек с песчано-галечниковым грунтом, предпочитает слабощелочные и слабосоленые почвы. Данный вид, будучи растением-пионером, не связанным с какой-либо определенной растительной ассоциацией, встречается совместно со многими пионерными или псаммофильными видами. *Glaucium flavum* обладает довольно большой жизнестойкостью (например, выносит засыпание щебнем и песком), устойчив к засухе; молодые растения переносят легкое вытаптывание (Атлас ареалов..., 1983). *Glaucium flavum* – ценное лекарственное растение, содержащее более 15 различных алкалоидов, в частности глауцин, обладающий очень сильным противокашлевым действием. Вид довольно успешно выращивается в ряде ботанических садов Краснодарского края (Атлас ареалов..., 1983; Литвинская, 2008).

<sup>1</sup> Фатерыга Валентина Витальевна – ст. науч. сотр. отдела изучения биоразнообразия и экологического мониторинга Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН, канд. биол. наук (valentina\_vt@mail.ru).

*Glaucium flavum* занесен в Красную книгу Российской Федерации (Литвинская, 2008) со статусом «сокращающийся в численности», а также в ряд региональных красных книг, в том числе Республики Крым (Крайнюк и др., 2016). В связи с этим представляет интерес оценка современного состояния ценопопуляций этого вида. Для Крыма имеются данные лишь по численности и онтогенетической структуре *G. flavum* на территории двух заповедников (Карадагский и Мыс Мартьян), отраженные в неопубликованных летописях природы заповедника Мыс Мартьян за 1986–2009 гг. и Карадагского заповедника за 2006 г., а также данные по численности и особенностям жизненного цикла этого вида в окрестностях Евпатории (Бирюлева, 1998). Цель настоящей работы состояла в том, чтобы дать оценку современному состоянию ценопопуляций *G. flavum* на территории Южного берега Крыма.

### Материал и методы

Исследования проводили на территории Южного берега Крыма в 2011–2015 гг. При описании сообществ в пределах ценопопуляций глазомерным способом определяли общее проективное покрытие (ОПП) травостоя (в процентах) и учитывали видовой состав основных доминантов. Для изучения были выбраны семь ценопопуляций (ЦП) *G. flavum*, условно названных по их местонахождению. Предварительные данные, полученные по результатам исследования трех из них за первые три года наблюдений, были опубликованы ранее в виде тезисов докладов (Фатерыга, 2012, 2013).

1. **ЦП Оползневое** была выявлена на галечном пляже вдоль береговой зоны Оползневского лесничества (квартал 13) Ялтинского горно-лесного заповедника. Общая протяженность ЦП составила 260 м, площадь – около 1100 м<sup>2</sup>; ОПП травостоя 10%, основные доминанты – *G. flavum* и *Jacobaea maritima* (L.) Pelsner et Meijden. Однако наибольшая численность *G. flavum* была зарегистрирована на небольшом участке в крайней западной части побережья, на стихийной свалке мусора вдоль бетонной стены, являющейся границей заповедника. На этом участке ОПП травостоя составило 30–40%, среди доминантов были отмечены *G. flavum*, *Hordeum murinum* L. subsp. *leporinum* (Link) Arcangeli и *Lepidium draba* L.

2. **ЦП Ялта-Интурист** была обнаружена рядом с одноименной гостиницей в восточной части г. Ялта на приморском склоне крутизной 20–25°. ЦП произрастала вертикальной полосой площадью 11,25 м<sup>2</sup> (7,5×1,5 м) на сланцевой почве на открытом участке среди посадок *Pinus brutia* Ten. var. *pityusa* (Steven) Silba с участием *Ailanthus altissima*

(Mill.) Swingle, *Jasminum fruticans* L. и *Antirrhinum majus* L. и ОПП травостоя в пределах 20–30%.

3. **ЦП Грузовой порт** была выявлена в Грузовом порту восточнее г. Ялта. В пределах данной ЦП особи *G. flavum* произрастали на двух разнородных участках: вдоль моря и на некотором отдалении от берега. На первом участке *G. flavum* был обнаружен на площади 1500–2000 м<sup>2</sup> на песчаной почве в ассоциации с доминированием *G. flavum* и *Lolium rigidum* Gaudin с ОПП травостоя в пределах 5–10%. Площадь второго участка составляла 3000–3500 м<sup>2</sup>, почва щебнисто-каменистая (на отвалах грунта), среди доминантов были отмечены *Avena sterilis* L. subsp. *ludoviciana* (Durieu) Nyman и *L. rigidum* (по всему участку), а также *Melilotus albus* Medik. и *G. flavum* (отдельными пятнами), ОПП травостоя составило 60–100%.

4. **ЦП Канака** была обнаружена на глинистых и сланцевых приморских склонах и галечном пляже вдоль береговой линии в границах государственного природного заказника Канака. Общая протяженность ЦП составила 3020 м, площадь – около 15000 м<sup>2</sup>. Основными доминантами здесь были *G. flavum*, *Melica ciliata* L. subsp. *taurica* (K. Koch) Tzvelev, *Lactuca viminea* (L.) J. Presl et C. Presl и *Avena* sp., ОПП травостоя составило 5–10%.

5. **ЦП Киногородок** была выявлена на галечном пляже западнее ландшафтно-рекреационного парка Лисья бухта – Эчки-Даг. Площадь ЦП составила 90 м<sup>2</sup>, среди доминантов здесь были отмечены *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Sclerochloa dura* (L.) P. Beauv., *Atriplex micrantha* Ledeb. и *Hordeum murinum* subsp. *leporinum*, ОПП травостоя составило 10–15%.

6. **ЦП Лисья бухта** была обнаружена на приморских галечниках и частично на глинистой террасе в пределах береговой линии в ландшафтно-рекреационном парке Лисья бухта – Эчки-Даг. ЦП произрастала диффузно на ценофитически разнородных участках, занимая полосу протяженностью 115 м (площадь ЦП составила около 1000 м<sup>2</sup>). При этом часть особей *G. flavum* произрастала в ассоциации с доминированием *Elytrigia obtusiflora* (DC.) Tzvelev, *Atriplex aucheri* Moq. и *Echium italicum* L. subsp. *biebersteinii* (Lacaita) Greuter et Burdet, а остальные – в ассоциации с участием *Salvia nemorosa* L. subsp. *pseudosylvestris* (Stapf) Bornm., *E. obtusiflora*, *Centaurea salonitana* Vis. и *Seseli tortuosum* L. ОПП травостоя в пределах всей ЦП составило 30–40%.

7. **ЦП Карадаг** была выявлена на глинистых приморских склонах и галечно-валунном пляже в восточной части береговой линии Карадагского заповедника (вдоль хребта Кок-Кая). Общая протяженность ЦП составила 685 м, площадь – около



5000 м<sup>2</sup>. В составе фитоценоза, кроме *G. flavum*, отмечено участие таких доминантов, как *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch, *Cynanchum acutum* L., *Ephedra distachya* L., *Bassia prostrata* (L.) Beck и *Piptatherum holciforme* (M. Bieb.) Roem. et Schult., ОПП травостоя составило 5–10%.

Онтогенетическое состояние *G. flavum* определяли на основании собственных наблюдений, а также с помощью диагностических ключей, разработанных для этого вида рядом авторов (Елисеева, 1996; Комир и др., 2004; Анищенко, 2011). В онтогенезе *G. flavum* выделяли следующие онтогенетические состояния: проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g<sub>1</sub>), средневозрастные генеративные (g<sub>2</sub>), старые генеративные (g<sub>3</sub>) и сенильные (s) особи. Краткая характеристика каждого онтогенетического состояния приведена ниже.

Проростки – однопобеговые розеточные растения с двумя семядолями и четырьмя супротивными листьями; продолжительность развития проростков составляет 5–50 дней. Для ювенильных особей характерно отмирание семядолей и появление третьей пары листьев; продолжительность их развития около 10 дней. У имматурных особей развивается четвертая пара листьев и отмирает первая; продолжительность их развития около 10 дней. У виргинильных особей в пазухах листьев главного побега формируются вегетативные розеточные побеги второго порядка; продолжительность их развития от 10 дней до года. Для молодых генеративных растений характерно наличие генеративного побега, развивающегося из терминальной почки вегетативного побега. К данному онтогенетическому состоянию относятся растения разного календарного возраста: около 70% особей формирует генеративный побег в первый год жизни, а остальные – во второй. Как следствие, молодые генеративные растения *G. flavum* проявляют поливариантность в фенологических ритмах развития (Бирюлева, 1998; Комир и др., 2004; Анищенко, 2011): особи второго года зацветают на месяц или полтора раньше (одновременно со средневозрастными и старыми генеративными растениями), чем особи первого года жизни. К средневозрастным (или зрелым) генеративным растениям относятся растения второго года жизни, которые уже цвели в первый год, или растения третьего года жизни, которые впервые зацвели на второй год. Для них характерно наличие заметно развитого каудекса, разделенного, как правило, на две ветви; число генеративных побегов увеличивается до трех или четырех. В конце вегетационного сезона растения этого онтогенетического состояния

могут либо отмирать, либо переходить на следующий этап развития. Растения третьего или четвертого года жизни можно отнести к старому генеративному состоянию в зависимости от того, цвели они в первый год или нет. Число генеративных побегов у них увеличивается до пяти–десяти; каудекс разделяется на четыре и более ветвей, покрывается остатками отмерших листьев и втягивается глубже (до 4–5 см) в землю. Постгенеративный период в онтогенезе особей *G. flavum* отсутствует; к сенильным особям нами были условно отнесены растения третьего или четвертого года жизни, продолжающие вегетировать, но не образующие генеративных побегов в связи с угнетенностью или болезненным состоянием.

Для определения общей численности и онтогенетической структуры *G. flavum* использовали метод сплошного подсчета особей каждого онтогенетического состояния в каждой ЦП. Подсчет проводили в фенофазу начала цветения молодых генеративных растений первого года жизни, выпадающую на середину июня – начало июля (в зависимости от погодных условий в разные годы наблюдений).

Структуру ЦП изучали, используя классические методики (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Для каждой ЦП были построены онтогенетические спектры (распределение числа особей вида по онтогенетическим состояниям), характеристика которых дана по общепринятым методикам (Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Злобин, 2009). На участках ЦП, испытывающих антропогенное воздействие, дополнительно закладывали пробные площадки (ПП) по 100 м<sup>2</sup> каждая (10×10 м). Одна ПП была заложена в западной части ЦП Оползневое (на стихийной свалке мусора возле бетонной стены) и еще две – в ЦП Грузовой порт: ПП № 1 – вблизи моря на песчаной почве и ПП № 2 – в некотором отдалении от берега на щебнисто-каменистой почве (на отвалах грунта). На каждой ПП в течение пяти лет наблюдений отмечали число особей *G. flavum* каждого из онтогенетических состояний.

Для детальной характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли индекс восстановления ( $I_B$ ) (отношение плотности подростка к плотности генеративных растений), который показывает, какую часть генеративной фракции после ее отмирания способен восстановить подрост или сколько потомков в данный момент времени придется на одну генеративную особь (Жукова, 1995). Возрастность ЦП определяли по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001), основанной на совместном использовании индексов возрастности ( $\Delta$ ) (Уранов, 1975) и эффективности



(ω) (Животовский, 2001). При исследовании структуры ЦП опирались на представления о базовом онтогенетическом спектре, который можно определить как модальный вариант, встречающийся у вида в некотором диапазоне условий (Ценопопуляции растений, 1976). Базовый спектр устанавливали согласно разработанной Л.Б. Заугольной методике (Ценопопуляции растений, 1976; Заугольнова, 1986): имеющиеся онтогенетические спектры сопоставляли друг с другом по соотношению онтогенетических групп во взрослой части ЦП (из-за большой динамичности проростки, ювенильные и имматурные особи не учитывали), и по положению абсолютного и локального максимумов в спектрах выделяли наиболее часто встречающийся вариант. Для математической обработки данных использовали программу Microsoft Excel. Названия растений приведены согласно чек-листу А.В. Ены (2012).

### Результаты

В ЦП Оползневое за пять лет наблюдений было выявлено от 55 до 408 особей *G. flavum* (табл. 1), средняя численность вида за все годы составила 206 особей. При этом численность особей наиболее стабильного генеративного периода варьировала от 19 до 70, а численность особей прегенеративного периода – от 15 до 370. В основном ЦП была нормальной неполночленной. За период наблюдений (кроме 2014 г., см. ниже) общая численность *G. flavum* в ЦП Оползневое заметно снизилась. Особенно четко это прослеживается на примере ПП, заложенной в западной части ЦП (на свалке мусора). Помимо снижения числа особей с 290 до 37, здесь наблюдали изменения в онтогенетических спектрах: в 2011 и 2012 гг. преобладали особи прегенеративного периода (80–90%), а начиная с 2013 г., ситуация изменилась на противоположную (табл. 2). Согласно классификации «дельта-омега», возрастность ЦП на данной ПП менялась от молодой (2011, 2012 гг.) к зрелой (2013 г.) и стареющей (2014, 2015 гг.) (табл. 2).

В остальной части ЦП, где антропогенное воздействие не было столь значительным, в 2011 г. была выявлена всего одна генеративная особь *G. flavum*; в 2012, 2013 и 2015 гг. – от 12 до 16 особей (включая 1–5 растений генеративного периода). В 2014 г. здесь наблюдали 369 особей прегенеративного периода и только одну генеративную особь, что отразилось на онтогенетическом спектре всей ЦП и на значениях ее демографических показателей (табл. 1).

В целом для ЦП Оползневое отмечены три типа онтогенетических спектров: левосторонний (2011, 2012 и 2014 гг.), бимодальный (2013 г.) с примерно одинаковым участием молодых ( $g_1 + v$ ) и зрелых ( $g_3 + g_2$ ) особей, а также правосторонний с максимумом на особях старого генеративного состояния (2015 г.). По классификации «дельта-омега» возрастность ЦП Оползневое изменялась от молодой (2011, 2012 и 2014 г.) к зрелой (2013 г.) или переходной, приближающейся к зрелой (2015 г.). Значение индекса восстановления, отражающего интенсивность самоподдержания ценопопуляции, сильно колебалось в разные годы (табл. 1) и составило в среднем 4,72.

ЦП Ялта-Интурист была выявлена в 2012 г. в несвойственном для *G. flavum* ценозе (см. выше). В 2012 г. здесь были обнаружены 47 особей, а в следующем 2013 г. – 51 особь. В 2014 и 2015 гг. ЦП выпала из состава ценоза – ни одного экземпляра *G. flavum* найдено не было. В первые два года наблюдений ЦП была нормальной неполночленной. В 2012 г. в ЦП отмечен центрированный возрастностной спектр с абсолютным максимумом на особях молодого генеративного состояния, а в 2013 г. – левосторонний с абсолютным максимумом на виргинильных особях. По классификации «дельта-омега» возрастность ЦП менялась от зрелой к молодой.

В ЦП Грузовой порт численность *G. flavum* за пятилетний период наблюдений постепенно снизилась с 694 до 28 особей. Изменение численности затронуло как подрост, так и генеративные растения: численность обеих групп сократилась соответственно с 516 до 15 и с 173 до 13 особей. Кроме того, сократилась и общая площадь ЦП. В основном ЦП была нормальной полночленной, лишь в 2013 и 2015 гг. наблюдали отсутствие проростков и сенильных особей.

Численность особей *G. flavum* сократилась с 335 до нуля на ПП № 1 и с 26 до нуля на ПП № 2 (табл. 2). При этом на ПП № 1, находящейся преимущественно под воздействием вытаптывания, онтогенетический спектр во все годы наблюдения был левосторонним (по классификации «дельта-омега» возрастность ЦП молодая) (табл. 2). На ПП № 2, где *G. flavum* испытывал в основном угнетение со стороны других видов растений, в особенности *Melilotus albus*, онтогенетический спектр вида менялся от центрированного (с преобладанием молодых и зрелых генеративных особей) до правостороннего (с преобладанием старых генеративных особей), что привело в конечном итоге к полному выпадению *G. flavum* из состава ценоза.

Т а б л и ц а 1

**Демографическая характеристика ценопопуляций *Glaucium flavum*  
на территории Южного берега Крыма**

Год	Число особей	Онтогенетическое состояние, %								Демографические показатели			Возрастность ЦП
		p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	s	I <sub>v</sub>	Δ	ω	
ЦП Оползневое													
2011	291	80,1				19,9			0,0	4,02	0,06	0,18	молодая
2012	189	19,6	27,0	32,3	<b>11,1</b>	5,3	1,6	3,2	0,0	8,95	0,08	0,21	молодая
2013	87	0,0	0,0	0,0	19,5	<b>32,2</b>	17,2	<b>31,0</b>	0,0	0,24	0,42	0,75	зрелая
2014	408	73,5	11,5	3,4	2,2	1,7	1,2	6,1	0,2	10,00	0,07	0,12	молодая
2015	55	0,0	12,7	10,9	5,5	12,7	7,3	<b>50,9</b>	0,0	0,41	0,46	0,62	переходная
ЦП Ялта-Интурист													
2012	47	0,0	0,0	0,0	4,3	<b>76,6</b>	19,1	0,0	0,0	0,04	0,31	0,81	зреющая
2013	51	0,0	0,0	29,4	<b>58,8</b>	0,0	0,0	5,9	5,9	15,00	0,18	0,36	молодая
ЦП Грузовой порт													
2011	694	74,4				25,4			0,3	2,93	–	–	молодая
2012	481	0,8	82,7	9,8	0,6	1,0	1,5	2,3	1,2	19,65	0,06	0,12	молодая
2013	123	0,0	3,3	3,3	15,4	17,9	<b>24,4</b>	<b>35,8</b>	0,0	0,28	0,45	0,74	зрелая
2014	69	15,9	8,7	7,2	2,9	4,3	18,8	<b>37,7</b>	4,3	0,57	0,43	0,56	переходная
2015	28	0,0	0,0	21,4	<b>32,1</b>	<b>35,7</b>	7,1	3,6	0,0	1,15	0,21	0,55	молодая
ЦП Канака													
2012	370	38,9				<b>30,0</b>	<b>24,6</b>	4,9	1,6	0,65	0,26	0,53	молодая
2013	2419	0,0	7,9	22,6	<b>43,8</b>	11,9	7,0	6,8	0,5	2,89	0,18	0,45	молодая
2014	3302	18,5	21,5	19,7	<b>16,6</b>	11,3	7,3	4,3	0,3	3,33	0,14	0,32	молодая
2015	999	0,0	7,0	20,2	<b>22,1</b>	9,1	<b>31,5</b>	10,0	0,6	0,97	0,29	0,60	молодая
ЦП Киногородок													
2015	36	16,7	63,9	0,0	5,6	0,0	0,0	13,9	0,0	6,20	0,12	0,18	молодая
ЦП Лисья бухта													
2011	5	0,0	0,0	0,0	0,0	<b>40,0</b>	<b>60,0</b>	0,0	0,0	0,00	0,41	0,91	зрелая
2012	48	4,2	45,8	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	–	0,03	0,12	молодая
2013	38	0,0	0,0	0,0	<b>34,2</b>	<b>65,8</b>	0,0	0,0	0,0	0,04	0,35	0,72	зреющая
2014	110	18,2	28,2	25,5	<b>6,4</b>	1,8	4,5	<b>15,5</b>	0,0	3,58	0,17	0,28	молодая
2015	505	49,7	25,1	19,8	<b>2,2</b>	1,0	1,4	0,8	0,0	30,56	0,04	0,10	молодая
ЦП Карадаг													
2013	152	4,6	32,2	17,8	11,8	7,9	<b>12,5</b>	<b>13,2</b>	0,0	1,98	0,21	0,40	молодая
2014	178	4,5	7,9	9,0	8,4	12,9	18,5	<b>30,3</b>	8,4	0,48	0,45	0,60	переходная
2015	4954	4,8	15,3	71,9	<b>6,8</b>	0,4	0,4	0,4	0,0	84,41	0,05	0,18	молодая

О б о з н а ч е н и я: p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g<sub>1</sub> – молодые генеративные, g<sub>2</sub> – средневозрастные генеративные, g<sub>3</sub> – старые генеративные, s – сенильные растения, I<sub>v</sub> – индекс восстановления, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности. Полуужирным подчеркнутым шрифтом выделено модальное онтогенетическое состояние (без учета проростков, ювенильных и имматурных особей), полуужирным неподчеркнутым – второй по значимости (локальный) максимум (также без учета проростков, ювенильных и имматурных особей).

Т а б л и ц а 2

**Демографическая характеристика ценопопуляций *Glaucium flavum* на пробных площадках (10×10 м), находящихся под усиленным антропогенным воздействием**

Год	Число особей	Онтогенетическое состояние, %								Демографические показатели			Возрастность ЦП	
		p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	s	I <sub>в</sub>	Δ	ω		
ЦП Оползневое, ПП № 1														
2011	290	80,3				19,7				0,0	4,09	–	–	молодая
2012	175	17,1	27,4	33,1	12,0	5,1	1,7	3,4	0,0	8,72	0,08	0,22	молодая	
2013	75	0,0	0,0	0,0	10,7	37,3	20,0	32,0	0,0	0,12	0,45	0,79	зрелая	
2014	37	0,0	0,0	2,7	0,0	16,2	13,5	67,6	0,0	0,03	0,61	0,80	стареющая	
2015	39	0,0	12,8	2,6	2,6	5,1	7,7	69,2	0,0	0,22	0,56	0,69	стареющая	
ЦП Грузовой порт, ПП № 1														
2011	335	93,7			3,6	23,4			0,0	18,71	0,03	0,07	молодая	
2012	34	14,7	20,6	64,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	–	0,04	0,14	молодая	
2013	27	0,0	14,8	14,8	66,7	3,7	0,0	0,0	0,0	26,00	0,10	0,35	молодая	
2014	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	–	–	–	–	
2015	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	–	–	–	–	
ЦП Грузовой порт, ПП № 2														
2011	26	3,9	0,0	0,0	11,5	19,2	26,9	30,8	7,7	0,20	0,50	0,73	зрелая	
2012	17	0,0	0,0	0,0	0,0	5,9	47,1	11,8	35,3	0,00	0,67	0,67	стареющая	
2013	8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,5	87,5	0,0	0,00	0,70	0,81	стареющая	
2014	5	0,0	0,0	0,0	20,0	0,0	40,0	0,0	40,0	0,50	0,60	0,56	старая	
2015	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	–	–	–	–	

Обозначения: p – проростки, j – ювенильные, im – иммагурные, v – виргинильные, g<sub>1</sub> – молодые генеративные, g<sub>2</sub> – средневозрастные генеративные, g<sub>3</sub> – старые генеративные, s – сенильные растения, I<sub>в</sub> – индекс восстановления, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности.

Для ЦП Грузовой порт отмечены три типа онтогенетических спектров: левосторонний (2011 и 2012 гг.), правосторонний с максимумом на особях старого генеративного состояния (2013 и 2014 гг.) и центрированный с максимумом на молодых особях (g<sub>1</sub> + v) (2015 г.). По классификации «дельта-омега» возрастность ЦП Грузовой порт характеризуется как молодая, но в отдельные годы – как зрелая (2013 г.) или переходная, приближающаяся к зрелой (2014 г.). Значение показателя индекса восстановления колебалось в разные годы (табл. 1) и в среднем составило 4,91.

ЦП Канака – наиболее крупная ценопопуляция *G. flavum* на Южном берегу Крыма. Общая численность вида в 2012–2015 гг. варьировала здесь от 370 до 3302 особей (в среднем 2240). При этом

наибольшие колебания численности были отмечены для особей прегенеративного периода (от 144 до 2519), а число генеративных особей варьировало в значительно меньшей степени (от 220 до 756). ЦП Канака – нормальная полночленная ценопопуляция или в отдельные годы неполночленная в связи с отсутствием проростков.

В данной ЦП отмечены три типа онтогенетических спектров: центрированный с максимумом на особях молодого генеративного состояния (2012 г.); левосторонний с абсолютным максимумом на виргинильных особях и локальным максимумом на иммагурных (2013 г.) или равномерным распределением особей прегенеративного периода (2014 г.); бимодальный, в котором несмотря на абсолютный максимум на средневозрастных

генеративных особях явно прослеживался еще второй пик на прегенеративных особях (2015 г.). По классификации «дельта-омега» возрастность ЦП во все годы наблюдений характеризовалась как молодая. Значение показателя индекса восстановления в среднем составило 1,96.

ЦП Киногородок наблюдали только в 2015 г. (36 особей). Данная ЦП была нормальной неполночленной, онтогенетический спектр левосторонний с максимумом на имматурных особях, возрастность ЦП по классификации «дельта-омега» характеризуется как молодая.

В ЦП Лисья бухта на протяжении пяти лет наблюдений численность *G. flavum* сильно варьировала. Данная ЦП находилась под воздействием неорганизованной рекреационной нагрузки (вытаптывание). В 2011 г. здесь было обнаружено лишь пять генеративных растений. В 2012 г. в данной ЦП были выявлены только особи прегенеративного периода (всходы, ювенильные и имматурные), а в 2013 г. отмечены только виргинильные и молодые генеративные особи. Из 48 растений прегенеративного периода 2012 г. 25 особей перешли в 2013 г. в генеративное состояние, т.е. около 50% подроста 2012 г. оказалось жизнеспособным. Начиная с 2013 г., ЦП Лисья бухта была нормальной неполночленной. Общая численность ЦП в период наблюдений (2011–2015) увеличилась с 5 до 505 особей. В наибольшей степени варьировала численность особей прегенеративного периода, что отразилось на значениях индекса восстановления, возросших на несколько порядков (табл. 1). Численность особей генеративного периода варьировала слабее (от 5 до 25 особей).

В данной ЦП отмечены три типа онтогенетических спектров: центрированный (2011 г.), левосторонний (2012, 2014 и 2015 гг.) и бимодальный с пиками на молодых и зрелых генеративных и виргинильных особях (в 2013 г.). По классификации «дельта-омега» возрастность ЦП Лисья бухта характеризовалась как молодая, реже зреющая (2013 г.) или зрелая (2011 г.).

ЦП Карадаг наблюдали с 2013 по 2015 г. Общая численность *G. flavum* за период наблюдений увеличилась здесь со 152 до 4954 особей. Это произошло главным образом за счет появления в онтогенетическом спектре феноменально большого числа (4896) особей прегенеративного периода, что привело в 2015 г. к повышению значения показателя индекса восстановления до 84,41 (максимум для всех исследуемых ЦП) (табл. 1). Число генеративных особей при этом колебалось незначительно (от 51 до 110). ЦП Ка-

радаг – нормальная полночленная или в отдельные годы неполночленная (в связи с отсутствием сенильных особей).

Для ЦП Карадаг отмечены два типа онтогенетических спектров: левосторонний с максимумом на ювенильных (2013 г.) или имматурных особях (2015 г.) и правосторонний с максимумом на особях старого генеративного состояния (2014 г.). По классификации «дельта-омега» возрастность данной ЦП характеризуется как молодая (2013 и 2015 гг.) или переходная, приближающаяся к зрелой (2014 г.).

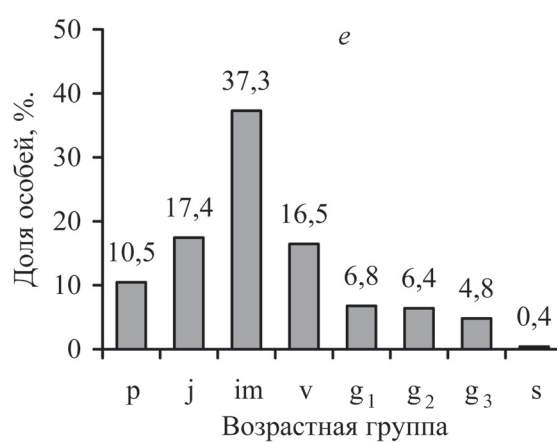
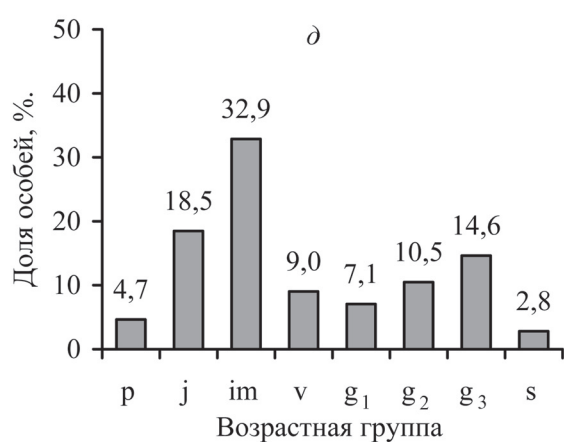
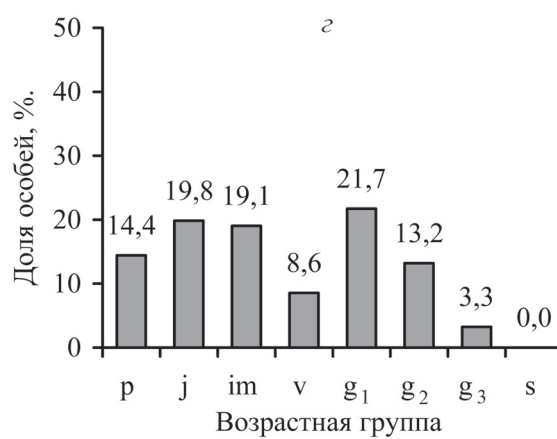
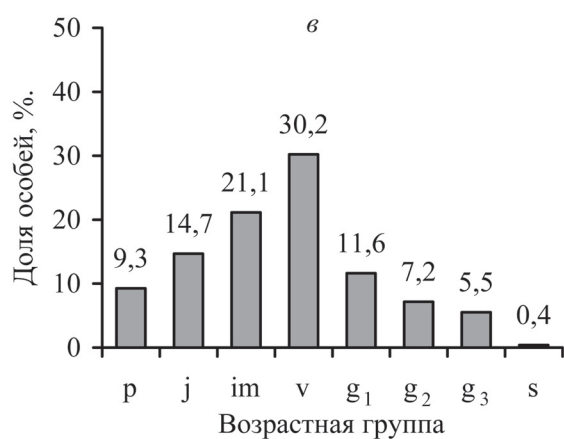
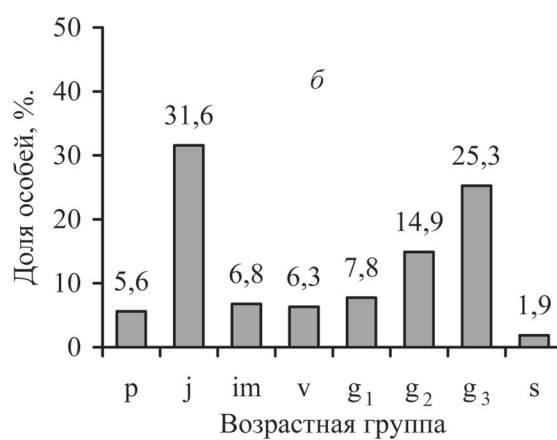
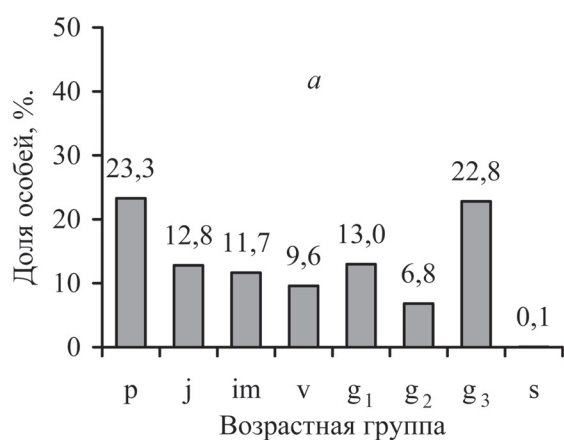
В 2014 и 2015 гг. в ЦП Карадаг были выявлены повреждения особей *G. flavum* жуками-вредителями *Entomoscelis suturalis* Weise, 1882 (Coleoptera, Chrysomelidae). Большая часть жуков и их личинок была отмечена на особях генеративного периода. При этом 14 генеративных особей в 2014 г. погибли по причине почти полного уничтожения их надземной части этими насекомыми. Погибшие растения составили 7,9% от общего числа особей или 12,7% от числа генеративных особей. В 2015 г. погибли еще три поврежденные генеративные особи, что составило менее 0,1% от их общего числа или 5,2% от числа генеративных особей.

### Обсуждение

Анализ пяти усредненных по годам наблюдения спектров исследуемых ценопопуляций (рисунок, а–д) позволил выявить два типа онтогенетических спектров, характерных для ЦП *G. flavum*: левосторонний (ЦП Канака и Карадаг) с максимумами на имматурных и виргинильных особях и бимодальный (ЦП Оползневое, Грузовой порт и Лисья бухта) с абсолютным максимумом на прегенеративной части спектра (с преобладанием проростков или ювенильных особей, реже – имматурных) и локальным максимумом на генеративной части спектра (с преобладанием старых генеративных особей). По классификации «дельта-омега» все усредненные по годам наблюдения ЦП являются молодыми ( $\Delta$  – от 0,06 до 0,18 и  $\omega$  – от 0,17 до 0,41), что согласуется с относительно высокими значениями индекса восстановления (от 2,55 до 23,06).

Проанализированы 19 вариантов онтогенетических спектров ЦП, сделанных в разные годы наблюдений. Наиболее часто максимумы (абсолютный или локальный) приходится на особи виргинильного онтогенетического состояния (10 вариантов) и старого генеративного состояния (7 вариантов). Исходя из этого, можно предположить, что для *G. flavum* характерен базовый спектр с подъемом в его левой части (левосторонний тип), тяготеющий к бимодальному. Усредненный суммарный





Усредненные онтогенетические спектры ценопопуляций *Glaucium flavum* на территории Южного берега Крыма: а – ЦП Оползневое, б – ЦП Грузовой порт, в – ЦП Канака; г – ЦП Лисья бухта, д – ЦП Карадаг, е – усредненный суммарный спектр всех ЦП (без учета ЦП Ялта-Интурист и Киногородок)

спектр всех ЦП *G. flavum* (без учета ЦП Ялта-Интурист и Киногородок) также левосторонний с преобладанием в структуре имматурных особей и значительным участием ювенильных и виргинильных (рисунок, е). Такой тип спектра характерен для стержнекорневых многолетников с активным семенным возобновлением, непродол-

жительным периодом старения и интенсивной элиминацией особей в течение почти всего жизненного цикла (Заугольнова, 1977). Для таких растений возможно периодическое проявление бимодального типа спектра ЦП при условии, что численность особей в восходящей части спектра ( $j + im + v + g_1 + g_2$ ) остается большей, чем в нис-

ходящей ( $g_3 + s$ ); в исследованных ЦП *G. flavum* с бимодальным спектром эта закономерность также соблюдается.

Установлено, что Канака – самая крупная из всех изученных ЦП (табл. 1). Средняя общая численность *G. flavum* за пять лет исследований составила 1773 особи, а максимальная – 3302 особи (2014 г.). Кроме того, ЦП Канака наиболее крупная и по числу генеративных особей (220–756 особей). Самой малочисленной из ежегодно наблюдаемых стабильных ЦП является Лисья бухта, где общая численность вида за пять лет варьировала от 5 до 505 особей и в среднем составила 141 особь. Общая численность *G. flavum* во всех исследуемых ценопопуляциях за последние три года исследований (2013–2015 гг.) менялась от 4883 до 8592 особей. Поскольку нами исследовано не менее половины территории Южного берега Крыма, пригодной для произрастания *G. flavum*, то можно заключить, что общая численность данного вида составляет здесь в среднем порядка 10 000 особей.

Известно, что численность и плотность особей – основные параметры, характеризующие состояние ЦП. По многочисленным данным установлено, что под влиянием антропогенного пресса в первую очередь изменяются именно эти показатели (Заугольнова, 1977). Анализ динамики общей численности ЦП *G. flavum* показал, что за пять лет наблюдений она сократилась в ЦП Оползневое и Грузовой порт, возросла в ЦП Лисья бухта и Карадаг и оставалась относительно стабильной в ЦП Канака. По нашему мнению, эти изменения численности связаны с антропогенным воздействием. При этом важно учитывать не столько наличие самого антропогенного воздействия, сколько характер его влияния и степень нагрузки. Так, в ЦП Грузовой порт в 2011 и 2012 гг. антропогенный пресс был умеренным и проявлялся в основном в виде неорганизованной пляжной рекреации. Общая численность *G. flavum* в эти годы была самой высокой в пределах данной ЦП за весь период наблюдений, а ЦП была молодой с преобладанием в структуре особей прегенеративного периода. Таким образом, можно предположить, что умеренное вытаптывание отдыхающими положительно влияло на *G. flavum*, так как часто затрагивало и сопутствующие ему виды-конкуренты. В 2013 г. на данном участке образовалась стихийная свалка из строительных материалов (бетонных блоков, щебня и собственно бетона). В результате под завалом бетона оказались растения *G. flavum*, в том числе генеративные особи. Интересно отметить, что даже бетонирование участков, непосред-

ственно занятых *G. flavum*, не уничтожило генеративные растения сразу – они продолжали цвести и плодоносить, однако в следующем году уже не были обнаружены (что отразилось на общей численности данной ЦП). В ЦП Оползневое было также отмечено замусоривание основного участка произрастания *G. flavum*. Причем незначительное замусоривание, которое мы наблюдали в 2011 и 2012 гг., в целом даже благоприятно сказывалось на численности вида, поскольку другие виды растений выпадали из сообщества под его воздействием. Однако увеличение количества мусора в 2013–2015 гг. привело к элиминации значительной части особей *G. flavum*, что непосредственно отразилось на снижении общей численности этого вида в данной ЦП.

Таким образом, с усилением антропогенной нагрузки сокращается общая численность ЦП *G. flavum*, изменяются характер их онтогенетических спектров (от левостороннего к бимодальному и правостороннему) и возрастность ЦП (от молодой к старой). В результате эти процессы могут привести к полному выпадению данного вида из состава ценоза. В свою очередь, при снижении степени воздействия антропогенного пресса изменение демографических показателей ЦП может иметь обратный характер. Мы наблюдали это в ЦП Лисья бухта, где общая численность вида постепенно увеличивалась, а возрастность ЦП изменялась от зрелой к молодой. Будучи ценофобом, *G. flavum* не связан с какой-либо определенной растительной ассоциацией и предпочитает ценозы с низким ОПП травостоя. В наиболее благоприятных для вида условиях, где отмечены самые крупные по общей численности ЦП, участие сопутствующих видов незначительно и их проективное покрытие не превышает 10% (ЦП Канака и Карадаг). При высоких значениях ОПП травостоя *G. flavum* испытывает угнетение со стороны сопутствующих видов и может выпадать из структуры сообщества, как это видно на примере ПП № 2 в ЦП Грузовой порт. Причиной исчезновения вида в данном случае оказалась первичная сукцессия, протекающая на отвалах грунта и проявляющаяся в увеличении обилия рудеральных видов.

Еще один лимитирующий фактор для *G. flavum* – повреждение надземных частей растения фитофагами. Так, Д. Елисовецкая с соавторами (2014) установили, что жук-листоед *Entomoscelis suturalis*, обнаруженный нами в ЦП Карадаг, проявляет себя как опасный вредитель *G. flavum* при условии его произрастания в культуре. В Крыму

за пять лет исследований ЦП *G. flavum* на территории Южного берега *E. suturalis* был обнаружен лишь дважды в пределах только одной из наиболее благополучных ЦП. Таким образом, в условиях Южного берега Крыма влияние этого листоеда на численность *G. flavum* незначительно.

Известно, что *G. flavum* обладает высокой адаптивной способностью. Он устойчив к абразивным процессам и несмотря на гибель отдельных особей не выпадает из состава фитоценоза за счет успешного семенного возобновления (Атлас ареалов..., 1983). Косвенно факт успешного семенного возобновления подтверждается и в настоящей работе довольно высокими значениями  $I_b$ , полученными для большинства исследованных ЦП. Имеются данные, что семена мачка желтого могут сохранять жизнеспособность несколько лет и не обязательно прорастают в первый год после плодоношения (Елисеева, 1996). Нами выявлено, что в годы с максимально благоприятными условиями около 50% прегенеративных особей могут сохранять свою жизнеспособность и переходить на следующий год в генеративное состояние (ЦП Лисья бухта). Из вышесказанного следует, что *G. flavum* довольно хорошо приспособлен к условиям Южного берега Крыма.

### Заключение

Изученные ЦП *G. flavum* являются нормальными полночленными или неполночленными со все-

возможными типами онтогенетических спектров, которые могут меняться в разные годы в пределах одной ЦП. Однако у данного вида чаще встречается левосторонний тип спектра с максимумом на особях прегенеративного периода; он проявляется в наиболее благоприятных эколого-ценотических условиях и при минимальном антропогенном прессе. ЦП с левосторонним типом спектра, согласно классификации «дельта-омега», являются молодыми.

Почти все изученные стабильные ЦП *G. flavum*, кроме ЦП Грузовой порт, произрастают на особо охраняемых природных территориях, испытывающих незначительное антропогенное воздействие. Благодаря охранному режиму удается сберечь самые крупные по численности и площади ЦП Канака и Карадаг. *Glaucium flavum* относительно устойчив к умеренному антропогенному воздействию, однако сильные нагрузки могут привести к выпадению данного вида из состава ценоза. ЦП Грузовой порт находится под воздействием наибольшего антропогенного пресса, представляющего угрозу ее существованию.

Автор выражает благодарность Ж.Н. Шишловой и Л.В. Анищенко (Ростов-на-Дону), М.А. Филатову и О.В. Филатовой (Харьков) за помощь в поиске некоторых литературных источников, А.В. Фатерыге (Феодосия) и В.Ю. Жидкову (Симферополь) – за помощь в сборе материала.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Анищенко Л.В. Биологические особенности мачка желтого при интродукции на Нижнем Дону // Проблемы охраны флоры и растительности на Кавказе. Мат-лы междунар. науч. конф., посвящ. 170-летию Сухумского ботанического сада, 115-летию Сухумского субтропического дендропарка, 80-летию проф. Г.Г. Айба и 105-летию профессора А.А. Колаковского (Сухум, 5–9 октября 2011 г.). Сухум, 2011. С. 75–77 [Anishchenko L.V. Biologicheskie osobennosti machka zhelтого pri introduktsii na Nizhnem Donu // Problemy okhrany flory i rastitel'nosti na Kavkaze. Mat-ly mezhdunar. науч. конф., posvyashch. 170-letiyu Sukhumskogo botanicheskogo sada, 115-letiyu Sukhumskogo subtropicheskogo dendroparka, 80-letiyu prof. G.G. Aiba i 105-letiyu professora A.A. Kolakovskogo (Sukhum, 5–9 oktyabrya 2011 g.). Sukhum, 2011. S. 75–77].
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Под ред. П.С. Чикова. М., 1983. 340 с. [Atlas arealov i resursov lekarstvennykh rastenii SSSR / Pod red. P.S. Chikova. M., 1983. 340 s.].
- Бирюлева Э.Г. Особенности жизненного цикла мачка желтого (*Glaucium flavum* Crantz) // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Симферополь, 1998. Вып. 10. С. 84–87 [Biryuleva E.G. Osobennosti zhiznennogo tsikla machka zhelтого (*Glaucium flavum* Crantz) // Ekosistemy Kryma, ikh optimizatsiya i okhrana. Simferopol', 1998. Vyp. 10. S. 84–87].
- Егорова Т.В. Сем. 35. Papaveraceae Adans. – Маковые // Флора Восточной Европы / Под ред. Н.Н. Цвелева. СПб., 2001. Т. 10. С. 204–226 [Egorova T.V. Sem. 35. Papaveraceae Adans. – Makovyie // Flora Vostochnoi Evropy / Pod red. N.N. Tsveleva. SPb., 2001. T. 10. S. 204–226].
- Елисеева Л.М. Сравнительное биологическое и биохимическое исследование некоторых видов рода *Glaucium* Mill. сем. Papaveraceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пятигорск, 1996. 23 с. [Eliseeva L.M. Sravnitel'noe biologicheskoe i biokhimicheskoe issledovanie nekotorykh vidov roda *Glaucium* Mill. sem. Papaveraceae: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Pyatigorsk, 1996. 23 s.].

- Елисовецкая Д., Калестру Л., Гончарук М. *Entomoscelis suturalis* Weise, 1882 (Coleoptera, Chrysomelidae) – опасный вредитель *Glaucium flavum* Crantz (Papaveraceae) // Sustainable use and protection of animal world diversity: International Symposium dedicated to 75th anniversary of Professor Andrei Munteanu (Chişinău, 2014). Chişinău, 2014. P. 141–142 [Elisovetskaya D., Kalestru L., Goncharuk M. *Entomoscelis suturalis* Weise, 1882 (Coleoptera, Chrysomelidae) – opasnyi vreditel' *Glaucium flavum* Crantz (Papaveraceae) // Sustainable use and protection of animal world diversity: International Symposium dedicated to 75th anniversary of Professor Andrei Munteanu (Chişinău, 2014). – Chişinău, 2014. P. 141–142].
- Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь: Н. Орианда, 2012. 232 с. [Ena A.V. Prirodnaya flora Krymskogo poluostrova. Simferopol', 2012. 232 s.].
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7 [Zhitovskii L.A. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii rastenii // Ekologiya. 2001. № 1. S. 3–7].
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 224 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola: Lanar, 1995. 224 s.].
- Зaugольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 12. С. 1767–1779 [Zaugol'nova L.B. Analiz tsenopopulyatsii kak metod izucheniya antropogennykh vozdeistvii na fitotsenoz // Botanicheskii zhurnal. 1977. T. 62, № 12. S. 1767–1779].
- Зaugольнова Л.Б. Методика построения возрастных спектров ценопопуляций и их оценка // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций / Под ред. Т.И. Серебряковой. М., 1986. С. 12–18 [Zaugol'nova L.B. Metodika postroeniya vozrastnykh spektrov tsenopopulyatsii i ikh otsenka // Izuchenie struktury i vzaimootnosheniya tsenopopulyatsii / Pod red. T.I. Serebryakovoï. M., 1986. S. 12–18].
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы, 2009. 263 с. [Zlobin Yu.A. Populyatsionnaya ekologiya rastenii: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta. Sumy, 2009. 263 s.].
- Комир З.В., Лупиева И.А., Алехина Н.Н. Развитие биоморфы *Glaucium flavum* Crantz ex situ // Биологический вестник. 2004. Т. 8, № 1. С. 84–87 [Komir Z.V., Lupieva I.A., Alekhina N.N. Razvitie biomorfy *Glaucium flavum* Crantz ex situ // Biologicheskii vestnik. 2004. T. 8. № 1. S. 84–87].
- Крайнюк Е.С., Фатерыга В.В., Шевченко С.В. Мачок желтый // Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Под ред. А.В. Ены и А.В. Фатерыги. Симферополь, 2016. С. 319 [Krainyuk E.S., Fateryga V.V., Shevchenko S.V. Machok zheltiy // Krasnaya kniga Respubliki Krym. Rasteniya, vodorosli i griby / Pod red. A.V. Eny i A.V. Faterygi. Simferopol', 2016. S. 319].
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Под ред. А.В. Ены и А.В. Фатерыги. Симферополь, 2016. 480 с. [Krasnaya kniga Respubliki Krym. Rasteniya, vodorosli i griby. Izdanie vtoroe / Pod red. A.V. Eny i A.V. Faterygi. Simferopol', 2016. 480 s.].
- Литвинская С.А. Мачок желтый // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. С. 430–431 [Litvinskaya S.A. Machok zheltiy // Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby). M., 2008. S. 430–431].
- Новосад В.В., Крицька Л.І. Мачок жовтий // Червона книга України. Рослинний світ / Під ред. Я.П. Дідуха. Київ, 2009. С. 538 [Novosad V.V., Kritis'ka L.I. Machok zhovtii // Chervona kniga Ukraïni. Roslinnii svit / Pid red. Ya.P. Didukha. Kiïv, 2009. S. 538].
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высшей школы. Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34 [Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Nauch. dokl. vysshei shkoly. Biologicheskie nauki. 1975. № 2. S. 7–34].
- Фатерыга В.В. К изучению мачка желтого (*Glaucium flavum* Crantz) на Южном берегу Крыма // Дендрология, цветоводство и садово-парковое строительство. Мат-лы междунар. конф., посвящ. 200-летию Никитского ботанического сада (Ялта, 5–8 июня 2012 г.). Ялта, 2012. Т. 2. С. 76 [Fateryga V.V. K izucheniyu machka zheltogo (*Glaucium flavum* Crantz) na Yuzhnom beregu Kryma // Dendrologiya, tsvetovodstvo i sadovo-parkovoe stroitel'stvo. Mat-ly mezhdunar. konf., posvyashch. 200-letiyu Nikitskogo botanicheskogo sada (Yalta, 5–8 iyunya 2012 g.). Yalta, 2012. T. 2. S. 76].
- Фатерыга В.В. Состояние ценопопуляций *Glaucium flavum* Crantz на территории Южного берега Крыма // Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе. Мат-лы VII междунар. науч.-практич. конф. (Симферополь, 24–26 октября 2013 г.). Симферополь, 2013. С. 402–409 [Fateryga V.V. Sostoyanie tsenopopulyatsii *Glaucium flavum* Crantz na territorii Yuzhnogo berega Kryma // Zapovedniki Kryma. Bioraznoobrazie i okhrana prirody v Azovo-Chernomorskom regione. Mat-ly VII mezhdunar. nauch.-praktich. konf. (Simferopol', 24–26 oktyabrya 2013 g.). Simferopol', 2013. S. 402–409].
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М., 1976. 217 с. [Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura) / Pod red. A.A. Uranova, T.I. Serebryakovoï. M., 1976. 217 s.].
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М., 1988. 184 с. [Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii) / Pod red. T.I. Serebryakovoï, T.G. Sokolovoï. M., 1988. 184 s.].



**STATE OF COENOPULATIONS OF *GLAUCIUM FLAVUM*  
(PAPAVERACEAE) IN THE SOUTH COAST OF THE CRIMEA**

*V.V. Fateryga*<sup>1</sup>

The number of individuals and the ontogenetic structure of seven coenopopulations of *Glaucium flavum* Crantz were studied in the South Coast of the Crimea during five years (2011–2015). Several types of ontogenetic spectra were revealed; they can change each other within the same coenopopulation in different years. The basic ontogenetic spectrum of *G. flavum* is revealed; it is left-hand tended to bimodal. The general number of specimens of the species in the South Coast of the Crimea amounts about ten thousand specimens. The most favorable conditions for *G. flavum* are formed under minimal anthropogenic load in the protected territories (the Karadag Nature Reserve and the reservation Kanaka).

**Key words:** rare species, yellow hornpoppy, ontogenetic structure, anthropogenic load, protected territories.

<sup>1</sup> Fateryga Valentina Vitalyevna, Department of the Study of Biodiversity and Ecological Monitoring, T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS, PhD in biology (valentina\_vt@mail.ru).

УДК [929+004.9]:001.32:50

## ЭЛЕКТРОННЫЙ КАЛЕНДАРЬ ПАМЯТНЫХ ДАТ МОИП: 2017 ГОД

М.В. Леонов<sup>1</sup>

Сообщается о созданной на факультете ВМК МГУ при поддержке Ботанического сада МГУ биографической базе данных членов Московского общества испытателей природы (МОИП) и программе для формирования календаря памятных дат. Приведен список членов МОИП с краткими биографическими данными, для которых 2017 г. был юбилейным, или годом памяти.

**Ключевые слова:** история МОИП, электронный календарь, история естествознания, биографическая база данных.

*Памяти Владимира Сергеевича Новикова (1940–2016),  
директора Ботанического сада МГУ.*

В последние годы в Ботаническом саду МГУ совместно с факультетом ВМК выполнялись несколько проектов по ботанической историографии и истории Московского общества испытателей природы (МОИП). Одной из последних идей, которую мы успели обсудить с Владимиром Сергеевичем Новиковым, была подготовка электронного календаря памятных дат отечественной ботаники и МОИП с использованием базы данных членов МОИП и справочника С.Ю. Липшица (Русские ботаники..., 1947–1952). Традиция бережного отношения к памяти ушедших коллег всегда была свойственна научной интеллигенции. Конечно, современный ритм жизни, лавинообразно увеличивающийся объем научной и другой информации заставляет сомневаться в возможности появления работ, аналогичных работам С.А. Венгерова (1855–1920) и С.Ю. Липшица (1905–1983). Но сейчас для решения задач «напоминания» о важных датах можно использовать новые информационные технологии, надо лишь должным образом подготовить базы данных с соответствующей информацией.

В процессе выполнения междисциплинарного проекта по истории МОИП (Леонов, Орлов, 2016) нами были обработаны данные по нескольким тысячам действительных и почетных членов МОИП. На первоначальном этапе было осуществлено преобразование имеющихся сведений в электронную форму, но оказалось, что картотека МОИП содержит много неточностей и пробелов, поэтому считать эту работу завершенной пока нельзя.

Однако большая часть данных по естествоиспытателям МОИП 1805–1955 гг. приведена в удобную для машинной обработки форму. Напомним, что МОИП раньше объединял не только ботаников, зоологов, геологов, но и врачей, химиков, физиков, математиков и представителей других наук. Кроме того, в особую группу можно выделить членов МОИП, которые не только

сделали существенный вклад в науку, но проявили себя как общественные и государственные деятели. К слову сказать, в 2017 г. исполняется 250 лет со дня рождения члена МОИП – шестого президента США Джона Куинси Адамса (1767–1848), который в 1781 г. находился в России в качестве секретаря первого посланника США в Российской империи, а с 1809 по 1814 гг. – в качестве посланника этой страны. Среди юбиляров два ректора Московского университета, несколько профессоров биологического факультета МГУ и т.д.

На факультете Вычислительной математики и кибернетики разработана программа, формирующая по заданному году сводку тех персоналий МОИП, для которых этот год является юбилейным относительно рождения и смерти. Основное назначение программы – накопление данных по этим естествоиспытателям, уточнение биографических деталей, так как полного и надежно выверенного списка, о котором мечтал еще С.Ю. Липшиц (Липшиц, 1940), пока нет.

Ниже приведен перечень членов МОИП, для которых 2017 г. юбилейный (юбилейными считаем даты, кратные 25). Для экономии места дана лишь краткая справка о каждом естествоиспытателе, имя приведено на кириллице, а для иностранных членов – еще и на родном языке. Из тех же соображений не указаны место рождения и смерти, хотя в базе данных они есть. Даты рождения и смерти приведены по григорианскому календарю.

В нашей сводке представлены 137 персон. Мы сочли нецелесообразным каждую фамилию сопровождать точным видом членства в МОИП. Для значительного числа членов МОИП в течение жизни статус в Обществе менялся, иногда от ученика до почетного члена. Приведение настолько полной информации заняло бы много места. Поэтому приводим отдельно список тех из них, которые

<sup>1</sup> Леонов Михаил Васильевич – заслуженный науч. сотр. Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, вед. науч. сотр. факультета вычислительной математики и кибернетики МГУ, канд. биол. наук (Leonow\_M\_W@cs.msu.ru).

либо сразу были избраны почетными членами, либо удостоены этого звания впоследствии.

#### Почетные члены МОИП

Д.К. Адамс, В.П. Амалицкий, А. Байер, К.М. Бэр, Ф.И. Вейссе, А.Г. Вернер, М. Вид-Нойвид, П.А. Вяземский, Д.Ф.У. Гершель, Ф.В. Гумбольд, А.Л. Деклуазо, Н.Я. Динник, Ч. Добени, Н.И. Жакен, Д.Н. Зернов, К.Ф. Калайдович, В.Н. Каразин, В.К.В. Карстен, Ж.Л.А. Катрфаж, М.Т. Каченовский, К. Кёлликер, М.Г. Клапрот, Н.И. Кокшаров, П.А. Кропоткин, П.П. Лазарев, И.Г.Х. Леман, К.И. Милиус, Р. Оуэн, А.Н. Петунников, Э.Л. Регель, В.М. Рихтер, Н.Т. Соссюр, Ж.С. Стас, В.А. Траншель, Г.А. Траутшольд, М. Фарадей, Й.И. Франк, С.А. Чаплыгин.

#### 250 лет со дня рождения

Адамс Джон Куинси (англ. John Quincy Adams; 11.07.1767 – 28.02.1848) – VI президент США (1825–1829). Посланник США в России (1809–1814).

Гумбольдт Фридрих Вильгельм Кристиан Карл Фердинанд фон (нем. Friedrich Wilhelm Christian Karl Ferdinand von Humboldt; 22.06.1767 – 08.04.1835) – немецкий филолог, философ, языковед, государственный деятель, дипломат. Старший брат Александра фон Гумбольдта. Один из основоположников лингвистики как науки.

Делавинь Франц Александрович (фр. François de la Vigne; 1767–1826) – врач, ботаник, исследователь флоры Харьковской губернии, доктор медицины, профессор Харьковского университета.

Линк Генрих Фридрих (нем. Heinrich Friedrich Link; 1767–1851) – немецкий натуралист и ботаник, ученый-энциклопедист, куратор гербария и директор ботанического сада в Берлине с 1815 по 1851 г.

Милиус Карл Иванович (нем. Karl Gottlieb Mylius; 1767–23.03.1844), доктор медицины, один из соучредителей русского минералогического общества (1817 г.).

Рихтер Вильгельм Михайлович (нем. Wilhelm Michael von Richter; 09.12.1767 – 08.08.1822) – заслуженный профессор повивального искусства (1818), декан медицинского факультета Московского университета (1807–1809), историк медицины.

Соссюр Никола Теодор де (фр. Nicolas-Theodore de Saussure; 14.10.1767 – 18.04.1845) – швейцарский биолог, химик и биохимик.

Паррот Егор Иванович (фр. George-Frédéric von Parrot; 15.07.1767 – 08.07.1852) – физик, изобретатель, первый ректор Императорского Дерптского университета.

Шрадер Генрих Адольф (нем. Heinrich Adolf Schrader; 01.01.1767 – 22.10.1836) – немецкий врач, критик, историк, переводчик, публицист, мемуарист.

#### 225 лет со дня рождения

Бэр Карл Максимович Карл Эрнст фон Бэр (нем. Karl Ernst von Baer; 17.02.1792 – 28.11.1876) – один из основоположников эмбриологии и сравнительной анатомии, академик Петербургской академии наук, президент Русского энтомологического общества, один из основателей Русского географического общества.

Вейссе Фёдор Иванович фон (нем. von Weiße Johann Friedrich; 04.03.1792 – 17.08.1869) – один из первых педиатров России, доктор медицины.

Вяземский Пётр Андреевич (23.07.1792 – 22.11.1878) – поэт, литературный, государственный деятель. Сооснователь и первый председатель Русского исторического общества (1866), действительный член Петербургской академии наук (1839).

Гершель Джон Фредерик Уильям (англ. John Frederick William Herschel; 07.03.1792 – 11.05.1871) – английский математик, астроном, химик, изобретатель и экспериментальный фотограф, сын Уильяма Гершеля.

Калайдович Константин Фёдорович (1792 – 01.05.1832, по другим сведениям, 21.05.1832) – археолог и филолог.

Леман Иоганн Георг Христиан (нем. Johann Georg Christian Lehmann, 25.02.1792 – 12.02.1860) – немецкий ботаник, доктор медицины, профессор физики и естественных наук, директор ботанического сада в Гамбурге и библиотекарь.

Мурчисон Родерик Импи (англ. Roderick Impey Murchison; 19.02.1792 – 22.10.1871) – шотландский геолог и путешественник, впервые описавший и исследовавший силурийский, девонский и пермский геологические периоды. Путешествовал в России. МОИП: действ. чл. (1840).

#### 200 лет со дня рождения

Базинер Федор Иванович (03.01.1817 – 02.10.1862) – ботаник-садовод; доктор философии.

Вюрц Шарль Адольф (фр. Charles Adolphe Wurtz; 26.11.1817 – 12.05.1884) – французский химик, член Парижской академии наук (1867) и ее президент с 1881 г., чл.-корр. Петербургской АН (1873).

Гукер Джозеф Долтон (англ. Joseph Dalton Hooker; 30.06.1817 – 10.12.1911) – английский ботаник. Один из основателей исторической биогеографии растений.

Деклуазо Альфред-Луи-Оливье Легран (фр. Alfred Louis Olivier Le Grand des Cloizeaux; 17.10.1817 – 06.05.1897) – французский минералог, член Французской академии наук.

Дэвидсон Томас (англ. Thomas Davidson; 17.05.1817 – 14.10.1885) – английский палеонтолог.

Карстен Густав Карл Вильгельм Герман (нем. Gustav Karl Wilhelm Hermann Karsten; 06.11.1817 – 10.06.1908) – немецкий биолог, ботаник, миколог, естествоиспытатель, геолог.

Кёлликер Альберт фон (нем. Albert von Kölliker; 06.07.1817 – 02.11.1905) – швейцарский анатом, зоолог и гистолог, чл.-корр. Петербургской академии наук.

Негели Карл Вильгельм фон (нем. Carl Wilhelm von Nägeli; 27.03.1817 – 10.05.1891) – швейцарский и немецкий ботаник.

Траутшольд Герман Адольфович (нем. Hermann Gustav Heinrich Ludwig Trautschold; 17.09.1817 – 22.10.1902) – немецкий и российский геолог и палеонтолог. Секретарь МОИП в 1872–1886 гг.

#### 175 лет со дня рождения

Брамсон Константин Людвигович (1842 – 1906) – энтомолог, исследователь систематики чешуекрылых и биологии вредных насекомых.

Каразин Николай Николаевич (09.12.1842 – 01.01.1909) – художник-баталист и писатель, участник Среднеазиатских походов.

Ковалевский Владимир Онуфриевич (14.08.1842 – 15.04.1883) – геолог, палеонтолог, основатель эволюционной палеонтологии, доктор философии. Брат зоолога Александра Ковалевского.

Кропоткин Петр Алексеевич (09.12.1842 – 08.02.1921) – революционер-анархист, географ и геоморфолог, историк, философ и публицист. Исследователь тектонического строения Сибири и Средней Азии и ледникового периода.

Лоренц Фёдор Карлович (27.03.1842–18.10.1909) – орнитолог, основатель московской школы таксидермии.

Линдеман Эдуард Эдуардович (13.01.1842 – 22.12.1897) – астроном. С 1868 г. работал в Пулковской обсерватории, ученый секретарь и хранитель (с 1876 г.) библиотеки обсерватории.

Петунников Алексей Никитич (1842–1919) – ботаник, популяризатор, публицист и общественный деятель.

Сабанев Александр Павлович (05.11.1842 – 14.10.1923) – химик. Декан физико-математического факультета Московского университета (1909–1913); вице-президент МОИП (1902–1913).

Цингер Николай Яковлевич (19.04.1842 – 16.10.1918) – астроном, геодезист и картограф, профессор, чл.-корр. Санкт-Петербургской Академии Наук (1900), один из руководителей Русского географического общества; генерал-лейтенант. Основатель российской геодезической школы, младший брат В.Я. Цингера (1836–1907).

#### 150 лет со дня рождения

Бертран Габриэль Эмиль (17.05.1867 – 20.06.1962) – французский фармаколог, биохимик и бактериолог, автор термина «оксидазы» и концепции микроэлементов, чл.-корр. АН СССР (06.12.1924).

Герасимов Иван Иванович (1867–1920) – ботаник-цитолог, ученик И.Н. Горожанкина.

Гулевич Владимир Сергеевич (18.06.1867 – 06.09.1933) – биохимик, академик АН СССР (с 12.01.1929; чл.-корр. с 15.01.1927).

Глинка Константин Дмитриевич (05.07.1867 – 02.11.1927) – геолог и почвовед, организатор науки, академик АН СССР (1927).

Кижнер Николай Матвеевич (09.12.1867 – 28.11.1935) – химик-органик, почетный член Академии наук СССР (1934).

Мордвилко Александр Константинович (15.02.1867 – 12.06.1938) – зоолог.

Регель Роберт Эдуардович (27.04.1867 – 20.01.1920) – ботаник, заложивший в России основы прикладной ботаники, организатор науки. Сын директора Санкт-Петербургского ботанического сада Эдуарда Регеля.

Самойлов Александр Филиппович (1867–1930) – физиолог, врач-кардиолог.

Соколов Дмитрий Николаевич (1867 – 19.02.1919) – историк, географ, геолог, археолог, ботаник, краевед.

Сюзев Павел Васильевич (30.10.1867 – 12.06.1928) – ботаник-флорист, краевед, географ, изучал флору Московской губернии и Средней России.

Фомин Александр Васильевич (14.05.1867 – 16.10.1935) – ботаник, специализировавшийся на изучении папоротников; исследователь флоры Кавказа. Директор Киевского ботанического сада (1914–1935).

Хорошков Алексей Алексеевич (1867–1924) – ботаник-самоучка, профессор Иваново-Вознесенского политехникума, исследователь флоры Московской губернии.

#### 125 лет со дня рождения

Баранов Павел Александрович (28.07.1892 – 17.05.1962) – ботаник, эмбриолог растений и историк ботаники, чл.-корр. АН СССР.

Козлова-Пушкарева Елизавета Владимировна (19.08.1892 – 19.02.1975) – зоолог-орнитолог.

Кострюкова Ксения Юльевна (1892 – 1957) – ботаник, цитолог.

Кудряшов Виктор Васильевич (4.11.1892 – 15.01.1943) физиолог, биохимик.

Кузнецов Ефрем Александрович (07.02.1892 – 05.09.1976) – геолог, петрограф.

Кренке Николай Петрович (14.08.1892 – 25.11.1939) – ботаник, специалист по экспериментальной морфологии, возрастной изменчивости растений.

Норденшёльд Нильс Густав (швед. Nils Gustaf Nordenskiöld; 12.10.1792 – 02.02.1866) – финский минералог, химик и горный инженер на службе Российской империи, чл.-корр. Петербургской Академии Наук, создатель и президент Финского научного общества.

Плавильщиков Николай Николаевич (29.05.1892 – 07.02.1962) – зоолог, популяризатор науки, энтомолог.

Станков Сергей Сергеевич (13.07.1892 – 14.10.1962) – ботаник (флорист и ботанико-географ), профессор Московского университета, где заведовал кафедрой геоботаники биологического факультета с 1948 по 1959 гг.

Страшун Илья Давыдович (22.03.1892 – 1967) – историк медицины, гигиенист, организатор здравоохранения.

Четвериков Сергей Дмитриевич (29.10.1892 – 21.11.1972) – петрограф, проф. МГУ.

Яшнов Владимир Андреевич (1892 – 1977) – гидробиолог, один из организаторов Плавморнина (Плавучего морского научного института).

#### 100 лет со дня рождения

Матёкин Пётр Владимирович (06.04.1917 – 06.05.2010) – профессор, заведующий несколькими кафедрами биологического факультета МГУ, малаколог, зоолог, эколог, биогеограф.

Немцев Вячеслав Васильевич (1917 – 2002) – зоолог-орнитолог.

Рустамов Анвер Кеюшевич (17.12.1917 – 18.01.2005) – советский и туркменский зоолог.

#### 25 лет со дня смерти

Крашенинников, Григорий Федорович (1909 – 1992) – геолог, петрограф, профессор геологического факультета МГУ.



**50 лет со дня смерти**

Бреславец Лидия Петровна (11.09.1882 – 25.05.1967) – ботаник-цитолог, генетик, профессор Московского государственного университета.

Сукачев Владимир Николаевич (07.06.1880 – 09.02.1967) – лесовод, географ основоположник биогеоценологии. Заведующий кафедрой ботанической географии Московского государственного университета. Президент МОИП 1955–1967.

**75 лет со дня смерти**

Ангер Константин Оскарович (1855–1942) – геолог, энтомолог.

Блохин Алексей Александрович (30.05.1897 – 06.10.1942) – геолог-нефтяник, первооткрыватель башкирской нефти.

Буткевич Владимир Степанович (19.06.1872 – 04.11.1942) – физиолог растений, микробиолог, ботаник.

Воскобойников Михаил Михайлович (1873 – 01.12.1942) – зоолог, основоположник функциональной морфологии.

Герасимов Александр Павлович (10.09.1869 – 10.11.1942) – геолог, географ, горный инженер, председатель Всероссийского минералогического общества (1937–1942).

Каблуков Иван Алексеевич (02.09.1857 – 05.05.1942) – физико-химик, почетный член АН СССР.

Кафтановский Юрий Михайлович (10.08.1912 – 04.02.1942) – орнитолог.

Костюкевич-Тизенгаузен Александр Власьевич (10.11.1880 – 1942) – геолог и почвовед.

Лазарев Петр Петрович (31.03.1878 – 23.04.1942) – физик, биофизик и геофизик, академик АН СССР.

Назаров Михаил Иванович (1882–1942) – ботаник-флорист, специалист по систематике рода *Salix*.

Никольский Александр Михайлович (18.02.1858 – 08.12.1942) – биолог, путешественник, герпетолог.

Мирчинк Георгий Федорович (1889–1942) – геолог, академик Белорусской АН.

Ревуцкая Елизавета Дмитриевна (1866–1942) – минералог, ученица В.И. Вернадского.

Рейхардт Аксель Николаевич (1891 – 23.01.1942) – энтомолог, зоолог.

Рябинин Анатолий Николаевич (11.06.1874 – 12.02.1942) – геолог, палеонтолог.

Серебровский Павел Владимирович (1888–1942) – орнитолог, зоогеограф, палеонтолог.

Траншель, Владимир Андреевич (16.01.1868 – 21.01.1942) – ботаник, миколог.

Чаплыгин Сергей Алексеевич (05.04.1869 – 08.10.1942) – механик и математик, один из основоположников современной аэромеханики и аэродинамики, академик АН СССР (1929).

Эмме Елена Карловна (01.12.1885 – 10.03.1943) – ботаник, генетик.

**100 лет со дня смерти**

Амалицкий Владимир Прохорович (01.07.1860 – 05.12.1917) – геолог, палеонтолог, исследователь пермских позвоночных.

Байер Адольф (нем. Johann Friedrich Wilhelm Adolf von Baeyer; 31.10.1835 – 20.08.1917) – немецкий хи-

мик-органик, лауреат Нобелевской премии по химии 1905 г.

Мориц Гернес (нем. Hoernes; 29.01.1852 – 10.07.1917) – австрийский историк первобытного общества, археолог, этнограф и культуролог.

Дейнега Валерьян Аверкиевич (21.06.1864 – 26.11.1917) – ботаник, морфолог растений, брат зоолога В.А. Дейнеги, руководителя библиотеки МОИП в 1932–1954 гг.

Динник Николай Яковлевич (23.06.1847 – 21.09.1917) – русский географ, исследователь природы Кавказа.

Зернов Дмитрий Николаевич (07.11.1843 – 26.03.1917) – заслуженный профессор анатомии Московского университета, ректор университета (1898–1899).

Ошанин Василий Фёдорович (02.01.1845 – 07.02.1917) – биолог-энтомолог, географ и путешественник, исследователь Средней Азии.

Соколов Владимир Дмитриевич (31.07.1855 – 13.03.1917) – геолог и гидрогеолог.

Фёхтинг, Герман (нем. Hermann Vöchting; 08.02.1847 – 24.11.1917) – профессор ботаники и директор ботанического института и сада в университете в Тюбингене.

**125 лет со дня смерти**

Гадолин Аксель Вильгельмович (24.06.1828 – 27.12.1892) – российский ученый в области артиллерийского вооружения, механической обработки металлов, минералогии и кристаллографии.

Гельвальд Фридрих Антон фон (нем. Friedrich Anton Heller von Hellwald; 29.03.1842 – 1892) – австрийский историк культуры, социал-дарвинист.

Гернет Карл Густавович фон (нем. Karl August von Gernet; 18.04.1819 – 25.01.1892) – биолог, естествоиспытатель и энтомолог-любитель, государственный деятель Российской империи.

Дорн Карл Август (нем. Karl August Dohrn; 27.06.1806 – 10.05.1892) – немецкий естествоиспытатель, энтомолог, переводчик художественной литературы, предприниматель. Отец немецкого зоолога Антона Дорна (1840–1909).

Катрфаж, Жан-Луи-Арман (фр. Jean Louis Armand de Quatrefages de Bréau; 10.02.1810 – 12.01.1892) – французский зоолог и антрополог, член Парижской Академии наук (1852), Королевского общества (1879), иностранный член Баварской академии наук (1864).

Кокшаров Николай Иванович (05.12.1818 – 02.01.1892) – минералог, профессор (с 1851), действительный член Академии наук (1855), директор Горного института в Петербурге (1872–1881), директор Минералогического общества (1865).

Кочубей Петр Аркадьевич (29.06.1825 – 27.12.1892) – почетный член Петербургской Академии наук (1876), один из создателей Музея прикладных знаний в Санкт-Петербурге (1868).

Маевский Петр Феликсович (1851 – 14.04.1892) – ботаник, систематик и флорист, автор флористических определителей, из которых наиболее известно опубликованное в 1892 г. учебное пособие для высших учебных заведений «Флора Средней России».

Мейнерт Теодор Герман (нем. Theodor Hermann Meunert; 15.06.1833 – 31.05.1892) – австрийский и немецкий психиатр, невропатолог.

Оуэн Ричард (англ. Richard Owen; 20.07.1804 – 18.12.1892) – английский зоолог и палеонтолог.

Регель Эдуард Людвигович (нем. Eduard August von Regel; 13.08.1815 – 27.04.1892) – ботаник и ученый садовод, доктор философии, чл.-корр. Петербургской Академии наук.

Рот Юстус Людвиг Адольф (нем. Justus Ludwig Adolf Roth; 15.09.1818 – 01.04.1892) – немецкий геолог и минералог

Стас Жан Серве (фр. Jean Servais Stas; 21.08.1813 – 13.12.1891) – бельгийский химик, первым выполнил измерение атомных масс.

Тюмен Феликс Карл Альберт Эрнст Йоахим (нем. Felix Karl Albert Ernst Joachim von Thümen-Gräfenhof; 1839–1892) – немецкий миколог и фитопатолог.

Тютчев Иван Артамонович (1834 – 1893) – химик.

Черский Иван Дементьевич (15.05.1845 – 07.07.1892) – исследователь Сибири, географ, геоморфолог, геолог, палеонтолог.

Чихачёв Платон Александрович (1812 – 13.05.1892) – географ, путешественник и альпинист. Один из членов-учредителей Русского географического общества.

#### 150 лет со дня смерти

Ауэрбах Иван Богданович (24.09.1815 – 30.11.1867) – геолог и минералог.

Базилевский Степан Иванович (1822–1867) – ученый-медик, военный врач, собравший коллекцию рыб и большой гербарий, который подарил ботаническому музею Петербургской медико-хирургической академии.

Бейч Александр Даллас (19.07.1806 – 17.02.1867) – американский инженер и педагог, чл.-корр. Петербургской академии наук с 1.12.1861.

Добени Чарльз (англ. Charles Giles Bridle Daubeny; 11.02.1795 – 12.12.1867) – английский химик, ботаник и геолог.

Ершов Александр Степанович (2.08.1818 – 05.03.1867) – механик и математик, профессор начертательной геометрии и механики Московского университета. Автор устава Императорского московского технического училища.

Лефевр Александр (фр. Alexandre Lefèvre; 14.11.1798 – 1867) – французский энтомолог.

Вид-Нойвид Максимилиан (нем. Alexander Philipp Maximilian zu Wied-Neuwied; 23.09.1782 – 03.02.1867) – немецкий путешественник, этнограф и натуралист, почетный член Санкт-Петербургской Академии наук.

Персон Иван Иванович (12.08.1797 – 10.10.1867) – врач и деятель здравоохранения.

Рейнгольд Эмилий Иванович (1787–1867) – военный врач, участник Отечественной войны 1812 г.

Романовский Константин Данилович (1826 – 13.12.1866) – минералог и археолог.

Севастьянов Петр Иванович (16.08.1811 – 22.01.1867) – археолог, юрист, собиратель христианских древностей.

Саут Джеймс (англ. James South; 15.10.1785 – 19.10.1867) – британский астроном, член Лондонского королевского общества (1821), иностранный почетный член Петербургской академии наук (1832).

Фарадей Майкл (англ. Michael Faraday; 22.09.1791 – 25.08.1867) – английский физик-экспериментатор и химик. Член многих научных организаций, в том числе иностранный почетный член Петербургской академии наук (1830).

Флуранс Мари-Жан-Пьер (фр. Marie Jean Pierre Flourens; 13.04.1794 – 06.12.1867) – французский физиолог и врач.

Шлиппе Карл Иванович (нем. Johann Karl Friedrich von Schlippe; 22.11.1798 – 24.07.1867) – промышленник и ученый-химик.

#### 175 лет со дня смерти

Белл Чарльз (англ. Charles Bell; 12.11.1774 – 28.04.1842) – шотландский физиолог и анатом, член Лондонского королевского общества.

Бессер Вилибальд Готлибович фон (нем. Wilibald Swibert Joseph Gottlieb von Besser; 07.07.1774 – 11.10.1842) – австрийский и русский ботаник, энтомолог, доктор медицины, профессор ботаники Киевского университета, чл.-корр. Петербургской Академии наук (1835).

Каразин Василий Назарович (10.02.1773 – 16.11.1842) – инженер и общественный деятель, просветитель, основатель Харьковского университета. Инициатор создания Министерства народного просвещения Российской империи.

Каченовский Михаил Трофимович (12.11.1775 – 01.05.1842) – историк, переводчик, литературный критик, редактор-издатель «Вестника Европы» (1805–1830), ректор Московского университета (1837–1842), академик Петербургской Академии наук (1841).

Ламберт Эйлмер Бурк (англ. Aylmer Bourke Lambert; 02.02.1761 – 10.01.1842) – английский ботаник, один из первых членов Лондонского Линнеевского общества.

Лампадиус Вильгельм Август (нем. Wilhelm August Lampadius; 08.08.1772 – 13.04.1842) – немецкий знаток рудного дела, профессор химии и металлургии Фрайбергской горной академии.

Пассек Вадим Васильевич (02.07.1808 – 06.11.1842) – писатель, географ, историк и этнограф.

Франк Йозеф Иванович (нем. Joseph Frank; 23.12.1771 – 06.12.1842) – ученый медик, доктор медицины (1794), профессор Виленского университета (1805–1823).

Энгельгардт Мориц Федорович фон (08.12.1779 – 10.02.1842) – профессор минералогии и геологии в Дерпте (ныне Тарту). Основал при Дерптском университете минералогический кабинет; путешественник-исследователь Урала и Забайкалья, чл.-корр. Петербургской Академии наук (31.01.1816).

#### 200 лет со дня смерти

Вернер Абраам Готлоб (нем. Abraham Gottlob Werner; 25.09.1749 – 30.06.1817) – немецкий геолог, создатель диагностической минералогии, основанной на внешних признаках минералов.

Жакен Николай Иосифович (нем. Nicolaus-Joseph von Jacquin; 1727–1817) – ботаник и врач в Вене.

Китайбель Пауль (венг. Pal Kitaibel; 03.02.1757 – 13.12.1817) – австрийский химик и ботаник. Профессор ботаники и медицины, директор ботанического сада в Пеште.

Клапрот Мартин Генрих (01.12.1743 – 01.01.1817) – немецкий химик, первооткрыватель циркония, урана и титана. Отец путешественника и востоковеда Юлиуса Клапрота (1783–1835) – действительного члена МОИП.

### Заключение

Работа, посвященная юбилярам МОИП, которую мы планируем продолжать с помощью нашей программы и соответствующей базы данных, позволит не только вспомнить наших выдающихся коллег, но и уточнить детали их биографий, ликвидировать белые

пятна, исправить ошибки, неизбежные в рукописных материалах архива МОИП. Приведем пример: в картотеке МОИП указано, что Мартин Генрих Клапрот родился в 1742 г., а на самом деле он родился в следующем – 1743 г. Но все равно мы должны вспомнить этого замечательного химика в этом (2017) году, так как он умер ровно 200 лет назад. Надо отметить, что в интернет-источниках довольно часто встречаются ошибки в датах, а в результате нашей работы некоторые сведения были исправлены.

В дальнейшем мы предполагаем усовершенствовать программу и расширить соответствующую базу данных, включив важные для истории общества события с помощью обработки ежегодных протоколов заседаний МОИП.

В заключение считаем своим приятным долгом выразить благодарность за поддержку и внимание к работе члену-корреспонденту РАН профессору В.Н. Павлову.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

Леонов М.В., Орлов А.С. Междисциплинарный проект оцифровки картотек Московского общества испытателей природы: состояние и перспективы // Жизнь Земли. 2016. Т. 38. № 1. С. 118–125 [Leonov M.V., Orlov A.S. Mezhdistsiplinarnyi projekt otsifrovki kartotek Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody: sostoyanie i perspektivy // Zhizn' Zemli. 2016. T. 38. № 1. S. 118–125].

Липшиц С.Ю. Московское общество испытателей природы за 135 лет его существова-

ния (1805–1940) М., 1940. 131 с. [Lipshits S.Yu. Moskovskoe obshchestvo ispytatelei prirody za 135 let ego sushchestvovaniya (1805–1940) M., 1940. 131 s.].

Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь / Сост. С.Ю. Липшиц, отв. ред. В.Н. Сукачев. М., 1947–1952. Т. 1–4 [Russkie botaniki: Biografo-bibliograficheskii slovar' / Sost. S.Yu. Lipshits, отв. red. V.N. Sukachev. M., 1947–1952. T. 1–4].

Поступила в редакцию / Received 27.03.2017  
Принята к публикации / Accepted 18.01.2018

## ELECTRONIC CALENDAR OF MEMORABLE DATES OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS: YEAR 2017

M.V. Leonov<sup>1</sup>

The subject of the article is the biographical database with supporting software, created in collaboration of faculty of Computational Mathematics and Cybernetics of Moscow State University and the Botanical Garden of Moscow State University. Database contains biographical information about members of the Moscow Society of Naturalists (MOIP). The supporting software is designed as an electronic calendar of memorable dates and anniversaries. Also in the article an anniversary and memorial list for 2017 is given.

**Key words:** history of botanics, history of Moscow Society of Naturalists, biographical database

<sup>1</sup> Leonov Michail Vasilevich, Lomonosov Moscow State University (Leonov\_M\_W@cs.msu.ru).

**Biological series**  
**Volume 123. Part 2**  
**2018**

C O N T E N T S

<i>Monakhova M. A., Akimova N.I., Kokaeva Z.G.</i> Genetic and Epigenetic Mechanisms of Aging .....	3
<i>Polevoi A.V., Nikitsky N.B., Ruokolainen A.V.</i> On the Fauna of Saproxylic and some other Coleoptera, Collected with Trunk Emergence Traps on Dead Fallen Aspens in South Karelia .....	14
<i>Stolyarov A.P.</i> Some Features of the Structure Littoral and Sublittoral of the Macrobenthos Community in the Coastal Lagoon Ecosystems (Kandalaksha Bay, White Sea) .....	27
<i>Urazgildin R.V., Polyakova G.R., Amineva K.Z., Kulagin A.Yu.</i> Pine, Spruce and Larch Stem Wood Increment in Industrial Pollution Conditions .....	45
<i>Kirillova I.A., Kirillov D.V.</i> Seed Productivity of <i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br. (Orchidaceae) in the Komi Republic .....	62
<i>Fateryga V.V.</i> State of Coenopopulations of <i>Glaucium flavum</i> (Papaveraceae) in the South Coast of the Crimea .....	70
<i>Leonov M.V.</i> Electronic Calendar of Memorable Dates of Moscow Society of Naturalists: Year 2017 .....	82