

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙСТВА
И ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИ СОВЕТЕ МИНИСТРОВ РСФСР

**ТРУДЫ
ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
ЗАПОВЕДНИКА**

ВЫПУСК 13

КОМИ КНИЖНОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО 1976

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙСТВА
И ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИ СОВЕТЕ МИНИСТРОВ РСФСР

ТРУДЫ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

ВЫПУСК 13

Коми книжное издательство
Сыктывкар 1976

Научный редактор
проф. Л. И. ИРЖАК

Раздел I
КОМПЛЕКСНЫЕ РАБОТЫ

М. С. Боч, В. И. Василевич

КОМПЛЕКСНЫЕ РАБОТЫ ВЕРХНЕ-ПЕЧОРСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА

На территории Печоро-Илычского государственного заповедника в 1970 г. начались исследования Верхне-Печорской экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Между Ботаническим институтом и заповедником был заключен договор о научном содружестве, предусматривающий проведение комплексных работ с участием специалистов различного профиля. Эти работы должны были охватить все три природных района, на территории которых расположен заповедник (Леонтьев, 1940; Корчагин, 1940): район сосновых лесов и болот Печорской низменности; район темнохвойных лесов западной увалистой полосы Северного Урала, так называемая «парма», с подрайонами заболоченных лесов и сфагновых болот Верхне-Илычской низменности и переходной полосы между первым и вторым районами; район горных темнохвойных лесов, криволесий, лугов, горных тундр и голыцов Северного Урала. Основная часть территории заповедника расположена в подзоне средней тайги, а северные его районы — в подзоне северной тайги (Атлас Коми АССР, 1964).

Территория заповедника довольно хорошо изучена. Еще в начале века в этих местах работали ботаники Р. Поле, В. Гуман, С. Нат и др. В 1918 г. верховья рр. Печоры и Илыча посетил один из основоположников русской геоботаники профессор А. П. Шенников. В конце 20-х годов преимущественно в горных районах заповедника работал известный специалист в области растительности и флоры Урала В. С. Говорухин. Луга и леса долины р. Печоры описал Ф. В. Самбук (1930, 1932 и др.). Детальное геоботаническое описание северной половины заповедника опубликовано профессором А. А. Корчагиным (1940). Флоре заповедника посвящена монография Л. Б. Ланиной (1940). Геоморфологические и геологические закономерности территории заповедника описаны в работах В. А. Варсанофьевой (1935 и др.). Зоологические исследования, начатые еще Ф. Ф. Шиллингером в конце 20-х годов, успешно продолжались и продолжают осуществляться сотрудниками заповедника. Работы по изучению почв были выполнены в последние годы сотрудниками

Коми филиала АН СССР под руководством И. В. Забоевой. До последнего времени в заповеднике совершенно не были изучены фауна беспозвоночных и микроорганизмы. Эти исследования начались почти одновременно с работами Верхне-Печорской экспедиции.

Не претендуя на полноту обзора изученности природы заповедника, что детальным образом сделано в ряде работ (Корчагин, 1940 и др.), мы хотели лишь показать, что ряд компонентов природы был изучен здесь довольно глубоко. Это дает возможность перейти к детальному изучению основных компонентов природных систем в их взаимосвязи и взаимообусловленности в пределах основных природных ландшафтов заповедника.

Комплексным биогеоэкологическим исследованиям в последнее десятилетие придается большое научное значение. В нашей стране и за рубежом возникло большое число стационаров, где изучаются отдельные компоненты природных систем, как живые, так и косные, их функциональные и пространственные связи. Наука о природе вступила в такую фазу развития, когда успешное познание закономерностей природы и управление ею не может не опираться на комплексные исследования. Из наиболее крупных работ, где обосновывается этот подход и приводится методика, можно назвать книги «Программа и методика биогеоэкологических исследований» (1966, 1974) под редакцией академиков В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса, «Топология степных геосистем» (1970) под редакцией академика В. Б. Сочава, «Проблемы биогеоэкологии» (1973) под редакцией профессора Т. А. Работнова, Тезисы докладов Всесоюзного совещания по вопросам биогеоэкологии в Ленинграде (1971). В ряде статей академика Е. М. Лавренко (1968, 1972) и Е. М. Лавренко и Н. В. Дылиса (1968) изложены основные принципы биогеоэкологического подхода к изучению природы. При отделении Общей биологии АН СССР в 1966 г. создан Научный совет по проблемам биогеоэкологии и охраны природы, задачей которого является научное руководство и координация всех биогеоэкологических исследований, проводимых у нас в стране.

Обширная территория заповедника, мало затронутая влиянием человека, территория, где сочетаются различные типы растительности, — леса, луга, болота, тундры — является прекрасным местом для проведения подобного рода работ.

В 1970 г. были проведены рекогносцировочные маршрутные исследования в ряде районов заповедника, а с 1971 г. начались комплексные стационарные работы. В состав постоянных участников экспедиции входят геоботаники В. И. Василевич, М. С. Боч, Т. В. Бибикова (БИН, Ленинград), почвовед Т. П. Константинова (Коми филиал АН СССР, Сыктывкар), энтомологи В. З. Рубинштейн (Печоро-Илычский заповедник) и Н. М. Пахоруков (Пермский университет), микробиолог Л. М. Рубинштейн (Печоро-Илычский заповедник), орнитолог Н. Р. Рубинштейн (Лаборатория лесоведения, Москва). В отдельные годы в экспедиции работали

геоботаники проф. А. А. Корчагин, Д. Н. Сабуров, асп. А. П. Сокол (БИН, Ленинград), И. О. Котова (ЛГУ). Отдельные разделы работ выполнялись акарологом В. Г. Шевченко (Петергофский биологический институт ЛГУ), студентами-ботаниками Тартуского университета М. А. Илометсом и А. И. Ляэнелайдом, студентами-ботаниками географического факультета ЛГУ Н. Антоновой, Н. Устюхиной и Т. Королевой, студентами-энтомологами Горьковского университета Н. Любимской и Е. Кузьминой, студентами-энтомологами Пермского университета А. Аюповой и И. Миковой, студентом Московского педагогического института им. Н. К. Крупской Л. Поспеловым и др. В ряде работ принимали участие школьники П. И. Крылов, Ю. А. Роговенко и А. Л. Поляков.

К сожалению, полный охват всех компонентов биогеоценоза осуществить не удалось. Это связано как с отсутствием ряда специалистов, так и с техническими трудностями: невозможностью обеспечить доставку, бытовые условия и работу большому количеству людей в удаленных, труднодоступных районах заповедника. Наиболее желательными из неосуществленных исследований являются микроклиматические наблюдения (в настоящее время мы имеем возможность использовать лишь данные метеостанций, наиболее близких к району работ), исследования водного режима почв, а также изучение позвоночных животных (кроме птиц).

Для проведения комплексных исследований было решено заложить в основных природных районах заповедника несколько экологических профилей так, чтобы каждый профиль мог характеризовать данный район. Такой профиль должен охватывать все основные типы его растительных сообществ, чтобы было возможно проследить виды и их связи по всей экологической амплитуде в данных условиях и иметь представление о всем разнообразии биогеоценозов, хотя бы в общих чертах. Такого рода исследования можно вести двумя путями. Можно отобрать определенное число типов биогеоценозов, представляющие средние и крайние условия местообитания, и в каждом из них заложить по равному числу пробных площадей. Другой путь — получение репрезентативной выборки, т. е. такого набора площадок, в котором доля каждого варианта соответствует его доле в изучаемом районе. Первый способ отбора гораздо удобнее для организации работы, так как требуется гораздо меньше пробных площадей, чтобы получить все интересующие варианты с достаточно большим числом повторностей. При репрезентативном отборе редкие варианты попадают в выборку, и для получения их в достаточной повторности приходится увеличивать объем выборки. Но отбор определенного числа типов биогеоценозов весьма субъективен, так как не ясно, какие именно типы нужно отбирать для выявления взаимосвязей между компонентами и каким числом повторностей ограничиваться. Это обстоятельство делает довольно неопределенными по смыслу любые показатели связей. Показатели варьирования любого признака зависят от того, какой набор типов взят. Если взять лишь сильно

отличающиеся между собой типы, получаются очень сильные и четкие взаимосвязи. Если добавить к ним промежуточные типы, то взаимосвязи ослабнут. Число повторностей в каждом типе также влияет на тесноту взаимосвязей; чем оно больше, тем значительнее варьирование признаков внутри типов и слабее будут взаимосвязи. Этим путем невозможно получить какие-либо характеристики взаимосвязей, с помощью которых можно было бы провести экстраполяцию на весь природный район. Таким образом, остается лишь репрезентативный отбор образцов, который и использовали в своей работе. Однако иногда приходилось отступать от принципа строгой репрезентативности.

Разумеется, объем выборки (число пробных площадей) имеет значение и при репрезентативном отборе образцов. Он определяет степень точности, с которой можно количественно оценить связи. Известно, что эффективность выборки растет пропорционально квадратному корню из числа ее членов. Учитывая большую трудоемкость полевых работ и камеральной обработки материалов, не рационально стремиться к получению как можно большей выборки. Взвесив свои возможности, мы решили ограничиться изучением на каждом из профилей 100 пробных площадей. Примерно с такими же по объему выборками работают американские и английские экологи, изучающие взаимосвязи различных компонентов природных систем. В нашей стране подобного рода работа была проведена на Хоронорском степном стационаре в Забайкалье Институтом географии Сибири и Дальнего Востока под руководством академика В. Б. Сочавы на 43 пробных площадях («Топология...», 1970). Правда, в этом случае отбор пробных площадей не был репрезентативным.

Свободу для выбора мест для закладки профилей ограничивали трудности передвижения в пределах заповедника. В связи с этим все профили начинаются от рек (Печоры и Илыча) и идут вдоль просек.

Пробные площади закладывались по ходу профиля через случайный интервал, определяемый по таблицам случайных чисел. Общую длину профиля мы определяли заранее, исходя из возможности размещения на нем достаточного числа пробных площадей, охвата всех характерных типов сообществ и работы без разбивки больших дополнительных лагерей. Так, например, на Якшинском профиле, длина которого была определена в 8 км, при 100 пробных площадях среднее расстояние между ними должно составлять 80 м. В связи с этим из таблицы случайных чисел отбирались числа от 0 до 16, что при выбранной единице длины в 10 м давало расстояние между площадками от 0 до 160.

При случайном расположении пробных площадей некоторые из них попадают на границы между двумя фитоценозами. Нет смысла описывать такие площадки и давать им единую усредненную характеристику. В таких случаях мы считали, что площадка должна располагаться в том фитоценозе, в котором находится кол, отме-

чающий место площадки на профиле. Для этого площадку соответствующим образом передвигали.

На Верхне-Илычском профиле, расположенном в районе горы Кычел-из, мы отступили от принципа расположения пробных площадей по одной линии, так как на единственной в том районе просеке встречаются почти исключительно одни еловые леса. Поэтому в дополнение к профилю длиной в 7 км был заложен профиль в пойме р. Илыча, включающий 10 луговых площадок, 3 профиля в горных тундрах с 20 площадками, и 10 площадок было заложено на болотах. Однако, не имея единой репрезентативной выборки, это позволило полнее охватить все разнообразие растительных сообществ и всю гамму местообитаний (экотопов).

Размеры каждой пробной площади 20×20 м. Для нелесных типов растительных сообществ этого вполне достаточно. Спорным может быть лишь вопрос о достаточности таких площадок для характеристики древостоя, но наши исследования показали, что такой участок вполне пригоден для оценки количественных соотношений между древесными породами (Василевич, 1973).

Работа на каждой пробной площади начиналась с количественного описания мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов при помощи 20 площадок по $1 \times 0,5$ м, располагаемых через случайный интервал от 0 до 9 шагов по схеме ходов в виде «конверта», предложенной А. А. Любищевым (см. Василевич, 1969). На этих мелких площадках определялось проективное покрытие каждого вида. Использовалась следующая шкала: 0; 0,5; 1; 2; 3; 5; 8; 10; 15; 20; 25; 30; 40%. Производился пересчет всех деревьев на пробной площади по породам с определением их диаметра и общей сомкнутости древесного яруса. Параллельно этому подсчитывался подрост.

Для учета насекомых, обитающих в травяно-кустарничковом ярусе, проводилось кошение энтомологическим сачком на одной половине пробной площади (20×10 м). Производилось 50 ударов сачком диаметром 31 см, ширина прокоса 2 м. Таким образом, на каждой пробной площади выкашивался 31 м. Кошение проводилось одним человеком, что в значительной степени сглаживает ошибку, обусловленную неравномерностью ширины прокоса и неодинаковой силой удара сачка.

На другой половине пробной площади на участке размером 10×10 м, проводился подробный учет муравейников. Из каждого муравейника бралась проба для определения его видовой принадлежности.

На каждой пробной площади выкапывался почвенный разрез, производилось его подробное морфологическое описание, брались образцы для химического анализа из всех почвенных горизонтов.

На ряде пробных площадей Якшинского и Верхне-Илычского профилей были проведены исследования микробного населения почвы путем закладки стекол обрастания в верхние горизонты почвы.

На Якшинском профиле был проведен количественный учет мезофауны подстилки в ряде лесных и болотных площадок.

Метод пробных площадей оказался непригоден для количественного учета птиц и крупных муравейников с надземными холмиками. Для этих целей было проведено геоботаническое картирование профиля полосой 60 м для учета муравейников и 200 м — для учета птиц. На геоботанический план наносилось положение каждого муравейника и делались отметки о наличии видов птиц, определяемых по их пению. Геоботаническое картирование для учета птиц было гораздо менее детальным, чем для учета муравейников.

Остановимся на краткой характеристике профилей. **Якшинский профиль**, длиной 8370 м, расположен в 12 км вверх по Печоре от поселка Якша, где находится административный центр заповедника. Профиль характеризует район сосновых лесов и болот Печорской низменности. Он начинается от берега реки и идет на север, пересекая песчаные террасы р. Печоры и выходя на флювиогляциальную равнину водораздела. Преобладающим типом растительности являются здесь леса, среди которых господствуют сосновые, занимающие 58% площади в пределах профиля. Наибольшим распространением пользуются сосняки лишайниково-зеленомошные. Сосновые леса приурочены к вершинам террас и повышенным участкам равнины. Их флора очень бедна и однообразна и насчитывает около 30 видов цветковых растений, мхов и лишайников. Наиболее обильные виды: брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*V. myrtillus*), багульник (*Ledum palustre*) в заболоченных сосняках, лишайники (pp. *Cladonia rangiferina*, *C. silvatica*, *C. alpestris*, *C. uncialis*, *C. coccifera*) и зеленые мхи (*Dicranum polysetum*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*) в заболоченных сосняках (*Sphagnum nemoreum* и *S. girgensohnii*).

Почти все сосняки вторичны, так как в разные годы подвергались действию лесных пожаров.

Еловые леса встречаются наибольшими участками в различного рода депрессиях, у подножия террас, по берегам речек. Флористический состав их более богат и разнообразен, особенно в разнотравных ельниках. Их флора насчитывает до 70 видов. Наиболее обильные из них: кислица (*Oxalis acetosella*), черника, хвощ лесной (*Equisetum silvaticum*), линнея (*Linnea borealis*), папоротник-голокучник (*Gymnocarpium dryopteris*), зеленые мхи (*Hylacomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*).

Болота занимают старицы р. Печоры и обширные сточные котловины на равнине. Профиль пересекает два довольно крупных для района болотных массива: Большое болото (1,5 км от берега Печоры), расположенное в старице у подножия IV террасы, и Гусиное болото (4,5 км от реки), занимающее сточную котловину сложной конфигурации. Кроме того, по профилю встречается ряд мелких болот.

Согласно болотному районированию Н. Я. Каца (1971), профиль расположен в зоне выпуклых верховых болот, но в окрест-

Растительные сообщества Якшинского профиля и занимаемая ими площадь

Растительность			Площадь, %
Теса	Сосновые	Лишайниково-зеленомошные	24
		Зеленомошные	15
		Лишайниковые	8
		Заболоченные	11
	Еловые	Зеленомошные	7
		Заболоченные	6
		Долинные богаторазнотравные	2
Болота	Верховые	Сосново-морошково-кустарничково-сфагновые	7
		Кустарничково-морошково-сфагновые	3
	Переходные	Осоково-шейхцериево-сфагновые, безлесные	17

ностях Якши большинство болот является переходными и не достигло олиготрофной стадии развития. Это же относится и к болотам на профиле. Их основные площади заняты безлесными сильно увлажненными мезотрофными сообществами, где господствуют шейхцерия (*Scheuchzeria palustris*), осоки топяная (*Carex limosa*) и носатая (*C. rostrata*), вахта (*Menyanthes trifoliata*), пушица (*Eriophorum vaginatum*) и сфагновые мхи (*Sphagnum majus*, *S. fallax*). На Гусином болоте на таких участках обилен пухонос (*Trichophorum caespitosum*) и попадаетея крайне редкий для Коми АССР вид — очеретник белый (*Rhynchospora alba*).

Так как поверхность этих болот слегка вогнута, их окраинные участки являются более сухими и бедными по сравнению с центром в отношении питания. Поэтому олиготрофные, как с сосной, так и без сосны, сообщества встречаются именно здесь. Для них характерны болотные кустарнички: кассандра (*Chamaedaphne calyculata*), багульник, водяника, (*Empetrum nigrum*), андромеда (*Andromeda polifolia*), клюква четырехлепестная и мелкоплодная (*Oxycoccus quadripetalus*, *O. microcarpus*), морошка (*Rubus chamaemorus*) и сфагновые мхи *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. nemoreum*. Торфяная залежь болот на профиле преимущественно переходная топяная и относится к шейхцериевому виду строения, ее мощность на болоте Большом — 2 м, на Гусином — 5,5 м. Последнее является одним из наиболее глубоких болот района. Для Коми АССР в целом характерны неглубокие болота (2—3 м).

Шайтановский профиль длиной 11 км расположен в окрестностях кордона Шайтановка, в 200 км вверх по Печоре от поселка Якша. Профиль имеет форму буквы «П», начиная от Печоры и простираясь на север на 4,5 км до пересечения с отрогами гряды Большая Парма, затем 2 км он идет на запад по склону гряды и возвращается на юг к Печоре параллельно первому отрезку. Профиль характеризует второй природный район заповедника — увалистую полосу западных предгорий Урала, находясь в переходной полосе между этим и предыдущим районами. Рельеф здесь достаточно сильно расчленен, перепад высот в пределах профиля достигает 110 м, отдельные участки его находятся на высоте 400 м над уровнем моря. Профиль пересекает также террасы Печоры и межувалистую равнину.

Большая Парма сложена известняками, что отражается на характере растительности лесов и болот, питающихся богатыми водами, стекающими с ее склонов.

В отличие от Якшинского профиля абсолютно господствующими на Шайтановском профиле являются ельники (см. табл. 2). Наиболее богатые участки на склонах Пармы заняты высокотравными ельниками, насчитывающими до 80 видов цветковых и мхов. Наиболее часты в них папоротники: *Dryopteris austriaca*, *Athyrium filix-femina*, *Gymnocarpium dryopteris*, борец (*Aconitum excelsum*), герань (*Geranium silvaticum*), бодяк (*Cirsium heterophyllum*) и др.

Таблица 2

Растительные сообщества Шайтановского профиля и занимаемые ими площади

Растительность			Площадь, %
Леса	Сосновые	Лишайниково-зеленомошные	14
	Еловые	Крупнопапоротниковые	10
		Высокотравные	10
		Влажноразнотравные	10
		Зеленомошные	10
		Дернистоосоковые	3
		Долгомошно-сфагновые	30
Болота	Низинные	Еловые травяно-гипновые и сфагновые, травяные гипновые безлесные	6
	Переходные	Березово-кустарничково-осоково-сфагновые	5
	Верховые	Сосново-кустарничково-морозково-сфагновые	1
Луга		Злаково-разнотравные пойменные	1

Ельники зеленомошные характерны для участков равнины и не имеют подтока богатых вод с Пармы. Их видовой состав беден и характерен для зеленомошных ельников (черника, кислица, майник, зеленые лесные мхи).

Долгомошно-сфагновые ельники, представляющие собой растительность олиготрофного ряда заболачивания, одни из наиболее распространенных на профиле. Они занимают плоские пониженные участки равнины, характеризуются бедным видовым составом: хвощ лесной, осока круглая (*Carex globularis*), морошка, голубика (*Vaccinium uliginosum*), зеленые (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*) и сфагновые (*Sphagnum fallax*, *S. girgensohnii*) мхи. Весьма своеобразной группировкой, относящейся к группе долгомошно-сфагновых ельников, являются разреженные елово-березовые леса (сомкнутость 0,2—0,3) с болотными кустарничками и сфагновыми мхами (*Sphagnum robustum*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*). Внешне они напоминают редколесья предтундровой зоны, к тому же березы здесь невысоки (8—10 м), многоствольны и отличаются кривыми стволами. Происхождение их пока не ясно, может быть, это обусловлено влиянием холодного воздуха, стекающего с вершин увалов на дно долины, где березы расположены.

Следует упомянуть также березово-еловые разреженные парковые леса с луговыми полянами, встреченные в верхней части склона Пармы, в местах, где известковая плита наиболее близко подходит к поверхности. Здесь особенно обильны луговые виды: клевер (*Trifolium pratense*), ястребинка (*Hieracium umbellatum*), подмаренник (*Galium mollugo*) и др.

Сосняки отмечены лишь на первых террасах Печоры и разнообразие их невелико. Все сосняки находятся в стадии интенсивной смены их ельниками.

Пойменные луга встречаются неширокой полосой по берегам р. Шайтановки, которую пересекает профиль. Раз в несколько лет они выкашиваются. На этих лугах обильно разнотравье, состоящее из зонтичных (*Anthriscus silvestris*, *Heracleum sibiricum*), таволги (*Filipendula ulmaria*), зверобоя (*Hypericum quadrangulum*), купальницы (*Trollius europaea*) и других, злаков (*Alopecurus pratensis*, *Calamagrostis langsdorfii* и др.) мало.

Болот в районе Шайтановского профиля немного по сравнению с Якшинским, однако, они являются неотъемлемой частью ландшафта Пармы. Болота занимают здесь депрессии у подножия склонов Пармы, террасы этих склонов, а также пониженные долины между холмами, долины лесных ручьев, старицы р. Печоры. Профиль несколько раз пересекает самые различные болота. Преобладают евтрофные елово-ивово-таволгово-разнотравно-гипновые болота и такие же, но со сплошным покровом сфагновых мхов (*Sphagnum riparium*, *S. warnstorffii*). Безлесные евтрофные болота характеризуются сообществами шейхцерии, осоки топяной, вахты, хвоща, гипновых мхов (*Drepanocladus*, *Tomenthypnum*, *Calliergon*).

Широким распространением пользуются и мезотрофные болота, в основном с редкой елью, сосной и березой. Это сфагновые (*Sphagnum fallax*, *S. girgenium*, *S. warnstorffii*) болота с осокой носатой, вахтой, хвощом, сабельником. Местами на них наблюдается редкий для этих мест грядово-мочажинный аапа-комплекс. Некоторые участки этих болот питаются водами ключей, о чем свидетельствует их своеобразный флористический состав.

Олиготрофные болота в основном сосново-кустарничково-мошоково-сфагновые (*Sphagnum magellanicum*, *S. fuscum*). Они занимают незначительные площади среди сосновых боров на террасах Печоры. Торфяная залежь болот в районе профиля преимущественно 1,5—2 м глубины, но иногда достигает 5 м. Олиготрофные болота почти не имеют торфа, остальные чаще подстилаются низинными топяными (шейхцериевыми, осоковыми) или лесными залежами с высокой степенью разложения торфа (25—30%).

Флора болот здесь разнообразна и насчитывает около 80 видов цветковых, мхов и печеночников. Интересно местонахождение редкого сфагнового мха — *Sphagnum subnitens* и редкого для таежных болот *Juncus biglumis*.

Верхне-Илычский профиль протяженностью 7 км расположен в верховьях р. Илыч, в районе горы Кычел-из, в 6 км ниже устья р. Кожим. Он идет на запад от берега р. Илыч и заканчивается на вершине горы Кычел-из в горных тундрах. Профиль характеризует третий природный район заповедника — горные леса и тундры Северного Урала, а также подрайон заболоченных лесов и болот Верхнеилычской низменности.

Помимо основного профиля, здесь было заложено несколько дополнительных профилей (об этом было сказано в разделе о методике).

В районе Верхнеилычской низины и нижней части горного пояса абсолютное господство принадлежит **ельникам** (см. табл. 3). Из них наиболее распространены ельники-черничники зеленомошные и сфагново-зеленомошные. Их видовой состав насчитывает 20—30 видов. Наиболее обильные виды: черника, брусника, майник, папоротник-голокучник, зеленые (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*) и сфагновые (*Sphagnum girgensohnii*) мхи. Группа заболоченных ельников, отмеченных в основном на территории Верхнеилычской низины, характеризуется высокотравными сфагново-типиновыми и такими же разнотравными сообществами. Здесь господствуют как лесные растения: герань лесная, хвощ лесной, так и полуболотные и болотные: таволга, мошкочка, сабельник, типновые (*Mnium* и др.) и сфагновые (*Sphagnum warnstorffii*) мхи. Эти сообщества очень богаты флористически. Типичны для профиля и леса с густым подлеском пихты.

Между границей леса и голыми, лишенными растительности осыпями (до высоты около 500 м над уровнем моря) располагается пояс березово-лиственничных **редколесий**. Ширина его от 100 до

Таблица 3

Растительные сообщества Верхне-Илычского профиля и занимаемые ими площади

Растительность		Площадь, %
Еловые леса	Чернично-зеленомошные	50
	Чернично-сфагново-зеленомошные	15
	Хвоцево-мелкопапоротниково-зеленомошные	5
	Высокотравные сфагново-гипновые	5
	Разнотравные сфагново-гипновые	5
	Прочие типы	6
Елово-пихтовые леса		5
Березово-лиственничные редколесья		6
Болота	Олиготрофные кустарничково-осоково-сфагновые	2
	Евмезотрофные ерничково-разнотравно-сфагновые	5 пл. ¹
	Евтрофные травяно-гипновые	3 пл.
	Мезотрофные ерничково-морошково-сфагновые	2 пл.
Луга	Разнотравные	3 пл.
	Таволгово-стройноосоковые	2 пл.
	Таволгово-вейниковые	1 пл.
	Таволговые	1 пл.
	Стройноосоково-разнотравные	3 пл.
Тундры	Ерничково-кустарничковые зеленомошно-лишайниковые	9 пл.
	Кустарничково-лишайниковые	4 пл.
	Кустарничково-разнотравные	3 пл.
	Ерничково-зеленомошные	2 пл.
	Заросли кустарниковой березы и ив	2 пл.

Примечание¹. Здесь и ниже число площадок указано для растительных группировок, расположенных вне профиля.

200 м. Здесь господствуют черника, луговик извилистый (*Deschampsia flexuosa*), зеленые мхи, лишайники.

Тундры покрывают ровные участки плато горы Кычел-из и широкие мелкие лощины, тогда как гребень горы и крутые склоны заняты каменистыми осыпями. В зависимости от положения на плато преобладают то ерничково-кустарничково-лишайниковые тундры, то такие же, но с заметной примесью зеленых мхов. Имеются также кустарничково-разнотравно-лишайниково-зеленомошные тундры с заметным участием золотой розги (*Solidago virgaurea*) и горца (*Polygonum bistorta*). Наиболее типичными для тундр видами являются голубика, брусника, водяника (*Empetrum nig-*

gum), карликовая березка (*Betula nana*), овсяница (*Festuca supina*), лишайники (pp. *Cladonia*, *Cetraria*), зеленые мхи (pp. *Polytrichum*, *Ditrichum* и др.). Видовая насыщенность тундр — 30—35 видов на пробную площадь, в основном это зеленые мхи и лишайники.

Болота почти все евтрофные и безлесные. В пределах Верхне-Ильичской низины преобладают обширные грядово-мочажинные аана-болота с мезотрофными срниково-кустарничково-осоково-сфагновыми (*S. warnstorffii*) грядами и вахтово-осоково-типновыми мочажинами. Кроме того, вдоль берега реки расположено большое количество небольших по площади разнотравно-сфагново-типновых ключевых болот с большим обилием герани, горца, осок (*Carex diandra*, *C. rostrata* и др.) и сплошным покровом из *Sphagnum warnstorffii*, *Tomenthypnum nitens*, *Mnium*, *Meesia triquerta*, *Paludella squarrosa* и др. Резко отличаются от них болота горного района, сфагновые мезотрофные с *Carex rostrata* и *Carex aquatilis* и олиготрофные с кустарничками, морошкой, пушицей и *Sphagnum fuscum* на кочках. Кое-где под высокими кочками со *S. fuscum* сохраняется не тающая летом мерзлота на глубине 20 см. Средняя глубина болот — 3 м, торфа низинные, топяные и лесные, сильно разложженные.

Вдоль по Ильчу тянется полоса шириной 20—50 м пойменных заливных лугов, которые не выкашивались в течение многих лет. Преобладают среди них таволговые и стройноосоковые.

Помимо биогеоценологических исследований на профилях экспедиция проводила ряд других работ, носящих многолетний характер. В основном эти работы были сосредоточены вокруг Якшинского профиля и, в частности, на Гусином болоте. Под руководством авторов в течение двух лет Н. Н. Антоновой изучалась продуктивность ягод в различных лесных и болотных сообществах. М. А. Илометс занимался изучением прироста и продуктивности сфагновых мхов в различных сообществах Гусиного болота и в заболоченном лесу на профиле. А. И. Ляэнелайд проводил наблюдения над приростом сосен в сосновых лесах, на окраине болота и в его центральной части. А. П. Сокол осуществлял сбор материалов для кандидатской диссертации по изучению взаимосвязи болотной растительности с условиями увлажнения и питания как в пределах Якшинского участка заповедника, так и в районе Шайтановки. Некоторые результаты этих работ представлены в виде статей в настоящем сборнике.

Авторы совместно с почвоведом Т. П. Константиновой исследовали переходную полосу от болота к лесу, описав почвы и растительность по трансекту серией мелких площадок. Полученные данные позволяют судить о процессах динамики почвенно-растительного покрова в ходе заболачивания. На двух других трансектах длиной по 50 м детально описана растительность, и такие описания будут повторяться регулярно для наблюдения над процессами наступления болота на лес.

В пределах Гусиного болота была заложена целая серия опытов

по разложению болотных растений (М. С. Боч). Всего было заложено 12 видов: осока топяная, пушица влагалищная, вахта, хамедафне, береза карликовая, шейхцерия, морошка и сфагновые мхи: *Sphagnum nemoreum*, *S. majus*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*. Растения закладывались в пятикратной повторности по 10 г сырого веса в нейлоновые мешочки с отверстиями. Закладка проводилась в конце лета на 7 различных участках болота в пределах пробных площадей профиля в 4-х различных горизонтах: поверхность, 20 см, 50 см, 75 см. Результаты опытов снимаются каждый год в одно и то же время. Полученные итоги будут опубликованы в специальной статье.

К настоящему времени проведен сбор материалов по всем трем профилям, но их обработка еще не завершена. Получены лишь некоторые окончательные результаты по Якшинскому профилю. В частности, проведена обработка материалов, направленная на установление связи муравьев, пауков и птиц с растительным покровом.

В том случае, когда учет проводился по всему профилю (для птиц и муравьев рода *Formica*), все контуры растительности были разбиты на определенное число групп (типов местообитания). Подсчитав число встреч вида в каждом типе местообитания, находили ожидаемое число встреч при условии совершенно равномерного распределения вида по всему профилю. Сравнив наблюдаемое и ожидаемое распределение вида методом хи-квадрат, убедились в неравномерности распределения вида по профилю вследствие того, что одни местообитания для него более благоприятны, чем другие. После этого находили тип местообитания с максимальной плотностью вида, т. е. его биогеоценотический оптимум. Это удалось сделать лишь для наиболее обильных видов, так как численность остальных слишком мала для статистической обработки. В ряде случаев оптимум охватывает не один, а несколько типов местообитаний.

Аналогичным методом обрабатывался и материал, собранный на пробных площадях (мелкие муравейники, пауки). Был проведен однофакторный дисперсионный анализ распределения числа муравейников и особей пауков по типам местообитаний. В результате получили количественные оценки тесноты связи изучаемых видов с набором растительных группировок, встречающихся на профиле. Для характеристики широты экологической амплитуды вида квадрат корреляционного отношения, как и другие корреляционные показатели, использовать нельзя. Когда вид отсутствует в ряде типов местообитаний, варьирование его среднего обилия оказывается довольно слабым, что и снижает тесноту связи. Для этих целей может подойти величина H-функции, или энтропии. Она уже использовалась для характеристики экологической специализации видов (Dyrce i Wawrzyniek, 1970). $H = -\sum p_i \log p_i$.

Различия во встречаемости разных типов местообитаний не должны влиять на оценку широты экологической амплитуды. Поэтому

$$P_i = \frac{x_i}{\sum x_i},$$

где p_i — средняя численность вида в i -том типе местообитания.

Сравнение видов муравьев и пауков по этому индексу показало, что виды муравьев гораздо более стенофильны, чем пауки. Более широкая экологическая амплитуда у пауков, видимо, объясняется их большей подвижностью и меньшей зависимостью от почвенно-грунтовых условий.

В дальнейшем предполагается провести подобного рода работу со всеми остальными видами или их группами, количественный учет которых проведен, в том числе и с видами растений. Это даст возможность установить тесноту связи видов с обширным комплексом условий, различия в которых связаны с делением растительных сообществ на данные группы. Кроме того, будут определены широта экологической амплитуды и оптимальные для вида условия. Вызывает интерес вопрос, насколько точно обилие вида реагирует на разницу в условиях местообитания. Выше ли эта чувствительность в окрестностях оптимума, где вид обилен, или же, наоборот, вблизи краев экологической амплитуды? Каковы минимальные различия в условиях среды, на которые вид реагирует? Ответить на эти вопросы можно путем сравнения участков, в разной степени отличающихся по условиям среды.

Собранные участниками экспедиции материалы дают возможность провести количественную классификацию растительных сообществ и почв. Одна из основных поставленных задач — выявление полноты соответствия этих классификаций. Насколько разнообразная растительность может встречаться на одном роде, виде, разновидностях почв, и, наоборот, насколько широк спектр изменения почв под одной ассоциацией, группой ассоциаций и т. п.?

В результате подобные сопоставления позволяют выяснить, насколько целостной системой является биогеоценоз, связаны ли отдельные компоненты его достаточно тесно друг с другом, или же они распределяются по градиенту условий среды сравнительно независимо. Материалы этих исследований предполагается опубликовать в виде монографии.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас Коми АССР. М., 1964.
 Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.
 Василевич В. И. Ценоквант как наименьшая пространственная единица растительного покрова. Ботанический журнал, 1973, № 9, с. 58.
 Кац Н. Я. Болота Земного шара. М., 1971.
 Корчагин А. А. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника. — Тр.-Печорско-Ыльч. запов., вып. 2, М., 1940.
 Лавренко Е. М. Краткая общая программа изучения биогеоценозов. Ботанический журнал, 1968, № 12, стр. 53.
 Лавренко Е. М. Основные проблемы биогеоценологии и задачи биоценологических исследований в СССР. Журнал общей биологии. 1972, № 4, с. 32.

- Лавренко Е. М., Дылис Н. В. Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР. Ботанический журнал, 1968, № 2, с. 53.
- Ланина Л. Б. Флора Печорско-Ыльчского заповедника.— Тр. Печорско-Ыльч. запов., вып. 3, М., 1940.
- Проблемы биогеоценологии. Под ред. Т. А. Работнова. М., 1973.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса, М., 1966.
- Самбук Ф. В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры.— Тр. Бот. музея АН СССР, Л., 1930, с. 22.
- Самбук Ф. В. Печорские леса.— Тр. Бот. музея АН СССР, Л., 1932, с. 24.
- Топология степных геосистем. Под ред. В. Б. Сочавы. Л., 1970.
- Шенников А. П. Краткий ботанический очерк района в верховьях р. Печоры. «Север», Вологда, 1923, с. 3—4.
- Dugosz A., Wawrzyniak J. Propozycja dotyczaca liczbowej oceny stopnia specjalizacji ekologicznej. Wiadomosci ecologiczne. 16. № 2, 1972.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ДИКОРАСТУЩИХ ЯГОДНИКОВ ЯКШИНСКОГО УЧАСТКА

Настоящая работа является результатом обработки полевых материалов по продуктивности дикорастущих ягодников Якшинского района Печоро-Илычского заповедника, собранных за два летних месяца (июль — август) 1971—1972 гг.

Автор благодарен всем членам Верхне-Печорской экспедиции (1971—1972 гг.) и сотрудникам заповедника, оказавших ему большую помощь в сборе материалов для настоящей работы.

Сердечную благодарность автор приносит за помощь в подготовке данной работы старшим научным сотрудникам отдела геоботаники БИНа АН СССР кандидату биологических наук М. С. Боч и доктору биологических наук В. И. Василевичу.

На Якшинском профиле, расположенном в 12 км вверх по р. Печоре от поселка Якша, продуктивность ягод изучалась у шести видов растений: морошка (*Rubus chamaemorus*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), черника (*V. myrtillus*), брусника (*V. vitis-idaea*), клюква (*Oxycoccus microcarpus* и *Oxycoccus quadripetalus*). Изучение проводилось на серии пробных площадей в следующих болотных и лесных фитоценозах:

1) грядово-мочажинный комплекс на окраине олиготрофного болота с сосново-пушицево-морошково-кустарничково-сфагновыми (*Sphagnum fuscum*) грядами (участок I) и клюквенно-осоково-сфагновыми мочажинами (участок II);

2) олиготрофный сосново-пушицево-морошково-кустарничково-сфагновый (участок VII);

3) заболоченный сосняк багульниково-голубично-осоково-зеленомошный (участок III);

4) сосняк с лишайницей чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковый (участок IV);

5) сосняк с березой чернично-багульниково-зеленомошный (участок V);

6) сосняк бруснично-лишайниковый (участок VI и XI);

7) сосняк чернично-разнотравно-зеленомошный (участок VIII);

8) ельник долгомошно-зеленомошно-черничный (участок X).

На перечисленных выше участках за исключением X и XI, где определялся только урожай ягод, были заложены постоянные фенологические площадки размером 2×5 м.

Фенологические наблюдения проводились в течение двух вегетационных сезонов (в 1971 и 1972 гг.) через каждые пять дней, причем в 1972 г. наблюдения были начаты на неделю раньше (2/VII) и закончены на неделю позже (28/VIII), но начало и конец сезона вегетации в оба эти года не были охвачены наблюдениями.

Из фаз генеративного цикла были отмечены бутонизация (1972),

цветение и плодоношение. В последней фазе выделялись подфазы изменения окраски плодов и их созревания. В 1972 г. была отмечена подфаза обсеменения для морошки. Из вегетативного развития учитывались летняя вегетация и осеннее расцвечивание листьев. В каждый срок наблюдений регистрировалось также процентное соотношение фенофаз у всех исследуемых на данном участке ягодных растений.

Данные фенологических наблюдений за 1971—1972 гг. представлены в виде феноспектров (рис.).

Кроме того, на феноплощадках было сосчитано количество генеративных и вегетативных побегов, число цветков и плодов. В оба года наблюдений подсчеты проводились на двух параллельных рядах размером $5 \times 0,5$ м, с помощью мелких площадок по $0,25 \text{ м}^2$. Данные в таблице приводятся для площади в 5 м^2 .

Вегетационные сезоны 1971—1972 гг. несколько отличаются погодными условиями. Лето 1972 г. было теплее, чем лето 1971 г.; все среднедекадные температуры воздуха за летние месяцы 1972 г. (за исключением II и III декад июня и III декады июля) были выше, чем соответствующие температуры в 1971 г. (табл. 1).

Таблица 1

Среднедекадные температуры воздуха в июне—августе 1971—1972 гг.

Метеопункт	Год	Июнь			Июль			Август		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III
Якша	1971	7,5	11,1	13,0	13,9	16,5	17,6	10,5	13,6	10,0
	1972	9,7	11,0	13,0	21,0	18,5	12,3	14,3	15,1	15,6

Лето 1972 г. было и более сухим: суммы осадков за три летних месяца составляли 134,9 мм, тогда как в 1971 г.—182,2 мм. Более половины летних осадков выпало в июне, т. е. во время массового цветения ягодных растений, причем в 1971 г.—почти вдвое больше, чем в 1972 г. (табл. 2).

Таблица 2

Сумма осадков в июне — августе 1971—1972 гг., мм

Метеопункт	Год	Июнь	Июль	Август
Якша	1971	107,6	48,9	25,7
	1972	68,0	38,1	28,8

Можно отметить, что самые высокие летние среднедекадные температуры воздуха в оба года наблюдались во время конца цветения и завязывания плодов у ягодных растений. В 1971 г. это

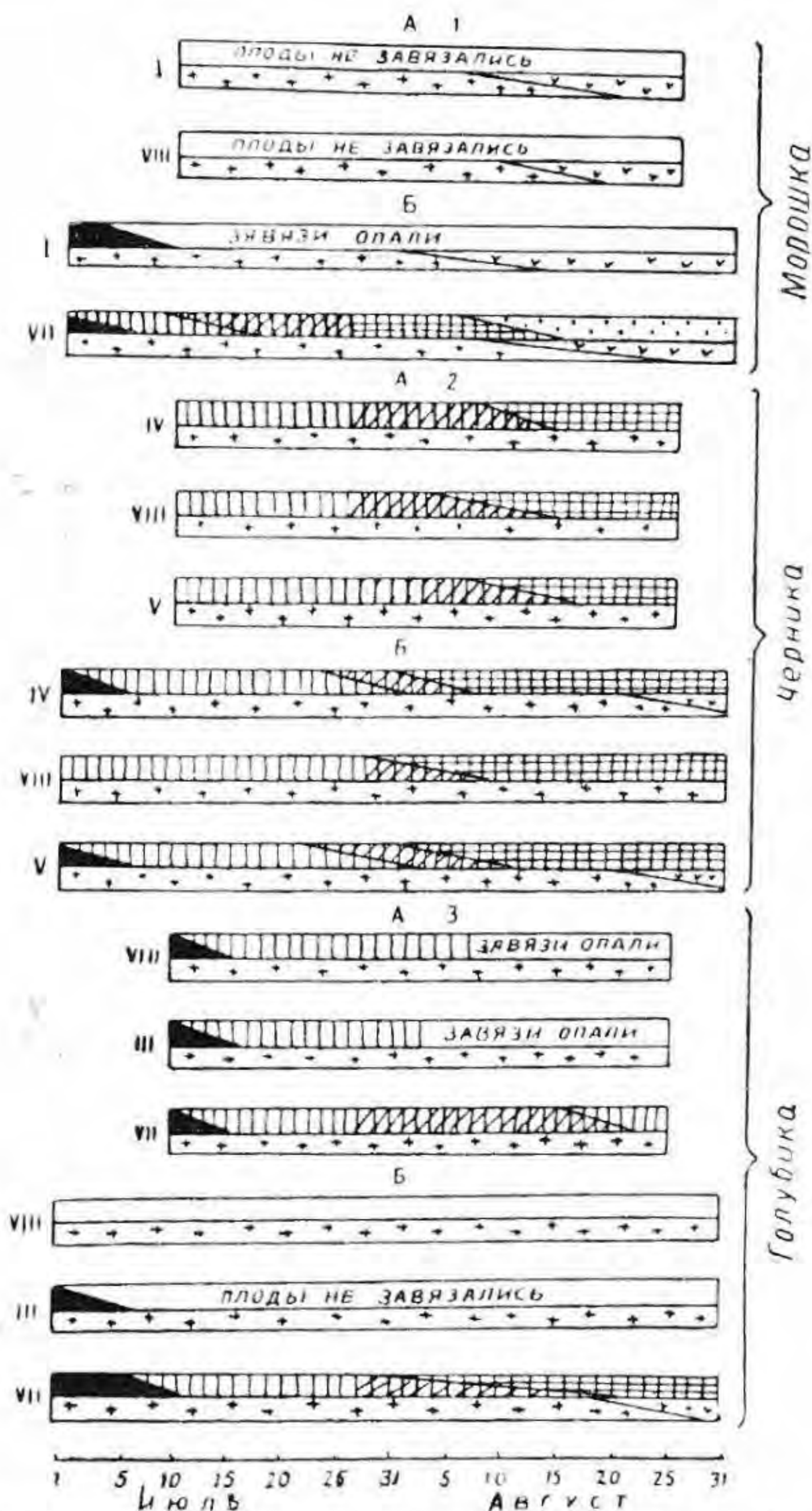
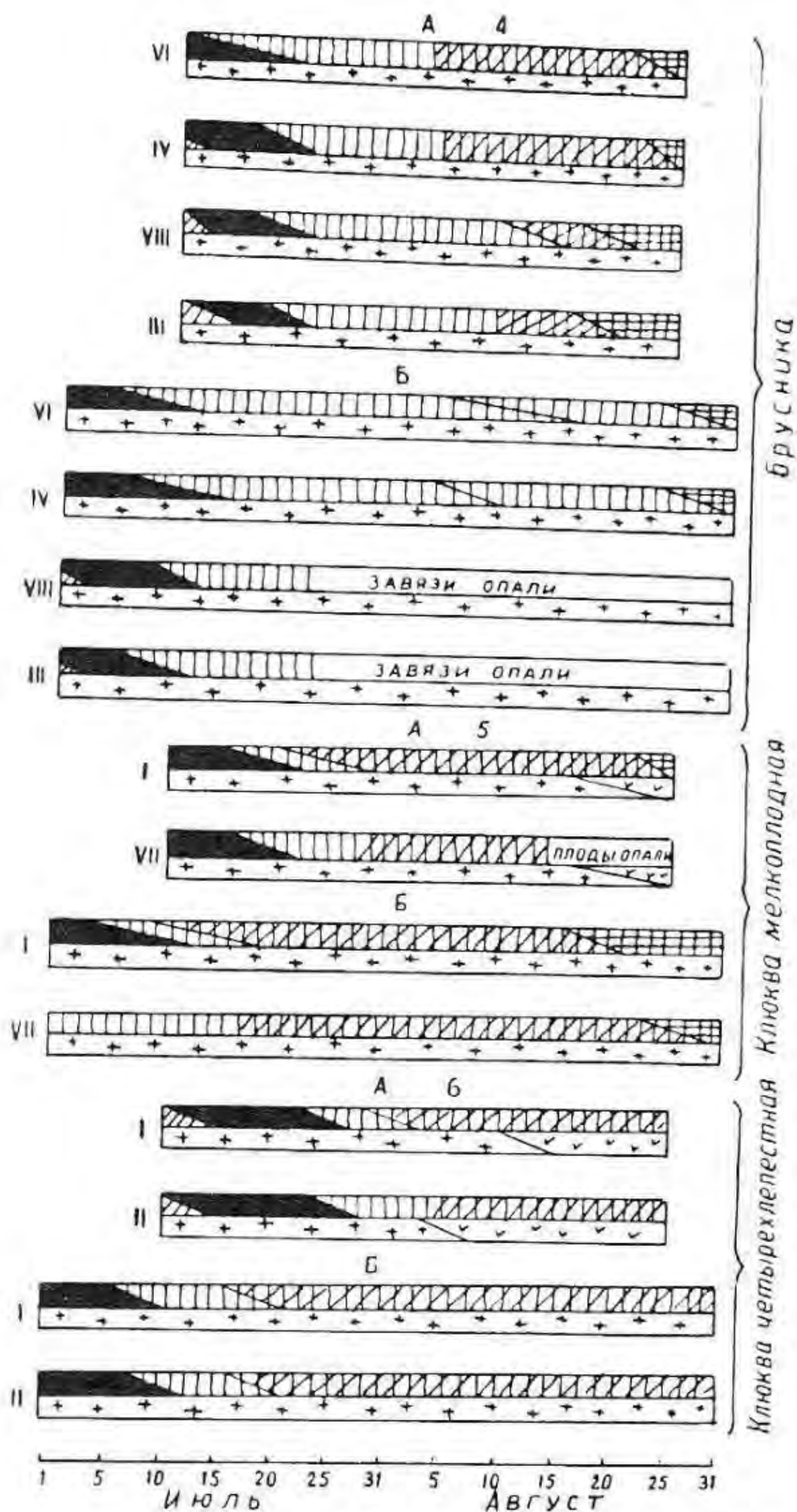
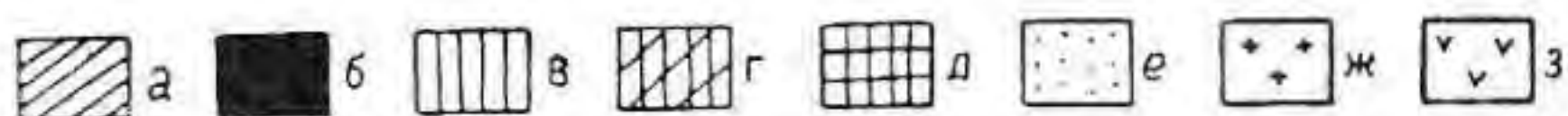


Рис. 1. Фенологическое развитие ягодных растений в 1971—1972 гг. на восьми участках Якшинского профиля.

А — 1971 г., Б — 1972 г., I — II олиготрофный грядово-мочажинный комплекс на окраине болота с пушицево-морошково-кустарничково-сфагновыми (*Sphagnum fuscum*) с сосной грядками (I) и клюквенно-осоково (*Carex limosa*) -сфагновыми мочажинами (II); III — заболоченный сосняк багульниково-голубично-осоково-зеленомошный; IV — сосняк с лиственницей чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковый; V — сосняк с березой чернично-багульниково-зеленомошный; VI — сосняк бруснично-лишайниковый; VII — олиготроф-



ная сосново-пушицево-морозово-кустарничково-сфагновая (Sphagnum fuscum) окраина болота; VIII — сосняк чернично-разнотравно-зеленомошный: а — бутонизация; б — цветение; в — плоды незрелые; г — изменение окраски плодов; д — плоды зрелые; е — обсеменение; ж — летняя вегетация; з — осеннее расцвечивание листьев; 1 — морошка; 2 — черника; 3 — голубика; 4 — брусника; 5 — клюква мелкоплодная; 6 — клюква четырехлепестная.



были II и III декады июля, а в 1972 г. — I и II. Во время же массового цветения среднедекадные температуры воздуха в оба года были одинаковыми и довольно низкими (табл. 1).

К моменту начала наблюдений ягодные растения уже отцвели, но кроме полевых материалов в работе приводятся данные по фенологии за 1971—1972 гг. «Летописи природы» Печоро-Илычского заповедника (табл. 3).

Таблица 3

Сроки прохождения основных фенофаз генеративного цикла и оценка цветения и плодоношения ягодных растений

Год	Вид растения	Цветение			Созревание плодов		
		начало	массовое	оценка ¹	начало	массовое	оценка
1971	Морошка	14.VI	15.VI	4	29.VII	1.VIII	3
1972	То же	10.VI	19.VI	5	20.VII	25.VII	5
1971	Черника	14.VI	17.VI	5	29.VII	5.VIII	5
1972	То же	10.VI	18.VI	5	27.VII	5.VIII	4-5
1971	Голубика	15.VI	19.VI	5	31.VII	4.VIII	5
1972	То же	28.VI	29.VI	4	3.VIII	11.VIII	4
1971	Брусника	20.VI	25.VI	5	20.VIII	28.VIII	4-5
1972	То же	26.VI	30.VI	3-4	28.VIII	—	—
1971	Клюква	21.VI	29.VI	5	10.IX	—	5
1972	То же	26.VI	29.VI	3-4	—	—	—

Примечание ¹ — оценка по 6 балльной шкале Каппера Формозова.

Исходя из таблицы 3 и наших данных, продолжительность цветения морошки и черники в оба года была одинакова (26—27 дней), а продолжительность цветения голубики, брусники и клюквы в 1971 г. соответственно равна 30, 31 и 36 дням, т. е. в два раза больше, чем в 1972 г. (14—16 дней).

Остановимся теперь на сроках созревания плодов и количественной оценке цветения и плодоношения отдельных видов на феноплощадках и сравним их по годам.

Первые спелые плоды морошки отмечены 17 июля на I участке. К 27 июля морошка созрела на всех участках; в 1971 г. в это время появились только первые спелые плоды на I участке, а окончательно созрели 2-3 августа, на VII участке плодов не было. Что касается генеративного цикла, то у морошки его можно проследить только на феноплощадке VII участка в 1972 г. (см. рис.). По сравнению с 1971 г. число побегов на 5 м² на I участке уменьшилось на 35%, а на VII — увеличилось на 24% (табл. 4). Довольно высокий процент плодов от числа завязей (61,8%) и процент генеративных побегов (62,0%) у морошки на VII участке, причем в 1972 г. более чем вдвое увеличился процент генеративных побегов. Видимо, условия 1972 г. на этом участке были более благоприятны для морошки.

Таблица 4

Показатели количественной оценки цветения и плодоношения морошки, черники и голубики за 1971—1972 гг.

Участок	Вид растения	Число побегов на 5 м ²		Число цветков на 5 м ²		Число плодов на 5 м ²		Плоды от числа цветков, %		Генеративные побеги от общего числа побегов, %	
		1971	1972	1971	1972	1971	1972	1971	1972	1971	1972
I	Морошка	1396	910	36/13**	190/0	—	—	—	—	8	20,8
VII	То же	640	793	115/60	212/270	—	168	—	61,8	27	62
V	Черника	885	501	—	98	127	93	93	95	5	7,4
VIII	То же	922	827	—	—	55	44	96	93,5	3	3,6
IV	"	259	175	—	26	35	19	87	73	6	6,85
VII	Голубика	270	307	120	41	34	10	30	24,4	15	6,8
III	То же	201	110	256	16	—	—	—	—	26	9,1
VIII	"	12	19	7	—	—	—	—	—	41	—

Примечание. * — у черники процент плодов от числа завязей;

** — в числителе — число мужских цветков, в знаменателе — женских.

Первая спелая черника на всех участках появилась к 27 июля и окончательно созрела к 8 августа на IV и VIII участках и к 13 августа — на V участке (см. рис.). Следует отметить, что в 1972 г. окончательное созревание плодов черники происходит на неделю раньше на всех участках по сравнению с 1971 г.

Число побегов (на 5 м²) на всех участках в 1972 г. уменьшилось по сравнению с 1971 г., но соотношение числа побегов (на 5 м²) по участкам осталось прежнее (табл. 4), то же самое можно отметить и для числа плодов на 5 м². Процент плодов от числа завязей у черники в 1972 г. по-прежнему остался высоким. Процент генеративных побегов также мало изменился по сравнению с 1971 г. (табл. 4).

Генеративное развитие голубики можно проследить только на VII участке (болото), на двух других — завязи опали в оба года наблюдений. Первые спелые плоды в 1971 г. появились 15 августа, а в 1972 — 27 июля. Конец созревания плодов — 23 августа. Более массовое цветение было в 1971 г.; процент плодов от числа цветков в оба года примерно одинаковый (табл. 4).

У брусники плоды завязались только на двух участках — в сосняке бруснично-лишайниковом (VI) и в сосняке чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковом (IV). Хотя в 1972 г. брусника отцвела на 10 дней раньше (см. рис.), но созревание плодов отмечено примерно в один и тот же срок — конец августа (28—30).

На VI участке было наиболее массовое цветение в оба года наблюдений. На остальных участках количество цветков на 5 м² значительно уменьшилось по сравнению с 1971 г. Изменилось и соотношение процента генеративных побегов по участкам, самый высокий процент отмечен в сосняке бруснично-лишайниковом (17%). Более раннее цветение брусники в 1972 г. не оказало влияния на сроки созревания плодов, что можно объяснить разными погодными условиями летних периодов 1971—1972 гг. (табл. 1, 2). В 1971 г. 68% цветков брусники образовали здоровые ягоды в сосняке бруснично-лишайниковом и 31% — в сосняке чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковом, а в 1972 г. соответственно — 35,5% и 28,2% (табл. 5). В силу разных причин (повреждения заморозками, вредителями, болезнями, отсутствие опыления) часть цветков не образует завязей. Основным отрицательным фактором периода цветения — поздневесенние заморозки (до —2°) или обложные дожди. Потери от других причин менее значительны (К. Г. Колупаева, 1972). Наиболее существенный отрицательный фактор периода формирования плодов, по мнению К. Г. Колупаевой (1972), — засуха. В нашем случае довольно низкий процент плодов от числа цветков в 1972 г. можно объяснить засухой во время формирования плодов.

Клюква мелкоплодная на VII участке к началу наблюдений уже отцвела, но, несмотря на более раннее цветение, созревание плодов происходит позже, чем на I участке (см. рис.). Более массовое цветение было в 1971 г. на I участке, но процент плодов от числа

цветков был значительно ниже (16,7%), чем в 1972 г. (62%). Можно отметить, что в целом у клюквы мелкоплодной низкий процент генеративных побегов, и в 1972 г. он уменьшился на обоих участках. Судя по данным, полученным с феноплощадок, клюква мелкоплодная не имеет заметного практического значения на нашем профиле.

Созревание плодов у клюквы четырехлепестной не было отмечено, так как в оба года наблюдения заканчивались раньше этого срока (см. рис.). Число побегов на 5 м² на обоих участках уменьшилось по сравнению с 1971 г. на 49%—на грядах (I) и на 37%—в мочажинах (II). Понизился и процент генеративных побегов (табл. 5), однако, по-прежнему в мочажинах он выше, чем на грядах. Более массовое цветение было в 1971 г. Только 53% цветков клюквы образовали здоровые плоды на грядах и 48%—в мочажинах в 1971 г. и соответственно 36,6% и 41,5%—в 1972 г. Причины осыпания цветков разнообразны и многие еще не выявлены, основную массу их составляют неопыленные и поврежденные болезнями и вредителями. После образования ягод около 10—13% из них повреждаются в период созревания грибами, насекомыми, птицами (П. Н. Райко, В. И. Саутин, 1973). По мнению А. А. Скрябиной (1972), интенсивность цветения клюквы не влияет на соотношение между первоначальным количеством бутонов и цветков и конечным выходом из них плодов. При любом обилии цветения отход может быть и низким, и высоким. На наших участках в 1971 г., когда цветение клюквы было более обильное, процент плодов от числа цветков несколько выше, чем в 1972 г. (табл. 5).

Таким образом, условия 1971 г. на феноплощадках всех участков были более благоприятны для генеративного развития ягодных растений, исключением является только морошка на VII участке.

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ УРОЖАЯ ЯГОДНЫХ РАСТЕНИЙ

В настоящее время наиболее отстающим звеном в проблеме инвентаризации массивов дикорастущих ягодников и прогнозирования их урожайности является отсутствие простой, экономически выгодной и дающей удовлетворительную (в пределах $\pm 20\%$) точность методики учета фактического урожая и прогнозирования его в пределах 1-2 лет (Тюлин, 1972). Определение урожая с помощью учетных площадок не обеспечивает сравнимости данных, так как величина площадок в работах разных исследователей сильно колеблется (Г. А. Елина, 1972). С. Я. Тюлин (1972) считает, что для получения достоверных и репрезентативных данных об урожайности ягод черники и клюквы в подзоне южной тайги с точностью в интервале $\pm 10\%$ необходима закладка комбинированным или случайным методом площадок 1×1 м, или 1×2 м (а для клюквы 50×50 см) с таким расчетом, чтобы общая площадь учетных площадок была не менее 50 м² на обследуемую пробную площадь в одном типе фитоценоза.

Таблица 5

Показатели количественной оценки цветения и плодоношения брусники и клюквы за 1971—1972 гг.

Участок	Вид растений	Число побегов на 5 м ²		Число цветков на 5 м ²		Число плодов на 5 м ²		Плоды от числа цветков, %		Генеративные побеги от общего числа побегов, %	
		1971	1972	1971	1972	1971	1972	1971	1972	1971	1972
III	Брусника	370	193	250	65	—	—	—	—	14	8,8
VIII	То же	351	302	263	44	—	—	—	—	23	5
IV	"	1007	572	523	225	162	64	31	28,2	9	9,5
VI	"	439	631	684	515	604	183	88	35,5	12	17,4
I	Клюква четырех- лепестная	401	194	1007	142	535	52	53	36,6	70	37,6
II	То же	899	335	2362	906	1132	376	45	41,5	78	52,5
I	Клюква мелко- плодная	348	325	216	79	36	49	16,7	62	20	13,5
VII	То же	487	346	83	29	—	—	—	—	8	5,2

Г. А. Елина (1972) в основу учета урожая ягод на болотах Карелии положила метод крупномасштабного картирования и рационального размещения учетных площадок, размер которых зависит от степени расчлененности микрорельефа. Такой метод, по ее мнению, дает возможность учесть соотношение ягодоносных и безъягодных синузий или ценозов и правильно рассчитать средний урожай на исследуемой площади. С уменьшением количества учетных площадок, как правило, наблюдается тенденция к занижению данных об урожайности ягод (Тюлин, 1972). По данным К. А. Кудинова (1972), увеличение числа площадок свыше 100 не ведет к повышению точности оценки продуктивности, поскольку погрешность определяется при $n > 100$ в основном временной компонентной дисперсией, с другой стороны, увеличение продолжительности наблюдений (в реально возможных пределах) ведет к заметному повышению точности учета продуктивности. Поэтому, по мнению К. А. Кудинова, исключительно важное значение для познания продуктивности дикорастущих ягодников имеют многолетние учеты урожаев на постоянных площадках, причем их общее количество может быть невелико — в пределах 50—100 площадок. Наиболее подходящими организациями, которые могут обеспечить проведение таких многолетних наблюдений, являются, по его мнению, государственные заповедники.

На нашем профиле продуктивность дикорастущих ягодников в различных фитоценозах определялась с помощью площадок $0,5 \times 1$ м, расположенных друг от друга через 1 или 2 м параллельными рядами или буквой Z. Ягоды с каждой площадки были собраны, подсчитаны и взвешены в сыром виде с точностью до $\pm 0,02$ г. Результаты учета урожая ягод математически обработаны, т. е. выяснены на каждой пробной площади средняя урожайность ягод в граммах на 1 м^2 ($\bar{X}$), среднее квадратическое отклонение (σ), ошибка средней арифметической ($\sigma_{\bar{X}}$), число площадок, необходимое для получения $\pm 10\%$ точности ($n \pm 10\%$), средний вес 100 ягод каждого вида (табл. 8, 9, 10). Кроме того, приводится урожай ягод в килограммах на гектар площади (табл. 8). Это сделано исключительно для сравнения с литературными данными, так как пока неизвестна площадь каждого фитоценоза в том или ином районе и степень его однородности, такие обобщения для определения истинной урожайности проводить нельзя. В 1971 г. в разных фитоценозах закладывали от 20 до 200 полуметровых площадок в зависимости от размеров и характера фитоценоза, в 1972 г. — от 20 до 150. Причем в 1972 г. число площадок зависело от величины $n \pm 10\%$, полученной по данным 1971 г.

Урожай морошки в 1972 г. определялся на двух участках. На I было заложено 103 площадки на 14 грядках (в 1971 г. — 145 площадок на 11 грядках). В соседнем заболоченном сосняке (участок IX) в 1972 г. урожай морошки не определялся. На VII участке урожай собирали с 50 площадок.

Для изучения продуктивности клюквы четырехлепестной в 1971 г. было заложено в мочажинах — 20 площадок, на грядах — 31; в 1972 г. соответственно — 50 и 65.

Урожай черники и брусники в 1971 г. определялся в каждом фитоценозе на одной пробной площади, где было заложено по 65 площадок. В 1972 г. урожай черники в сосняке чернично-багульниково-зеленомошном (участок V) определялся на пяти пробных площадях, на которых в сумме было заложено 130 площадок (по 20, 30 на каждой). Таким образом, получили однофакторный неравномерный дисперсионный комплекс, решение которого приводится в таблице 6. Урожай брусники в 1972 г. в сосняке чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковом (участок IV) также определялся на пяти пробных площадях, на которых было заложено в сумме 150 площадок. Результаты дисперсионного анализа полученных данных приводятся в таблице 7.

Для определения урожая брусники в 1972 г. в сосняке бруснично-лишайниковом (участок VI) и в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (участок XIV) было заложено по 30 площадок.

Урожай голубики на VII участке в 1971—1972 гг. собирался с 40 и 20 площадок. Площадь, где произрастает голубика, с которой

Таблица 6

Дисперсионный анализ данных по учету урожайности черники на V участке в 1972 г.

(Итоговая запись по Н. А. Плохинскому, 1970)

Разнообразие	Дисперсии, С	Числа степеней свободы, ν	Вариансы, σ^2	$r^2x = 0,113 \pm 0,028$ $\varphi = 3,9$
Факториальное	1380	4	34,4	F=3,9
Случайное	10 840	125	86,7	$F_{st} = \{ 2,4 -$ $- 3,5 - 5,0 \}$
Общее	12 220	129	94,9	
Влияние фактора достоверно с вероятностью $\beta > 0,09$.				

Таблица 7

Дисперсионный анализ данных по учету урожайности брусники на IV участке (1972 г.)

Разнообразие	Дисперсии, С	Числа степеней свободы, ν	Вариансы, σ^2	$r^2x = 0,059 \pm 0,026$ $\varphi = 2,3$
Факториальное	102	4	25,5	F=2,3
Случайное	1603	145	11,0	$F_{st} = \{ 2,4 -$ $- 3,4 - 4,9 \}$
Общее	1705	149	11,4	

собирался урожай, невелика (35×20 м). Число площадок, которые необходимо было заложить для получения $\pm 10\%$ точности, равно 232 и 148. Видимо, в этом случае определение урожая с помощью $0,5 \times 1$ м учетных площадок, которые располагались через метр двумя параллельными рядами, не подходит.

ХАРАКТЕРИСТИКА УРОЖАЙНОСТИ ЯГОД

Урожай ягод сильно колеблется по годам, особенно у морошки (Елина, 1972). Биологические особенности развития морошки, обусловленные ее происхождением (Богдановская-Гиенэф, 1946; Солоневич, 1956), являются причиной периодичности урожаев. Массовое цветение морошки в Печоро-Илычском заповеднике приходится на II декаду июня (табл. 3). В это время часто наблюдаются заморозки, препятствующие нормальному завязыванию плодов. На нашем профиле 1972 г. был более благоприятным для генеративного развития морошки, чем 1971 г. Урожай морошки на I участке увеличился почти в пять раз ($24,0 \text{ г/м}^2 \pm 1,68$) по сравнению с урожаем в 1971 г. ($5,0 \text{ г/м}^2 \pm 0,88$). Площадь гряд, с которых собирался урожай, составляет примерно 960 м^2 . Таким образом, в 1972 г. с этих гряд должны были при сплошном сборе собрать (по нашим данным) 23 кг морошки, но собрано всего 6 кг (в 1971 г. сплошной сбор морошки не проводили. Значит, при определении урожая ягод морошки учетными площадками (по $0,5 \times 1$ м) получили завышенный результат.

Конечная цифра урожая зависит не только от степени покрытия и обилия растения, но и от размеров самих ягод (Елина, 1972). В оба года наблюдений средний вес 100 ягод на I участке примерно одинаков — 103—97 г. На VII участке продуктивность морошки определялась только в 1972 г. Урожай здесь ниже, чем на I участке, средний вес 100 ягод меньше на 24 г (табл. 8).

Урожай ягод черники зависит от целого ряда факторов (Харитонов, 1971): типа леса (Красильников, Никитин, 1965; Скрыбина, Котожекова, 1965), сомкнутости крон (Скрыбина, Котожекова, 1965; Суров, 1968), полноты насаждений (Кайсин, 1967; Раус, Колупаева, 1968). Красильников и Никитин (1965) считают, что оптимальная урожайность имеет место при сомкнутости крон 0,6—0,8. Существенно снизить биологически возможный урожай черники могут поздневесенние и раннелетние заморозки. В период перезимовки цветочных почек и в период созревания ягод потери урожая составляют значительно меньший процент, и на величину их существенное влияние оказывают не столько климатические, сколько биогенные факторы. Почки и ягоды черники служат пищей многим птицам, млекопитающим, насекомым, и численность последних влияет на величину фактического урожая ягод (Раус, 1972). На нашем профиле урожай черники в 1972 г. определялся на трех пробных площадях. В сумме они дали тот же урожай, что и в

Урожайность ягодных растений и средний вес 100 ягод по годам

Участок	Вид растений	1971		1972	
		Урожайность, кг/га	Средний вес 100 ягод, г	Урожайность, кг/га	Средний вес 100 ягод, г
I	Морошка	50	103	240	97
VII	То же	—	—	94	73
IV	Черника	77	27	34	23
V	То же	19	33	58	25
Va	„	—	—	172	28
Vб	„	—	—	145	24
Vв	„	—	—	250	29
Vг	„	—	—	263	28
X	„	53	22	58	21
XIII	„	—	—	187	26
XII	„	—	—	325	26
III	Голубика	17	22	—	—
VII	То же	84	14	44	11
VI	Брусника	88	12	51	16
XI	То же	144	12	—	—
IV	„	133	14	88	11
XIV	„	—	—	154	22
I	Клюква	331	19	164	28
II	То же	359	19	182	31

1971 г., по соотношению по участкам изменилось. В 1972 г. более высокий урожай был собран в сосняке чернично-багульниково-зеленомошном (участок V), затем идет ельник долгомошно-зеленомошно-черничный (участок X), где урожай примерно тот же, а в сосняке чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковом (участок IV) значительно ниже по сравнению с 1971 г. (табл. 9). Низкий урожай черники на V участке в 1971 г., несмотря на более высокое обилие и покрытие его (0,4) черникой, а также сомкнутость крон (0,5) пока трудно объяснить, так как имеющиеся данные только за два года. Возможно, это связано с периодичностью урожая черники или погодными условиями. Снижение урожая черники на IV участке в 1972 г. можно объяснить тем, что лето в этом году было сухое, а данный участок менее увлажнен по сравнению с другими. Урожай черники в 1972 г. дополнительно определялся еще в двух фитоценозах, которые характеризуются более сильным увлажнением. С этих участков были собраны более высокие урожаи, особенно с XII (сосново-пушицево-кустарниково-сфагновая ассоциация) — 32,5 г/м². В соседнем с ним сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (участок XIII) урожай меньше в два раза — 18,66 г/м². Сосняк чернично-разнотравно-зеленомошный (участок VIII) в оба года оказался неурожайным, что можно объяснить низким процентом генеративных побегов на этом участке.

Как уже отмечалось, урожай черники в сосняке чернично-багульниково-зеленомошном (участок V) в 1972 г. определялся на пяти пробных площадях, которые расположились недалеко друг от друга. Урожай ягод на них неодинаков и колеблется от 5,84 г/м² (пробная площадь 1972 г.) до 26,26 г/м² (табл. 9). Такую большую разницу можно объяснить неодинаковыми условиями местообитания, так как новые (1972 г.) пробные площади расположены ближе к болоту, которое окружает V участок с севера. На последних трех пробных площадях параллельно с урожаем ягод черники определялось ее проективное покрытие, которое изменяется в пределах 24—32%. Средний вес 100 ягод черники в 1971 г. был немного больше, чем в 1972, изменение его по участкам незначительно в оба года наблюдений (табл. 8).

Условия погоды в период цветения и образования завязей голубики наиболее ощутимо сказываются на эффективности ее плодоношения (Скрябина, 1971). Урожай голубики на нашем профиле в 1972 г. изучался только на VII участке (сосново-пушицево-кустарничково-сфагновая ассоциация). По сравнению с 1971 г. урожай на этом участке в два раза меньше (табл. 9). Заболоченный сосняк (III участок) в 1972 г. не дал урожая. Сосняк чернично-разнотравно-зеленомошный (участок VIII) оказался неурожайным в оба года наблюдений главным образом за счет незначительного обилия голубики на данном участке. Болото имеет оптимальные условия для развития и плодоношения голубики, так как на болоте (участок VII) урожай в оба года выше, чем в лесу.

Плодоношение брусники зависит от многих факторов. Так, по мнению К. Г. Колупаевой (1972), решающее значение в плодоно-

Таблица 9

Результаты математической обработки данных учета урожайности ягод морошки, черники и голубики за два года

Участки	Виды растений	Основные статистические показатели							
		$\bar{x}$, г/м ²	σ , г	$\sigma_{\bar{x}}$, г	$n_{\pm 10\%}$, м ²	$\bar{x}$, г/м ²	σ , г	$\sigma_{\bar{x}}$, г	$n_{\pm 10\%}$, м ²
		1971				1972			
I	Морошка	5,0	10,58 ± 0,88	112	24,0	17,06 ± 1,68	63		
VII	То же	—	—	—	—	9,4	11,02 ± 1,56	64	
IV	Черника	7,68	8,46 ± 1,0	47	3,36	4,22 ± 0,94	26		
V	То же	1,92	3,02 ± 0,4	25	5,84	8,34 ± 1,86	60		
V _а	"	—	—	—	—	17,2	13,02 ± 2,38	50	
V _б	"	—	—	—	—	14,54	17,32 ± 3,16	100	
V _в	"	—	—	—	—	26,26	20,5 ± 4,58	80	
V _г	"	—	—	—	—	24,98	27,2 ± 4,96	148	
X	"	5,3	6,42 ± 0,8	40	5,76	6,6 ± 1,04	38		
XIII	"	—	—	—	—	18,66	12,56 ± 2,8	42	
XII	"	—	—	—	—	32,5	32,5 ± 6,0	163	
III	Голубика	1,68	5,46 ± 1,22	89	—	—	—	—	—
VII	То же	8,24	19,52 ± 3,08	232	4,4	11,4 ± 2,54	148		

шении брусники имеет сочетание метеорологических факторов (температуры воздуха и осадков) в период цветения. Зависимость между интенсивностью урожайности брусники и типом леса выражена менее четко, но зато более резко сказывается влияние сомкнутости крон древесного яруса, а именно: урожайность брусники повышается с уменьшением сомкнутости крон и наивысшая отмечена на свежих лесосеках (Красильников, Никитина, 1965).

На нашем профиле урожай брусники собирали в сосняке чернично-бруснично-зеленомошно-лишайниковом (участок IV), в сосняке бруснично-лишайниковом (участок VI) и дополнительно в соседнем с ним сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (участок XIV). На XI участке (сосняк бруснично-лишайниковый) плодов не обнаружили в 1972 г. Самый высокий урожай на нашем профиле был собран с XIV участка — $15,4 \text{ г/м}^2$, или 154 кг/га , что, по данным Колупаевой (1972), в Кировской области за 1964—1970 гг. считается средним (в сосняках брусничных, в редкостойных насаждениях). С IV участка в среднем собрали $8,8 \text{ г/м}^2$ (88 кг/га), а на VI — $5,12 \text{ г/м}^2$ ($51,2 \text{ кг/га}$). Если рассматривать соотношение урожая ягод брусники по участкам с точки зрения их увлажненности, то видно, что с ее уменьшением урожай ягод снижается (табл. 10).

Урожайность клюквы менее подвержена колебаниям, полностью неурожайных лет у нее не наблюдается (Елина, 1972). Причиной неурожая клюквы являются, по мнению Горбунова (1972), заморозки и холодная дождливая погода во время цветения и формирования ягод и генеративных почек, а также жара в период завязывания плодов. Но все-таки клюква, зацветающая в конце июня, меньше страдает от неблагоприятных температурных условий. Поэтому лишь количество осадков и биологическая периодичность плодоношения влияют на величину ежегодного урожая (Елина, 1972). На более старых стадиях развития болота условия развития клюквы ухудшаются, она снижает продуктивность, а затем и совсем исчезает. Она также снижает продуктивность в связи с накоплением значительной толщи торфа, ухудшением аэрации и проточности вод. На безлесных болотах рост и плодоношение клюквы зависят от характера и густоты кустарничкового яруса и степени проективного покрытия пушицы (Райко, Саутин, 1973).

Урожай ягод клюквы четырехлепестной на нашем профиле определялся на окраине олиготрофного болота, на грядах (I участок) и в мочажинах (II участок). По сравнению с 1971 г. урожай ягод клюквы в 1972 г. уменьшился вдвое — $16,4 \text{ г}$ на грядах и $18,2 \text{ г}$ на 1 м^2 в мочажинах (табл. 10).

Следует отметить, что в оба года урожай клюквы убирали, когда ее плоды не были еще достаточно спелыми, что несколько занижает результаты ее продуктивности. Средний вес 100 ягод в 1972 г. на 9—11 г выше, чем в 1971 г. (табл. 8). Довольно низкий урожай ягод клюквы в 1972 г. можно в какой-то степени объяснить жарой во время завязывания плодов и неблагоприятными условиями во время цветения.

Результаты математической обработки данных учета урожайности ягод брусники и клюквы

Участок	Вид растения	Основные статистические показатели							
		$\bar{x}$, г/м ²	s , г	$\sigma_{\bar{x}}$, г	$n \pm 10\%$, м ²	$\bar{x}$, г/м ²	s , г	$\sigma_{\bar{x}}$, г	$n \pm 10\%$, м ²
		1971				1972			
VI	Брусника	8,82	7,02	$\pm 0,88$	29	5,02	5,54	$\pm 0,98$	30
IX	То же	14,38	15,4	$\pm 1,9$	82	—	—	—	—
IV	„	13,3	11,42	$\pm 1,42$	50	8,8	7,34	$\pm 0,64$	30
XIV	„	—	—	—	—	15,4	11,28	$\pm 2,06$	41
I	Клюква	33,1	72,66	$\pm 13,04$	80	16,36	20,0	$\pm 2,48$	110
II	То же	35,9	70,72	$\pm 15,8$	71	18,2	19,16	$\pm 2,7$	100

В заключение остановимся на сравнении урожайности дикорастущих ягодников на Якшинском профиле с урожаем ягод рассматриваемых видов в других районах. Из-за неоднородности методики и различной точности вычисления сведения об урожайности дикорастущих ягодников, имеющиеся в литературе, трудны для сравнения и обобщения.

В работе Г. А. Елиной (1972) за 1968—1969 гг. приводятся установленные опытным путем средние придержки урожая морошки и клюквы (в кг/га), соответствующие тому или иному баллу глазомерной шестибалльной шкалы Каппера-Формозова. Если это применить к нашим данным, то урожай морошки в 1971 г. можно оценить 0—3 баллами, а в 1972 г. — 4—5 баллами (VII—I участки), а урожай клюквы соответственно 5—4, что соответствует оценке, данной в «Летописи природы» Печоро-Илычского заповедника за 1971—1972 гг. (табл. 3). В работе Елиной (1972) также выделены для Карелии наиболее урожайные ягодники. По клюкве — олиготрофные кустарничково-пушицево-сфагновое (133 кг/га) и мезотрофное кустарничково-травяно-сфагновое (266 кг/га) болота. Морошка дает наиболее высокие урожаи в сосняках сфагновых (124 кг/га) и сосново-кустарничково-сфагновых сообществах (295 кг/га), грядово-мочажинном комплексе — 90 кг/га.

По многолетним (1947—1970 гг.) данным Окского государственного заповедника, черника при оценке 2 балла дает до 300 кг/га, при обильном урожае (4—5) — до 550—600 кг/га. Брусника при среднем урожае дает до 150 кг/га (Самарина, 1972), что совпадает с данными Колупаевой (1972) за 1964—1970 гг. по Кировской области (сосняки брусничные, редкостойные насаждения).

Голубика, по данным Северного лесоустроительного предприятия за 1968—1970 гг. (Турков, Шишкин, 1972), в подзоне северной тайги европейской части СССР дает средний урожай 50 кг/га

Урожайность морошки, черники, брусники и клюквы с гектара, кг (по литературным данным)

Район исследования, год	Морошка		Черника		Брусника		Клюква		Автор
	растительность	урожайность	растительность	урожайность	растительность	урожайность	растительность	урожайность	
Кировская область, 1965	—	—	Ельник-черничник	365	Сосняк-брусничник	553	Сфагновое болото	623	Александров, 1972
	—	—	Сосняк-черничник	418,3	—	—	—	—	—
	—	—	Ельник-зеленомошник	317	—	—	Сосняк сфагновый	617	Кайсин, 1967
1967	—	—	—	—	Сосняк-брусничник	485—190	Сосняк сфагновый	527	Раус, 1972
1968—1969	—	—	Ельник-черничник	766—193	—	—	Болото верховое и переходное	500—900	Гром, 1967
Коми АССР, 1967	Сфагновое болото	300—1204	—	—	—	—	—	—	—
Томская область (юго-восток Васюганья), 1969	—	—	—	—	—	—	Грядово-мочажинный комплекс	2,2	Горбунов, 1972
	—	—	—	—	—	—	Ряма	91,2	—
	—	—	—	—	—	—	Низинное болото	386,4	Горбунов, 1972

Красноярский край, 1968	Открытое сфагновое болото	290— (68—620)	—	—	Открытое сфагновое болото	127—180	Рогачева, Сыроечковский, 1968 а)
Европейский Север (Вологодская, Архангельская области и Коми АССР)	Болото сфагновое	140—50	Сосняк-черничник	130—140	Болото сфагновое	60	Турков, Шишкин, 1972
1968—1970	Сосняк-брусничник	80—70	Сосняк-брусничник	230—240			
			Ельничек-черничник	140			

(сосняк по болоту, болото сфагновое). А в подзоне средней и южной тайги — 100 (сосняк по болоту) и 50 кг/га (болото сфагновое).

В таблице 11 приведены литературные данные по урожайности для других районов страны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Наиболее урожайным по морошке за оба года является грядово-мочажинный комплекс с пушицево-кустарничково-морошково-сфагновыми грядами и клюквенно-осоково-сфагновыми мочажинами (50—240 кг/га).

Более высокий урожай черники был собран в сосняке чернично-багульниково-зеленомошном (58—263 кг/га) и в сосново-пушицево-кустарничково-сфагновом сообществе (325 кг/га).

Голубика дает наибольший урожай ягод на окраине олиготрофного болота, в сосново-пушицево-кустарничково-сфагновом сообществе (84—44 кг/га).

Наибольший урожай брусники наблюдался в 1971 г. в сосняке бруснично-лишайниковом (88—144 кг/га), а в 1972 г. — в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (154 кг/га).

Урожайность клюквы четырехлепестной определялась только на окраине олиготрофного болота (грядово-мочажинный комплекс). Причем урожай ягод клюквы на грядах (331—164 кг/га) и в мочажинах (359—182 кг/га) примерно одинаков.

2. Созревание плодов морошки и черники в 1972 г. отмечено на неделю раньше, чем в 1971 г. Разница в сроках прохождения основных фенофаз у ягодных растений по участкам, т. е. в разных фитоценозах, невелика в оба года наблюдений.

3. В целом 1972 г. для морошки и черники был более урожайным, чем 1971 г. Голубика, брусника и клюква в 1972 г. дали урожай ниже по сравнению с 1971 г. Объяснить это пока трудно, так как имеются данные только за два года наблюдений, хотя и отличающихся погодными условиями. Видимо, сочетание летних температур воздуха и количества осадков в 1972 г. было более благоприятно для генеративного развития морошки и черники, которые зацветают раньше, чем голубика, брусника и клюква.

4. Число учетных площадок ($0,5 \times 1$ м), необходимое для получения $\pm 10\%$ точности при определении урожайности морошки и клюквы, занимающих грядово-мочажинный комплекс, увеличивается с уменьшением урожая, что не характерно для других растительных группировок, где с повышением урожая увеличивается и число площадок, необходимое для получения $\pm 10\%$ точности.

ЛИТЕРАТУРА

Александров Ф. А. Урожайность дикорастущих ягод в некоторых районах Кировской области.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.

- Горбунов А. Б. Урожайность клюквы на юго-востоке Васюганья.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Гром И. И. Урожайность дикорастущих ягодников северных районов Коми АССР. «Растит. ресур.», вып. 3, т. 2, 1967.
- Елина Г. А. К методике картирования и учета ягодных ресурсов болот Карелии.— В сб.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., «Наука», 1972.
- Кайсин А. А. Урожайность дикорастущих ягодников в Слободском и Белополуестинском районах Кировской области. «Растит. ресур.», вып. 3, т. 2, 1967.
- Колупаева К. Г. О влиянии погодных факторов периода вегетации на плодоношение, *V. vitis-idaea*. «Растит. ресур.», вып. 1, т. 8, 1972.
- Колупаева К. Г. Ресурсы брусники в Кировской области и их хозяйственное использование.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Красильников П. К., Никитин А. А. К вопросу об учете запасов брусники, черники, голубики и клюквы в пределах лесной зоны Европейской части СССР. «Растит. ресур.», т. 1, вып. 1, 1965.
- Кудин К. А. К проблеме учета урожая и продуктивности дикорастущих ягодников.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Изд. МГУ, 1970.
- Райко П. Н., Саутин В. И. Распространение и урожайность клюквы в лесах Белоруссии. «Растит. ресур.», т. 9, вып. 1, 1973.
- Раус Л. К. Возможности фенологического прогнозирования урожайности черники.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Раус Л. К. Продуктивность дикорастущих ягодников Кировской области и вопросы их эксплуатации.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Самарина Б. Ф. Урожайность ягодников в Окском заповеднике за период с 1947 по 1970 г.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Скрябина А. А. К вопросу прогнозирования цветения голубики по генеративным почкам. «Растит. ресур.», т. 7, вып. 1, 1971.
- Турков В. Г., Шишкин К. А. Опыт составления таблиц средней многолетней продуктивности дикорастущих ягодников на Европейском Севере (Вологодской, Архангельской областей и Коми АССР).— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Тюлин С. Я. Анализ различных методов учета урожайности ягод черники и клюквы применительно к подзоне южной тайги Европейской части СССР.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Тюлин С. Я. Некоторые итоги работ по учету урожайности черники и клюквы обыкновенной. «Растит. ресур.», т. 6, вып. 4, 1970.
- Тюлин С. Я. Проект перспективной программы изучения и инвентаризации дикорастущих ягодников тундровой и лесной зон Европейской части СССР.— Матер. к Всесоюзн. научно-производ. совещ., Киров, 1972.
- Харитонов Н. П., Макарова Л. С., Санко В. Я. Урожай плодов черники, малины и шиповника в некоторых районах Удмуртской АССР. «Растит. ресур.», т. 7, вып. 1, 1971.

ПРОДУКТИВНОСТЬ СФАГНОВОГО ПОКРОВА НА ПРИМЕРЕ ГУСИНОГО БОЛОТА

Сфагновые мхи являются многолетними гидро- или гигрофитами с неограниченным верхушечным приростом. Наблюдается также интергалалярный рост, т. е. прирост в средних частях стебля (Слупто, 1970). Одновременно нижние части растений отмирают.

Разные виды сфагновых мхов в одном и том же местообитании могут иметь разный прирост (Кац, Кириллович, Лебедева, 1936; Слупто and Reddaway, 1972). Виды отличаются также по экологическим требованиям.

При изучении прироста сфагновых мхов надо отличать следующие понятия: линейный прирост одного растения (стебля), линейный прирост сфагновой дернины вегетационного периода и средне-многолетний (годы и десятилетия) линейный прирост сфагновой дернины (Кац, Кириллович, Лебедева, 1936).

В относительно сухих местообитаниях различия между первым и вторым понятиями почти отсутствуют, так как растения в таком случае растут очень плотно и в связи с тем вертикально. В более влажных местообитаниях растения растут наклонно и не так густо. В результате прирост дернины не соответствует приросту одного стебля.

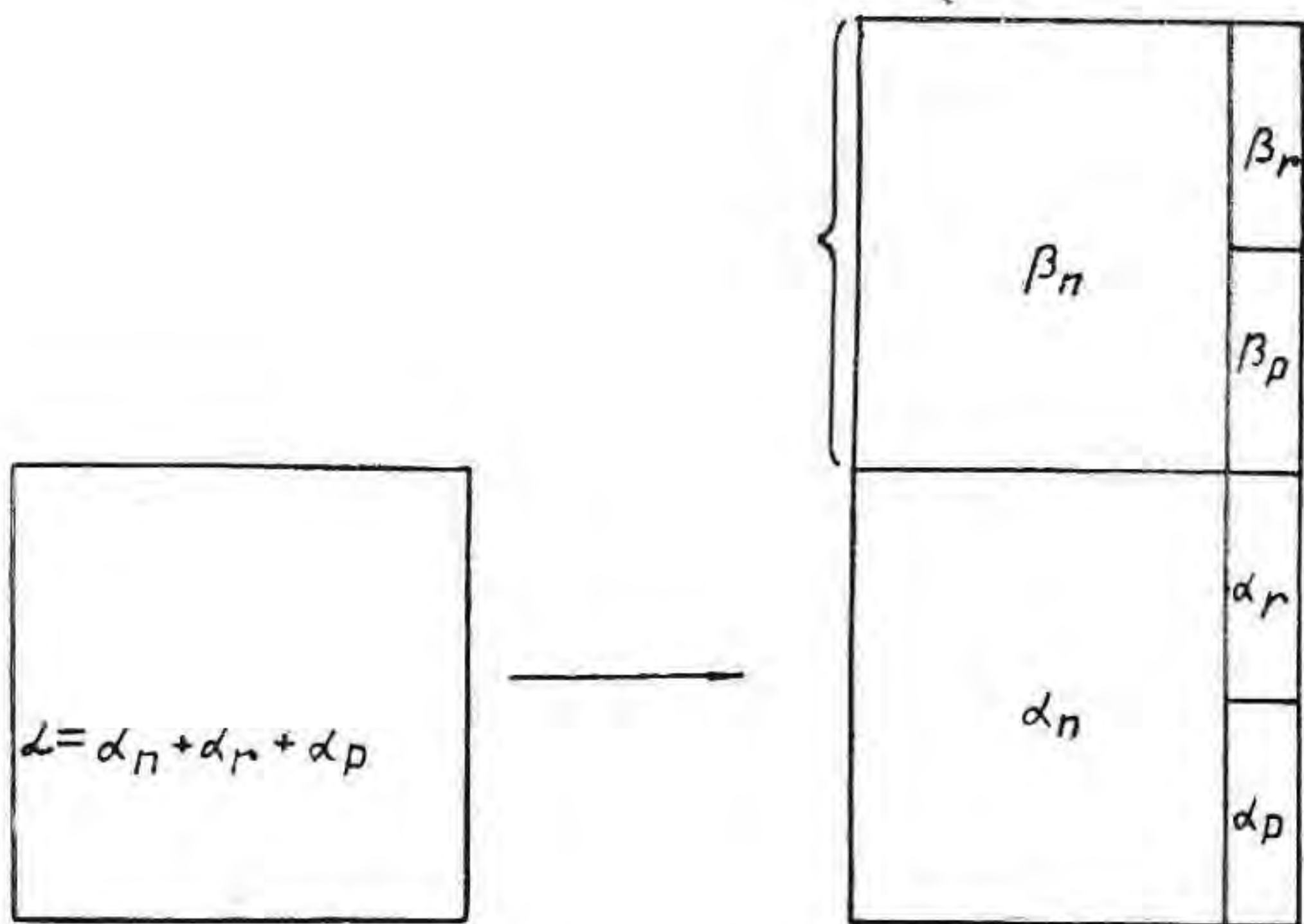
При более длинном (годы и десятилетия) изучаемом периоде необходимо учитывать уплотнение дернины мхов в результате торфования.

На основе линейного прироста одного растения сфагнума определяется чистая продукция. Суммарную продукцию изучать практически невозможно, потому что во время образования последней бывают всякие расходы (рис. 1).

В течение изучаемого периода к начальной растительной массе L прибавляется суммарная продукция β_n , из которой надо исключить расходы β_r , связанные с дыханием, и β_d , в которой основную часть составляют микробиологические расходы. В результате остается чистая продукция β_n . Последняя, вычисленная за определенный период времени, называется продуктивностью. Единица измерения продуктивности — г/дм² в год (Westlake, 1963).

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Первые сведения об изучении прироста сфагнума относятся к прошлому столетию, когда Б. Боргреве по сосне получил величину 1 см/год (Borggreve, 1889; по Кацу и др., 1936). Большое внимание на изучение болот, в том числе на прирост сфагнума, обращали русские и советские исследователи. Линейный прирост сфагновых



Р и с. 1. Прирост сфагновых мхов по Климо (Clymo, 1970).

мхов нашли или по сосне (Сукачев, 1906; Юрьев, 1911) или по росянке (Сукачев, 1906, 1926; Юрьев, 1911, 1925; Какс, 1914; Бегак, 1926; Кудряшев, 1929; Шульга и Короткина, 1930; Кац, Кириллович, Лебедева, 1936 и др.). Первым по перевязке линейный прирост сфагнума нашел Д. Бегак (1927), позднее Кац и др. (1936).

Среди исследований последних лет необходимо отметить работы А. Корчагина (1960), Н. Солоневича (1963), В. Мазинга (Masing, 1951, 1958), У. Валка (Valk, 1965), Н. Базилевича (1967), Н. Шадрина (1968), Р. С. Климо (Clymo, 1970), Р. С. Климо и Е. Д. Реддией (Clymo and Reddaway, 1972), Р. И. Рийде и И. М. Стюарт (Reader and Stewart, 1972) и другие.

Большое внимание обращают на изучение продуктивности сфагновых мхов Юрьев (1926), Бегак (1927), Кудряшев (1929), Властова (1933), Кац, Кириллович, Лебедева (1936). Этим вопросом занимались и другие исследователи.

В последнее время главным образом изучается продуктивность разных болотных растительных сообществ (в том числе и торфяных мхов) в разных типах болот (Солоневич, 1963; Базилевич, 1967; Пьявченко, 1967; Шадрина, 1968; Clymo, 1970; Streeter, 1970; Forrest, 1971; Clymo and Reddaway, 1972; Reader and Stewart, 1972 и др.).

ИЗУЧАЕМОЕ БОЛОТО

Работы проводились летом 1972 г. в Печоро-Илычском заповеднике, примерно в 10 км к востоку от поселка Якша. По А. Леонтьеву, заповедник находится в геоботаническом районе основных лесов и болот Печорской низменности. Верховых болот здесь по сравнению с лесоболотами мало (Заповедник на Печоре, 1963).

Климат в районе континентальный, средняя годовая температура равна $0,8^{\circ}\text{C}$. В январе средняя температура воздуха -17°C , в июле $+16^{\circ}\text{C}$. Средняя продолжительность вегетационного периода (со средней суточной температурой выше 10°) составляет 80—85 дней. Количество осадков примерно 500—600 мм. Снег лежит в среднем 200 дней (Заповедник на Печоре, 1963).

В 1972 г. в Якше средняя температура воздуха была $-1,6^{\circ}\text{C}$, почвы $-1,0^{\circ}\text{C}$, количество осадков 621,5 мм. Продолжительность бесснежного периода по данным Якшинской метеостанции составляла 161 день.

Южная часть Гусиного болота верхового типа с грядово-мочажинным комплексом, остальная аапа-болото, т. е. часть болота с олиготрофным режимом питания, часть — мезотрофным.

В грядово-мочажинном комплексе на кочках и грядах растут небольшие (до 4—5 м) сосны (*Pinus silvestris*), в кустарничково-травянистом ярусе характерны *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus microcarpus*, *Ledum palustre*, в моховом ярусе на грядах и кочках *Sphagnum fuscum*, в мочажинах *S. dusenii* и *S. jensenii*.

В аапа-части в кустарничково-травянистом ярусе преобладают осоки, главным образом *Carex limosa*, обильно встречаются также и *Scheuchzeria palustris*, в моховом ярусе на грядах *Sphagnum papillosum*, в межгрядовых частях *S. dusenii* и *S. jensenii*. Для сравнения изучались линейный и весовой приросты сфагновых мхов на другом болоте (Большое болото) недалеко от Гусиного. В центральной части этого болота расположены неполно выраженный грядово-мочажинный комплекс с *Sphagnum fuscum* на кочках и *S. dusenii* в мочажинах. На кочках растут маленькие (до 6 м) сосны (*Pinus silvestris*).

МЕТОДИКА

Описания растительного покрова выполнялись по маршрутному методу (Masing, Trass, 1955) на площадке 1 дм^2 через каждые 8 шагов, т. е. примерно через 5,5 м. Выполнялось 5 маршрутов, так что все болото было охвачено. При описаниях главное внимание обращалось на сфагновые мхи. При каждом описании нашли покрытие каждого вида сфагнума с точностью 10%. Жизненность определялась по четырехбалльной шкале (дегенерированный, нормальный, жизнеспособный и расширяющийся). Определялось так-

же местонахождение вида (на кочке или в мочажине), измерялись высота кочки или уровень грунтовых вод (в мочажинах), определялся видовой состав цветковых растений.

Линейный прирост сфагновых мхов находили по четырем методам: по колышкам, по перевязке, по сетке и по росянке.

Метод колышков по Климо (Слюто, 1970). Были изготовлены колышки из стальной или алюминиевой проволоки диаметром соответственно 1 и 2 мм. Наиболее пригодными оказались стальные, заранее окрашенные колышки. Проволоки были согнуты в форме рукоятки, так что длина горизонтальной части составляла 1 см, вертикальных частей — 10 см. Колышки были вложены в дернину так, что горизонтальная односантиметровая часть была на уровне верхушек сфагнума. Пользоваться колышками удобно, они не передвигаются с приростом сфагнума, но передвигаются с колебанием поверхности болота. Колышки были поставлены рядами длиной не более 50 м. На Гусином болоте — восемь рядов: три на грядово-мочажинном комплексе, три на аапа-болоте и два на границе болота (первый по северной, второй по южной границе). На дополнительном объекте был поставлен лишь один ряд колышков. Прирост изучался в течение полутора месяцев. Это очень простой и легко применяемый метод, но пользоваться им можно лишь для изучения плотно и вертикально растущих видов. Р. С. Климо рекомендует изучать методом колышков прирост не меньше 2 см, но практически можно пользоваться им при меньшем приросте сфагнума.

Метод перевязок. Перевязки были сделаны под руководством М. С. Боч в августе 1971 г. Приросты измерялись в середине августа 1972 г. Перевязывали от 50 до 100 растений в каждом из десяти мест на Гусином болоте (на грядах или в мочажинах). В конце опыта в каждом месте удалось найти примерно 30—60 растений с перевязками. Таким образом, к. л. д. этого трудоемкого метода не очень большой. Кроме того, перевязками нарушалась нормальная сомкнутость, т. е. условия питания. Многие растения с перевязками погибали. При восстановлении покрова развиваются боковые ветви, как обратила внимание Н. Солопевич (1966), и мы не можем измерить действительного прироста. Надо сказать, что в более сырых местонахождениях растущих видов (в озерках, мочажинах, углублениях) отрицательное влияние метода небольшое. Там этот метод пока незаменим, потому что мхи растут в сырых местообитаниях наклонно.

Метод по сетке был предложен М. С. Боч. В литературе о нем пока данных нет.

На дернину сфагнума устанавливалась тонкая капроновая сетка с диаметром око 1 см. Уровень сетки был на высоте верхушек сфагновых мхов. В конце изучаемого периода измерялись части растения, растущие выше сетки. Период изучения 1,5 месяца.

По росянке приросты дернины измерялись в 1970, 1971 и 1972 гг. Найденные величины не соответствуют годичному приросту сфаг-

новых стеблей. В результате замеров получается прирост дернины на астрономический год, а не за вегетационный период, так как из-за давления снежного ковра получаются уменьшенные данные. Кроме того, листья не выходят из розетки с одной и той же высоты. Чтобы уменьшить ошибку, желательно измерить расстояние между первым или последним листьями в каждой из следующих розеток.

На основе результатов метода колышков нашли весовой прирост сфагнома. Для этого отрезали прирост за изучаемый полуторамесячный период. Головки мхов в расчет не принимались (1 см с верхушки). Сперва удаляли их, а после отрезали части растений соответствующей длины. Пробы высушивали при температуре 105° С до абсолютной сухости.

При изучении плотности сфагновых мхов пользовались кругом площадью 13,2 см². Находили плотность в зависимости от вида и местообитания. Данные пересчитывались на 1 дм².

ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

По данным описаний составили диаграммы. В каждый столбец были взяты средние (с ошибкой 10%) десяти следующих описаний по покрытию сфагновых мхов. Над диаграммой отмечали встречаемость цветковых растений, под диаграммой — встречаемость кочек. По созданным диаграммам нашли типы сообществ — ассоциации по В. Лопатину (1956)*. Получилось 10 ассоциаций (табл. 1).

Так же нашли группировки сфагновых мхов. Для этого пользовались только данными по покрытию мхов, т. е. группировки различались по доминированию сфагновых мхов (табл. 2). Группировки назывались по видам. Получились четыре группировки, из которых одна соответствует прыдово-мочажинному комплексу, остальные три — аапа-болотам.

Последний способ (по группировкам) лучше характеризует распространение разных видов мхов на болоте. И как известно, на уровне сообществ торфяные мхи играют главную средообразующую роль (Masing, 1958a). Цветковые растения во внимание не принимались. Кроме того, как показывают Н. Кац и др., на соседних кочках или в мочажинах могут приросты одного и того же вида сфагнома быть различными (Кац, Кириллович, Лебедева, 1936). Это тоже показывает, что прирост сфагнома зависит от других причин, но влияние цветковых растений отсутствует.

* Ассоциация по ленинградским геоботаникам соответствует социации по эстонским геоботаникам, т. е. к одной социации (ассоциации) относятся все растительные сообщества, у которых количество ярусов одинаковое и видовой состав, судя по доминантам, в соответствующих ярусах главным образом одинаковый (Masing, 1958).

Покрытие сфагновых мхов в разных ассоциациях Гусиногo болота, %

Ассоциация	Вид мха			
	<i>Sphagnum dusenii</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. magellanicum</i>	<i>S. papillosum</i>
<i>Sphagnetum magellanicum oxycoccosum</i>	40	10	40	10
<i>S. magellanicum andromedoso-eriphorosum</i>	40	—	30	—
<i>S. fuscum rubosum</i>	30	40	10	10
<i>S. dusenii caricosum limosae</i>	70	—	10	—
<i>S. chamaedaphnosum-scheuchzeriosum</i>	60	—	10	10
<i>S. scheuchzeriosum-caricosum limosae</i>	50	—	—	30
<i>S. dusenii eriphorosum</i>	80	—	—	—
<i>S. dusenii chamaedaphnosum-oxycoccosum</i>	80	—	—	—
<i>S. dusenii oxycoccosum-scheuchzeriosum</i>	60	—	—	—
<i>S. papillosum andromedosum</i>	40	—	—	50

ЛИНЕЙНЫЙ ПРИРОСТ СФАГНОВЫХ МХОВ

Метод колышков по Климо. Большие вариационные коэффициенты показывают большое колебание прироста сфагнума в соседних местах (табл. 3).

Интересно, что у господствующего вида на Гусином болоте *Sphagnum dusenii* прирост на западной части и на грядово-мочажинном комплексе одинаковый. Вероятно трофность не влияет на прирост данного вида. *Sphagnum nemoreum*, растущий на границе болота с *S. fuscum*, показывает с последним одинаковый прирост. На южной границе болота прирост *S. nemoreum*, растущего пятнами в дернине *S. dusenii*, ближе к последнему. Растущий вместе с *Polytichum strictum* *S. nemoreum* имеет больший прирост, чем в чистом сообществе. Данный вид следует росту совида.

Метод по сетке. Несмотря на близкие периоды исследования, определяемые по этому методу приросты меньше, чем по колышкам (табл. 4). Приросты разных видов мало отличаются друг от друга. Можно предполагать, что такая картина получается из-за малого

Таблица 2

Покрытие сфагновых мхов в разных группировках на Гусином болоте, %

Группировка	Вид мха			
	<i>Sphagnum dusenii</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. magellanicum</i>	<i>S. papillosum</i>
<i>Sphagnetum dusenii</i>	70	—	—	10
<i>S. dusenii</i> + <i>S. papillosum</i>	50	—	—	40
<i>S. dusenii</i> + <i>S. fuscum</i>	30	40	10	10
<i>S. dusenii</i> + <i>S. magellanicum</i>	40	10	40	—
В среднем на болоте	50	20	10	10

количества сеток. Видимо, на таких маленьких участках (примерно 20×20 см) прирост мало варьирует. Об этом свидетельствуют величины вариационных коэффициентов, которые меньше, чем при применении остальных методов.

Метод по перевязке. У *Sphagnum dusenii*, растущего на границе болота (южная часть) на нижних частях микрорельефа, прирост более чем в два раза больше, чем во внутренних частях болота (табл. 5). Самый низкий прирост на аапа-части. По колышкам различия в приросте были минимальные (табл. 3).

Вариационные коэффициенты *Sphagnum fuscum* больше остальных видов. Наверно, это связано с тем, что перевязками нарушались нормальные условия питания. Сильнее это влияет на более сухих местообитаниях растущих видов (как у *S. fuscum*). Таким образом, этот метод можно использовать для определения прироста мхов только в сырых местообитаниях.

Таблица 3

Линейный прирост мха по колышкам на Гусином и Большом болотах
в 1972 г., мм

Вид и местообитание	N	x	σ	v, %	M	U=0,05
<i>Sphagnum dusenii</i>						
1. Гусиное						
грядово-мочажинное .	47	6	4,3	71,9	1,2	± 3
аапа	51	6	4,0	66,5	1,0	± 3
граница	5	7	2,4	32,5	1,1	± 3
2. Большое болото . . .	14	6	3,3	53,8	0,9	± 2
<i>S. fuscum</i>						
1. Гусиное						
грядово-мочажинное .	26	6	3,6	65,4	1,0	± 2
аапа	27	10	3,4	34,9	0,7	± 1
2. Большое болото . . .	29	9	4,4	50,0	0,8	± 2
<i>S. magellanicum</i>						
1. Гусиное	4	15	7,8	53,6	3,9	± 12
2. Большое	7	6	2,9	45,7	1,1	± 3
<i>S. nemoreum</i>						
1. Гусиное						
южная	15	8	3,7	48,7	1,0	± 2
северная граница . .	24	10	4,4	42,1	0,9	± 2
2. Заболоченное место . .	24	4	1,5	40,3	0,3	± 1
<i>S. nemoreum</i> + <i>Polytrichum</i> <i>strictum</i>						
Заболоченное место . .	12	7	3,4	49,5	1,0	± 2
<i>S. papillosum</i>						
1. Гусиное						
грядово-мочажинное .	26	11	6,0	55,9	1,9	± 4
аапа	67	5	3,6	60,1	0,7	± 1

Примечание. Здесь и далее N — количество опытов, x — средний арифметический, σ — стандартное отклонение, V — вариационный коэффициент (в процентах), M — ошибка стандартного отклонения, U=0,05 отклонения от арифметических средних.

Линейный прирост мха по сетке на Гусином болоте в 1972 г., мм

Вид и местообитание	N	x	σ	v, %	M	U=0,05
<i>Sphagnum dusenii</i>						
грядово-мочажинное .	21	3	1,1	37,8	0,1	± 5
аапа	36	5	1,7	37,3	0,4	± 1
граница	25	4	1,5	34,7	0,3	± 1
<i>S. magellanicum</i>						
грядово-мочажинное .	25	5	1,3	27,2	0,4	± 1
граница	13	4	1,1	31,8	0,3	± 1
<i>S. papillosum</i>						
аапа	31	4	1,7	43,6	0,4	± 1

Метод по росянке. На Гусином болоте нашли прирост по *Drosera anglica* и по *D. rotundifolia* (табл. 6). Видно, что у *Sphagnum dusenii* прирост в 1971 г. больше, чем в 1970 г. Как у *S. dusenii*, так и у *S. papillosum* прирост в грядово-мочажинном комплексе больше, чем на аапа-части. Но у *S. papillosum* прирост на грядово-мочажинном комплексе меньше, чем у *S. dusenii* (по колышкам это было наоборот).

Годичный линейный прирост сфагновых мхов. Сравнение данных, полученных по разным методам, из-за разных периодов изучения невозможно (табл. 7), они не показывают также годичного прироста.

Надо найти период, при котором данные были бы сравнимыми. В этом случае мы взяли один месяц (30 дней), что позволило выявить наиболее точный метод и установить, какой метод можно рекомендовать для использования.

Таблица 5

Линейный прирост мха по перевязке на Гусином болоте в 1972 г., мм

Вид и местообитание	N	x	σ	v, %	M	U=0,05
<i>Sphagnum apiculatum</i>						
аапа	32	13	7,1	55,9	1,3	± 3
<i>S. dusenii</i>						
грядово-мочажинное .	72	30	10,4	34,7	1,9	± 4
аапа	41	16	7,9	50,2	1,2	± 3
граница	69	59	28,9	50,4	3,6	± 7
<i>S. fuscum</i>						
грядово-мочажинное .	79	15	10,7	71,4	1,7	± 12
<i>S. nemoreum</i>						
граница	52	24	10,2	42,7	1,4	± 3
<i>S. papillosum</i>						
грядово-мочажинное .	74	17	9,2	55,1	1,1	± 2
аапа	39	24	8,5	35,0	1,4	± 3

Линейный прирост мха по росянке на Гусином болоте в 1970 и 1971 гг., мм

Вид и местобитание	N	$\bar{x}$	$\bar{z}$	v, %	M	U=0,05
<i>Sphagnum dusenii</i>	51	22	8,2	36,7	1,6	± 3
грядово-мочажинное	62	19	7,3	38,2	1,3	± 3
авна	96	19	8,1	42,5	1,4	± 3
	95	18	7,3	40,1	1,3	± 3
<i>S. fuscum</i>	66	9	4,4	47,7	0,8	± 2
грядово-мочажинное	66	10	4,9	50,5	0,9	± 2
<i>S. papillosum</i>	79	18	5,4	30,2	1,1	± 2
грядово-мочажинное	84	18	5,2	28,7	1,0	± 2
авна	109	16	6,1	35,8	1,0	± 2
	104	15	4,8	33,6	0,8	± 2

Примечание. Над дробной линией результаты 1970 г., а под линией 1971 г.

Далее вычислялся линейный прирост вегетационного, точнее бесснежного периода, что и является годичным приростом*.

Данные, полученные по колышкам и по росянке, изменяются параллельно (табл. 7). Перевязки и сетки дают очень варьирующие и, можно сказать, случайные результаты.

В итоге самые правдоподобные данные получаются по колышкам. Метод по росянке можно назвать естественным методом. По этому методу получаются объективные и в природе существующие разницы прироста разных видов сфагнома. Но величины прироста уменьшенные. Определение по колышкам дает почти такую же разницу прироста, но результаты получаются более точные. Ввиду того, что влияние снежного ковра не одинаковое для всех видов сфагнома, то и совпадение между двумя методами не может быть абсолютным.

ЗАВИСИМОСТЬ ЛИНЕЙНОГО ПРИРОСТА СФАГНОВЫХ МХОВ ОТ УРОВНЯ ГРУНТОВЫХ ВОД И ВЫСОТЫ КОЧКИ

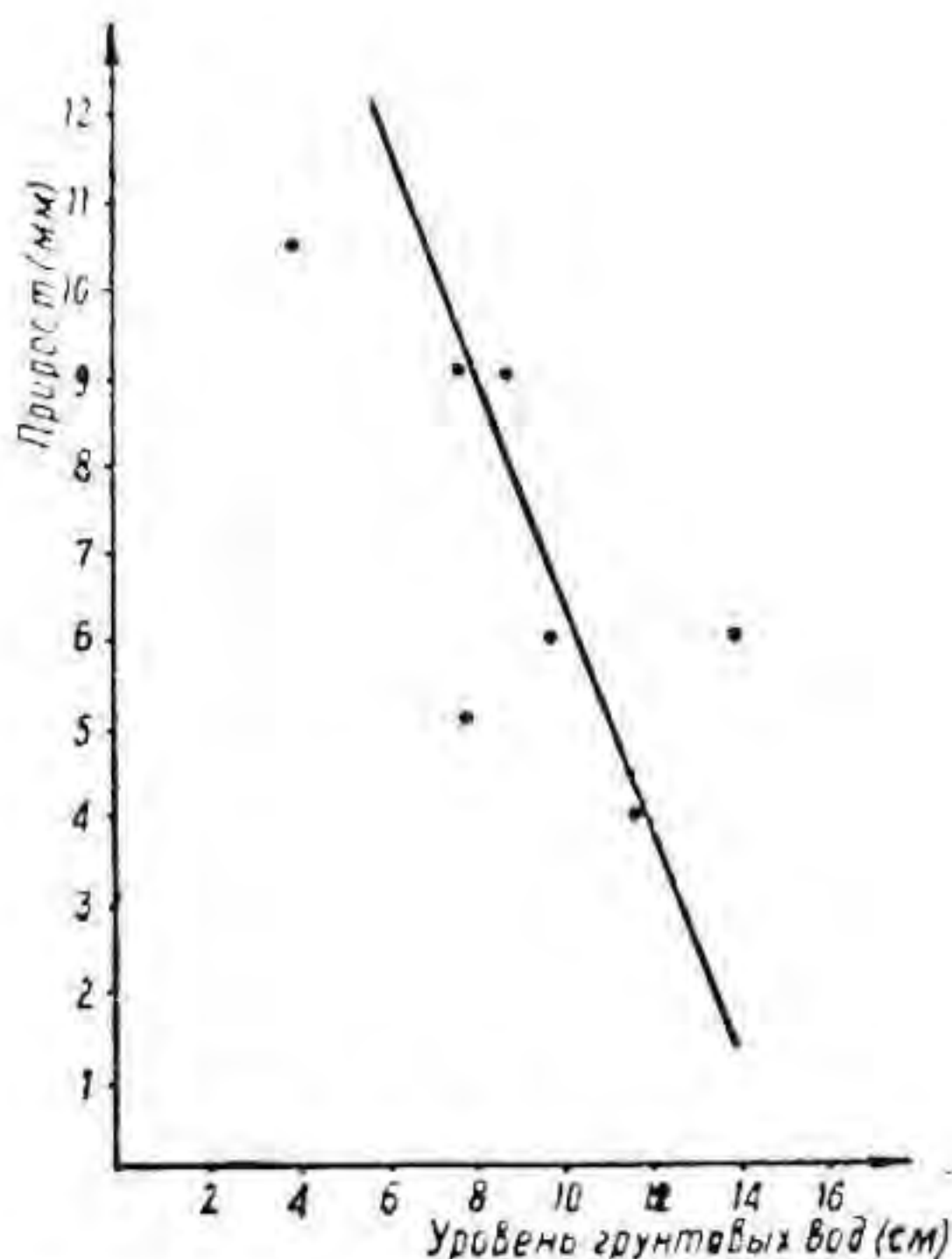
Для *Sphagnum dusenii* нашли зависимость линейного прироста от уровня грунтовых вод и для *S. fuscum* — от высоты кочки. Чем выше уровень грунтовых вод, тем больше прирост *S. dusenii* (рис. 2). В связи с повышением высоты кочки прирост *S. fuscum* уменьшается (рис. 3). К такому же результату пришли Н. Кац и др. (1936). Эти авторы показали, что максимальный прирост у *S. fuscum*

* Считается, что рост сфагнома начинается сразу после таяния снега.

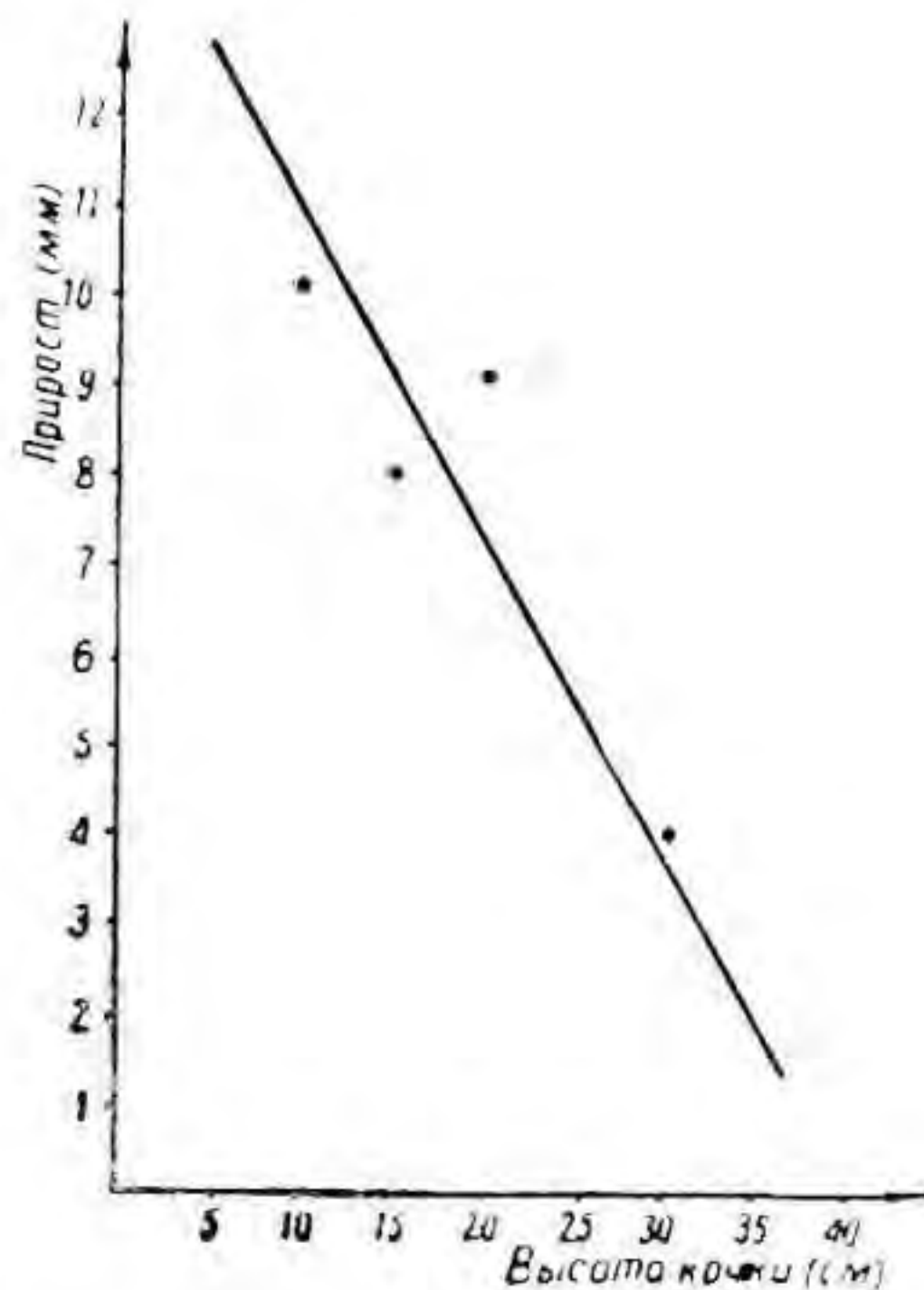
Таблица 7

Линейный прирост мха за изучаемые периоды на некоторых болотах заповедника в 1972 г., мм

Метод	Sphagnum dusenii				S. fuscum				S. magellanicum				S. nemoreum				S. papillosum		
	Гусиное		Большое		Гусиное		Большое		Гусиное		Большое		Гусиное		Заболоченное место		Гусиное		
	грядово-чажинное	граница	грядово-чажинное	граница	грядово-чажинное	граница	грядово-чажинное	граница	грядово-чажинное	граница	грядово-чажинное	граница	грядово-чажинное	граница	грядово-чажинное	граница	грядово-чажинное	граница	
Колышки	.	.	.	.	6	6	7	6	6	10	9	15	5	6	8	10	4	11	5
Сетки	.	.	.	.	3	5	4												4
Перевязки	.	.	.	.	30	16	59		15					24				17	24
Росзянка	.	.	.	.	21	20			13									20	18
Линейный прирост за весь период наблюдения																			
Колышки	.	.	.	.	4,6	4,6	5,4	4,6	4,6	7,7	6,9	11,5	3,9	4,6	6,2	7,7	3,1	8,5	3,9
Сетки	.	.	.	.	2,3	3,9	3,1												3,1
Перевязки	.	.	.	.	5,0	2,7	9,8		2,5					4,0				2,8	4,0
Росзянка	.	.	.	.	3,8	3,6			2,4									3,6	3,3
Месячный линейный прирост																			
Колышки	.	.	.	.	25	25	30		25	42	38	63	21	25	39	42	20	54	25
Сетки	.	.	.	.	13	21	20												17
Перевязки	.	.	.	.	28	15	54		14					22				15	22
Росзянка	.	.	.	.	21	20			13									20	18
Годичный линейный прирост																			



Р и с. 2. Зависимость линейного прироста от уровня грунтовых вод у *Sphagnum dusenii*



Р и с. 3. Зависимость линейного прироста от высоты кочки у *Sphagnum fuscum*.

на кочках высотой 30—40 см, а затем начинается падение прироста. Последнее связывали они с уменьшением водоподнимающей способности и ее прекращением на высоте примерно 40—50 см. В данном случае максимума прироста на высоте 30—40 см не получили, а зависимость прослеживалась прямая.

ВЕСОВОЙ ПРИРОСТ СФАГНОВЫХ МХОВ

Сомкнутость торфяных мхов. При изучении весового прироста сфагнума надо изучать сомкнутость последнего. Известно, что весовой прирост зависит от числа сфагновых стеблей на единицу площади, т. е. от плотности дернины (Юрьев, 1927; Смоляницкий, 1971).

У видов, растущих на низких частях микрорельефа, плотность меньше, чем на высоких (табл. 8).

Вариационные коэффициенты большие. Это показывает, что мхи реагируют на незначительные изменения условий местообитания, главным образом, на изменения влажности. Найдено, что с понижением уровня грунтовых вод увеличивается число особей на единицу площади (Смоляницкий, 1971).

Весовой прирост. В таблице 9 приведены данные об абсолютно сухом весе сфагнума.

Сомкнутость торфяных мхов соответственно виду и местообитанию
на Гусином болоте, особ/дм²

Вид и местообитание	N	x	z	v, %	M	U=0,05
<i>Sphagnum dusenii</i>						
Гусиное						
грядово-мочажинное .	49	243	97,1	40,0	18,9	±28
аапа	50	245	95,1	38,9	13,4	±27
Большое	50	333	111,8	33,6	15,8	±32
<i>S. fuscum</i>						
Гусиное						
грядово-мочажинное .	45	821	230,3	28,1	34,3	±69
граница	29	592	156,0	26,4	28,0	±59
<i>S. magellanicum</i>						
Большое	49	716	207,1	28,9	29,6	±60
<i>S. magellanicum</i>						
Гусиное						
грядово-мочажинное .	40	205	55,9	27,2	8,8	±18
<i>S. nemoreum</i>						
Гусиное						
граница	30	293	62,7	21,4	11,4	±23
Заболоченное место . . .	49	379	89,0	23,5	12,7	±26
<i>S. papillosum</i>						
Гусиное						
грядово-мочажинное .	50	210	63,6	30,3	9,0	±18
аапа	46	199	52,2	26,3	7,7	±16

У сфагнома (независимо от вида и местообитания) вес отрезка находится в прямой зависимости от длины его (рис. 4)*.

Нашли вес односантиметрового отрезка на 1 дм² и вес единичной части стебля сфагнома (табл. 10). Если линейный прирост не зависит от плотности дернины сфагнома, то вес единичной части стебля, а также вес односантиметрового отрезка (на 1 дм²) зависят от плотности дернины (рис. 5 и 6). Видно, что вес единичной части стебля сфагнома уменьшается с увеличением плотности дернины.

Зная, что весовой прирост

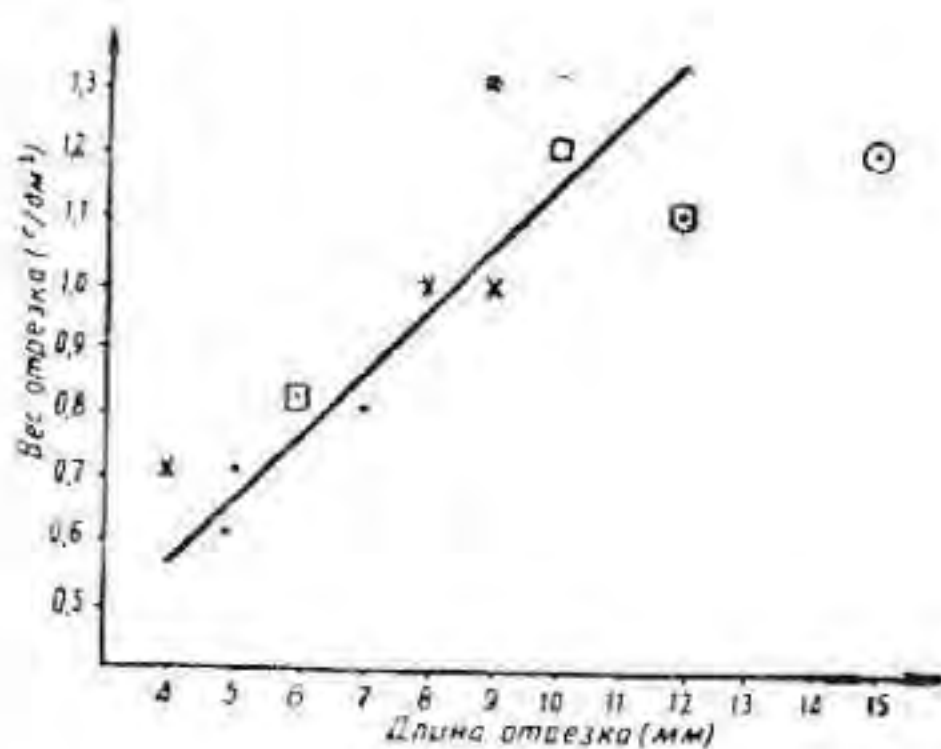


Рис. 4. Зависимость весового прироста сфагновых мхов от линейного прироста.

Условные обозначения на рис. 4, 5, 6:
 . — *Sphagnum dusenii*; x — *S. fuscum*;
 ⊙ — *S. magellanicum*; □ — *S. nemoreum*; □ — *S. papillosum*

* Линейный прирост (в данном случае) не зависит (или зависимость очень маленькая) от плотности дернины сфагнома.

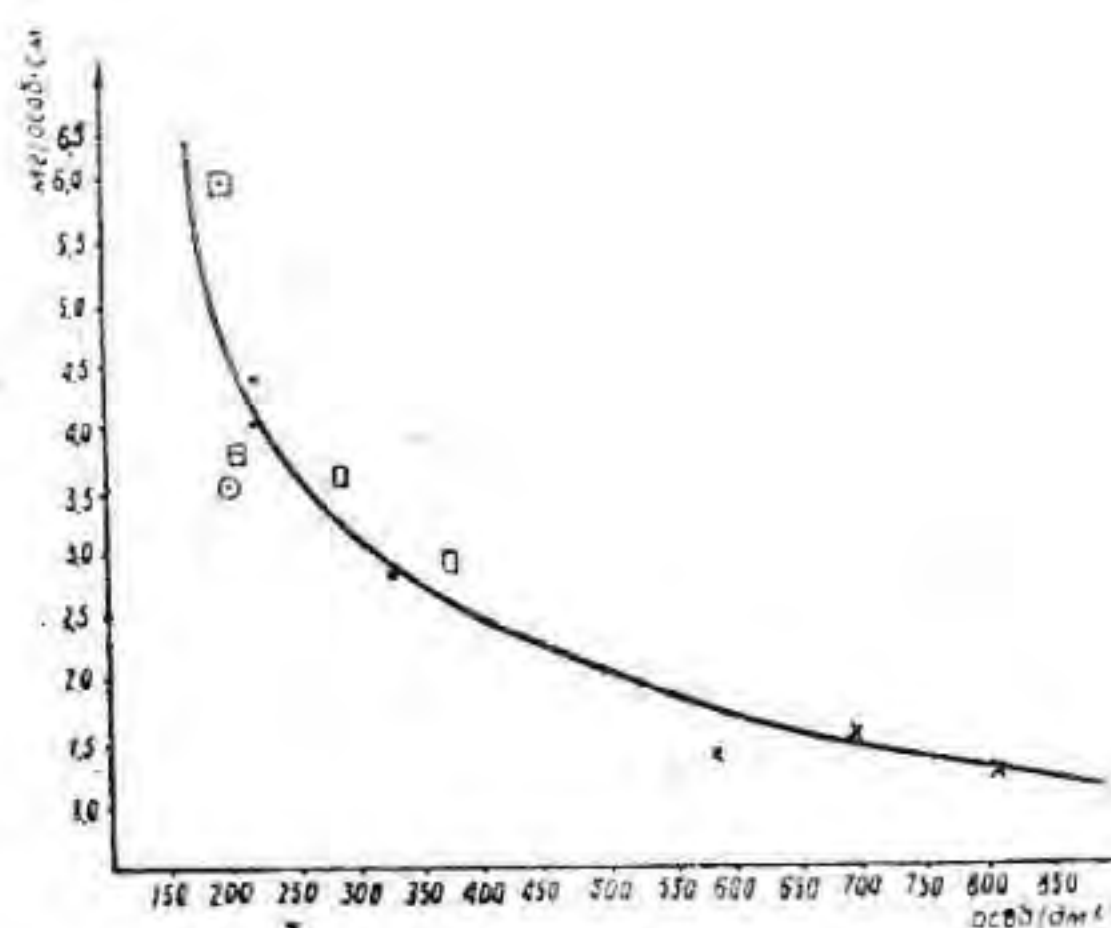


Рис. 5. Зависимость веса единичной части стебля сфагнома от плотности дернины.

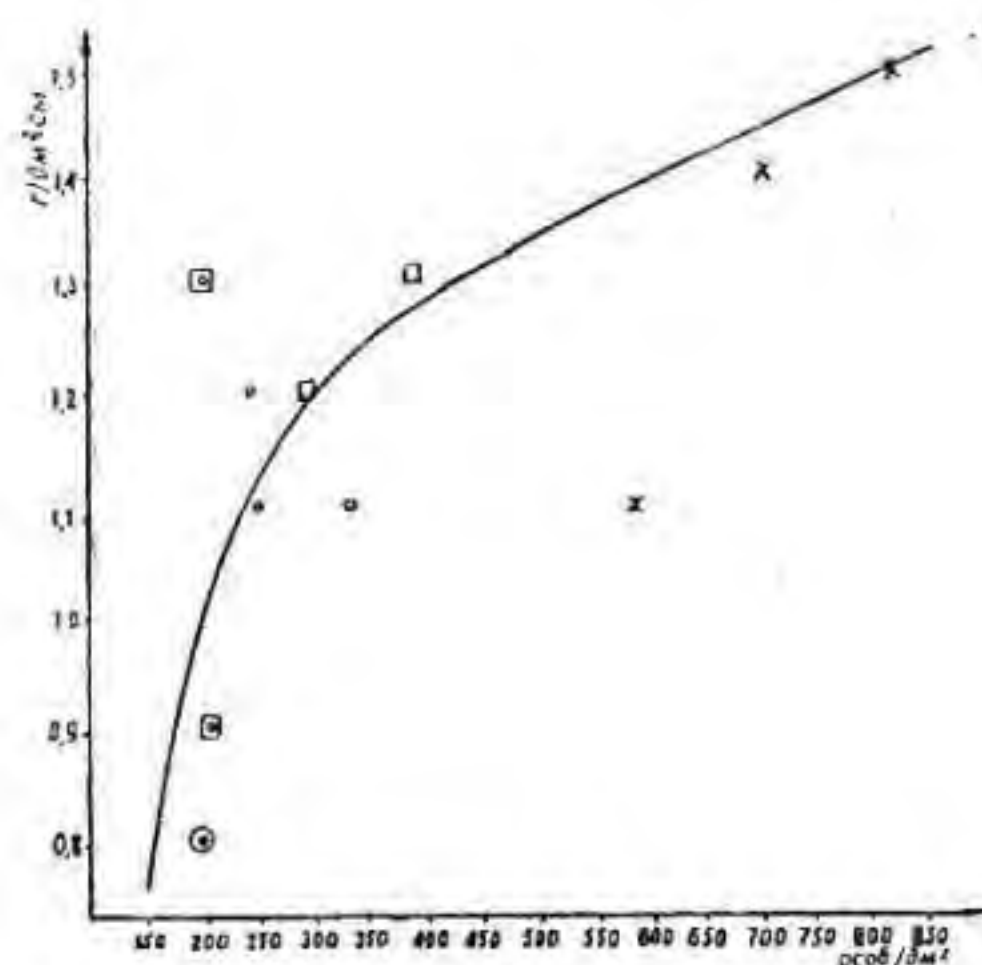


Рис. 6. Зависимость веса односантиметрового отрезка (на 1 дм²) сфагнома от плотности дернины

прямо зависит от линейного прироста, определили годичный весовой прирост сфагнома (табл. 10).

У мхов, растущих на границе с болотом, весовой прирост больше, чем у видов сфагнома, растущих во внешних его частях. В дан-

Таблица 9

Абсолютно сухой вес сфагнома в зависимости от вида, местообитания и длины отрезка стебля на Гусином и Большом болотах, г/дм²

Вид и местообитание	Длина отрезка, мм	N	x	s	v, %	M	U=0,05
<i>Sphagnum dusenii</i>							
Гусиное							
грядово-мочажинное .	5	20	0,7	0,22	31,5	0,05	±0,1
аапа	5	14	0,6	0,11	19,5	0,03	±0,1
Большое	7	15	0,8	0,16	19,9	0,04	±0,1
<i>S. fuscum</i>							
Гусиное							
грядово-мочажинное .	4	20	0,7	0,22	32,5	0,05	±0,1
граница	9	10	1,0	0,25	24,4	0,08	±0,2
Большое	9	15	1,3	0,39	29,6	0,10	±0,2
<i>S. magellanicum</i>							
Гусиное							
грядово-мочажинное .	15	15	1,2	0,31	24,5	0,08	±0,2
<i>S. nemoreum</i>							
Гусиное							
граница	10	15	1,2	0,36	31,0	0,09	±0,2
<i>S. papillosum</i>							
Гусиное							
грядово-мочажинное .	12	20	1,1	0,19	17,1	0,04	±0,1
аапа	6	15	0,8	0,16	19,9	0,04	±0,1

Вес односантиметрового отрезка стебля, вес единичной части растения и весовой прирост на Гусином и Большом болотах в 1972 г.

Вид	Линейный прирост, мм	Вес 1 см стебля, г/дм ² ·см	Вес единич. части, мг/особ. см	Плотность мха, особ/дм ²	Вес прироста за год, г/дм ²
<i>Sphagnum dusenii</i>					
Гусиное					
грядово-мочажинное .	25	1,2	4,9	243	3,0
аапа	25	1,1	4,5	245	2,8
Большое	25	1,1	3,3	333	2,8
<i>S. fuscum</i>					
Гусиное					
грядово-мочажинное .	25	1,5	1,8	821	3,8
граница	42	1,1	1,9	592	4,6
Большое	38	1,4	2,0	716	5,3
<i>S. magellanicum</i>					
Гусиное					
грядово-мочажинное .	63	0,8	3,9	205	5,0
<i>S. nemoreum</i>					
Гусиное					
граница	42	1,2	4,1	293	5,0
Заболоченное место . . .	20	1,3	3,4	379	2,6
<i>S. papillosum</i>					
Гусиное					
грядово-мочажинное .	54	0,9	4,3	210	4,9
аапа	25	1,3	6,5	199	3,3

ном месте на окраине болота расположен ельник березово-черничный. Для такого типа леса прирост фитомассы (в Коми АССР) 64 ц/га в год, из которого на зеленую ассимилирующую часть приходится 55% (Забоева, Русанова, Слобода, 1973). Средний весовой прирост сфагновых мхов на границе болота примерно 5,0—5,3 г/дм² в год, т. е. больше, чем у леса. Это значит, что у болотного растительного покрова имеются преимущества при наступлении на суходольные лесные сообщества.

ПРОДУКТИВНОСТЬ МОХОВОГО ЯРУСА В РАЗНЫХ БОЛОТНЫХ АССОЦИАЦИЯХ, В ГРУППИРОВКАХ И НА ГУСИНОМ БОЛОТЕ В ЦЕЛОМ

На Гусином болоте в зависимости от ассоциаций продуктивность мохового яруса колеблется в пределах 1,7—3,8 г/дм² в год (табл. 11). В ассоциации, характерной для грядово-мочажинного комплекса, продуктивность мохового яруса больше, чем в ассоциации, характерной на аапа-болоте. В тех ассоциациях, где видов

Продуктивность мохового яруса в разных ассоциациях на Гусином болоте
в 1972 г.

Ассоциация	Вид мха				Годовая про- дуктивность, г/дм ²
	Sphag- num du- senii	S. fus- cum	S. ma- gellani- cum	S. pa- pillo- sum	
Sphagnetum dusenii eriophorosum	2,2	—	—	—	2,2
S. dusenii chamaedaphnoso-scheuchzeriosum	1,7	—	0,5	0,3	2,5
S. caricosum limosae	2,0	—	0,5	—	2,5
S. dusenii chamaedaphnoso — oxycoccosum	2,2	—	—	—	2,2
S. dusenii oxycoccoso-scheuchzeriosum . .	1,7	—	—	—	1,7
S. dusenii scheuchzerioso-caricosum limosae	1,9	—	—	1,0	2,9
S. fuscum rubosum	0,9	1,5	0,5	0,5	3,4
S. magellanicum andromedoso-eriophorosum .	1,0	—	1,5	—	2,6
S. magellanicum oxycoccosum	1,1	0,4	2,0	0,3	3,8
S. papillosum andromedosum	1,1	—	—	1,7	2,8

сфагнома больше, продуктивность выше. Такая же картина в группировках сфагновых мхов (табл. 12).

Продуктивность мохового яруса всего болота по группировкам — 3,3 г/дм² в год.

Основной целью наших исследований было выяснение пригодности маршрутного метода для изучения продуктивности мохового яруса на болотах. Пользуясь таким упрощенным вариантом маршрутного метода, можно определить области, где господствуют разные виды торфяных мхов, найти их продуктивность и продуктивность сфагнового яруса в целом.

Таблица 12

Продуктивность мохового яруса в разных группировках на Гусином болоте
в 1972 г.

Группировка	Вид мха				Годовая про- дуктив- ность, г/дм ²
	Sphag- num du- senii	S. fus- cum	S. ma- gellani- cum	S. pa- pillo- sum	
Sphagnum dusenii	2,0	—	—	0,3	2,3
S. dusenii + S. fuscum	0,9	1,5	0,5	0,3	3,4
S. dusenii + S. magellanicum	1,1	0,4	2,0	—	3,5
S. dusenii + S. papillosum	1,4	—	—	1,3	2,7
В среднем на болоте	1,5	0,8	0,5	0,5	3,3

Сравнительные данные о годовой продуктивности сфагновых мхов, г/м²

Местонахождение	Вид мха			
	<i>Sphagnum dusenii</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. rubellum</i>
Карелия (Солоневич, 1963)	—	—	222	—
Коми (М. Илометс, 1971, 1972)	280—300	380—530	330—490	—
Новгородская обл. (Кудряшев, 1929)	320	150—320	—	—
Эстония (Masing, 1951)	—	164—315	—	—
М. Илометс, 1972)	—	230	—	240—280
Англия (Clymo, 1970)	—	—	190—820	130—680
(Forrest, 1971)	—	—	300	90

СРАВНЕНИЕ ДАННЫХ С ДРУГИМИ АНАЛОГИЧНЫМИ ИССЛЕДОВАНИЯМИ

Н. Кац и др. (1936) нашли, что в мочажинах продуктивность мхов больше, чем на кочках — соответственно 591—659 и 250—281 г/м² в год. Р. Климо нашел, что самая большая продуктивность у видов, растущих на грядах и кочках, а самая маленькая в мочажинах (Clymo, 1970). На Гусином болоте на грядово-мочажинном комплексе получились такие же результаты — в мочажинах (*Sphagnum dusenii*) 300 и на кочках (*S. fuscum*) 380 г/м² в год *.

Д. Бегак (1927) получил величину продуктивности олиготрофных болот 144 г/м² в год, Н. Базилевич (1967) 270 г/м² в год. На Гусином болоте получили 340 г/м² в год **. В некоторых ассоциациях болота переходного типа продуктивность 222—273 г/м² в год (Солоневич, 1963), в других ассоциациях 75—97 г/м² в год (Пьявченко, 1967). В данной работе на аала-болоте 170—380 г/м² в год. В Англии 44,8 г/м² в год (покрытия сфагнума 15,3% (Forrest, 1971) и 300 и 400 г/м² в год (Clymo, 1970), в США (Южно-Восточная Манитоба) 710—780 г/м² в год (Reader and Stewart, 1972).

В более южных географических районах продуктивность сфагновых мхов выше, только у *Sphagnum fuscum* прирост в более северных местах больше (табл. 13). Может быть, это связано с тем, что у данного вида экологическая амплитуда шире, т. е. он менее теплолюбивый. По условиям влажности более северные места для роста сфагнума благоприятнее и здесь он дает больший прирост.

* В 1972 г. автором изучались продуктивности одного верхового болота в Эстонской ССР (болото Мяникярве, в большой системе Эндла). Точно установлено, что у *S. fuscum* (на кочках) продуктивность больше, чем у *S. balticum* (в мочажинах), и соответствует 230 и 410 г/м² в год.

** На болоте Мяникярве 200 г/м² в год.

ВЫВОДЫ

1. Для изучения прироста сфагнома использовались четыре метода, из которых наилучшим оказался метод колышков по Климо. Для наклонно растущих видов рекомендуется лучше пользоваться методом по перевязкам.

2. Чтобы получить более достоверные данные по перевязкам, необходимо перевязки делать в разных частях изучаемого болота.

3. Линейный прирост *Sphagnum pettoeum* зависит от совида.

4. У *S. dusenii* линейный прирост с повышением уровня грунтовых вод увеличивается. Прирост *S. fuscum* с повышением высоты кочек уменьшается.

5. У видов, растущих на высоких частях микрорельефа, сомкнутость дернины сфагнома больше, чем на низких частях.

6. Вес единичной части растения (независимо от вида) в пределах 1,8—6,5 мг. С повышением плотности дернины сфагнома вес уменьшается.

7. Линейный прирост находится в прямой зависимости от весового прироста.

8. На границе болота прирост сфагновых мхов больше, чем во внешних частях болота.

9. На Гусином болоте в зависимости от ассоциации, продуктивность мохового яруса колеблется в пределах 1,7—3,8 г/дм² в год.

10. В тех ассоциациях, где видов сфагнома больше, их продуктивность выше.

11. Средняя продуктивность болота (мохового яруса) 3,3 г/дм² в год.

12. Пользуясь упрощенным вариантом маршрутного метода (находились только покрытия видов сфагнома), можно отметить области, где господствуют разные виды торфяных мхов, и найти их продуктивность и продуктивность сфагнового яруса в целом.

13. В более южных географических районах продуктивность сфагнового мха больше, только у *S. fuscum* продуктивность выше в более северных районах.

ЛИТЕРАТУРА

- Базилевич Н. И. Продуктивность и биологический круговорот в моховых болотах Южного Васюганья. «Растит. ресур.», 1967, 4, 4, с. 567—588.
- Бегак Д. К вопросу о приросте верховых мхов.— Торфяное дело, 1926, 9.
- Бегак Д. О приросте торфяников.— Торфяное дело, 1927, 11—12, с. 300—306.
- Властова Н. Растительный покров переходного болота Орехово-Зуевского района и некоторые технические свойства залежи.— Тр. Всесоюзн. ин-та торфа, 1933, 3, с. 28—61.
- Гребенщикова А. Экологические факторы и рост торфяных мхов.— Тр. Всесоюзн. ин-та торфа, 1933, 3.
- Забоева И. В., Русанова Г. В., Слобода А. В. Биопродуктивность ельников-зеленомошников в средней и северной частях Коми АССР. «Растит. ресур.», 1973, 9, 1, с. 100—106.

- Заповедник на Печоре. Сыктывкар, 1963.
- Какс А. Болота окрестности озера Дулова.— Матер. по изуч. вост. болотного района Псковской губ., Псков, 1914, 3.
- Кац Н., Кириллович М., Лебедева Н. Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа.— Землеведение, 1936, 38, 1, с. 1—33.
- Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников.— В сб.: Полевая геоботаника, 2, 1960.
- Кудряшев В. В. Торфяник, как растущее тело. Вестник торфяного дела, 1929, 2, с. 22—35.
- Лопатин В. Д. Растительные ассоциации и фации болота «Чистый мох».— Уч. записки ЛГУ, сер. геогр. наук, 1956, 213, 11.
- Пьявченко Н. И. О продуктивности болот Западной Сибири. «Растит. ресур.», 1967, 4, 4, с. 523—533.
- Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов в СССР. Л., 1968.
- Смоляницкий Л. Я. Исследование некоторых особенностей водного обмена сфагнума в связи с малой реакцией верховых болот на осушение. Лес. ж., 1971, 4, с. 129—131.
- Солоневич Н. Г. Структура и продуктивность некоторых болотных растительных сообществ.— Тр. Бот. ин-та им. Комарова, 1963, сер. 3, 5.
- Солоневич Н. Г. К биологии сфагновых мхов.— Бот. ж., 1966, 51, 9, с. 1297—1302.
- Сукачев В. Н. Материалы к изучению болот и торфяников озерной области.— Тр. преснов. биол. ст. СПб. о-ва ест., 1906, 11.
- Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие и свойства. Л., 1926.
- Шадрина Н. И. Продуктивность наземной биомассы болотных мхов Тавдинского Зауралья. Лесоведение, 1968, 4.
- Шульга В. С. и Короткина М. Я. О приросте сфагнового покрова. Торф., 1930, 4—5, с. 94—105.
- Юрьев М. М. К вопросу о взаимоотношениях между приростом сфагнового ковра и сосны в различных формациях моховых болот.— Тр. студ. кружка физ.-матем. фак-та, СПб. ун-та, 1911, 3.
- Юрьев М. М. О росте сфагновых болот.— Изв. научно-мелиор. ин-та, 1925, 10, с. 193—241.
- Юрьев М. М. О росте сфагновых болот (продолжение).— Изв. научно-мелиор. ин-та, 1926, 13, с. 57—87.
- Юрьев М. М. О росте сфагновых болот (окончание).— Изв. научно-мелиор. ин-та, 1927, 16, с. 223—252.
- Borrgreve B. Über die Messung des Wachstums von Hochmooren. Mitt. ver. z. Förder. Moorkult, 1889.
- Clymo R. S. The Growth of Sphagnum: Methods of Measurement. J. Ecol. 58, 1, 1970.
- Clymo R. S., Reddaway E. J. A Tentative Dry Matter Balance Sheet for the Wet Blanket Bog on Burnt Hill Moor House NNR. Aspects of the Ecology of the Northern Pennines. Occasional Paper, No 3, Moor House, 1972.
- Forrest, G. J. STRUCTURE and production of North Pennine Blanket Bog Vegetation. J. Ecol. 59, 2, 1971.
- Masing V. Rabataimkatte klassifitseerimise printsiibid ja ühikud. Botaanika alased tööd, vihik 64. Tartu, 1958.
- Masing V. Ida-Eesti rabade taimekooslused ja nende dünaamika. Kandidaadidiss. Tartu, 1958.
- Masing V., Trass H. Juhend soode geobotaaniliseks uurimiseks. Abiks Loodusevaatleja!e, N 23, Tartu, 1955.
- Reader R. J., Stewart J. M. The relationship between net primary production and accumulation for a peatland in Southeastern Manitoba. Ecol. 53, 6, 1972.
- Streeter D. T. Bryophyte ecology. Sci. Progr. 58, 211, 1970.
- Valk U. Turbasammalde moju turba teisenemisele ja puude kasvule rabas. Metsanduslikud uurimused, IV. Tallinn, 1965.

СВЯЗЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ХИМИЗМОМ ВОД НА НЕКОТОРЫХ БОЛОТАХ ЗАПОВЕДНИКА

Вопрос о связи растительного покрова болот с условиями питания представляет большой научный интерес. Выявление достоверных связей между растительностью, с одной стороны, и химизмом торфа и болотных вод — с другой, даст возможность использовать их как индикатор потенциальных возможностей торфяного субстрата. Условия водно-минерального питания играют огромную роль в формировании торфяной почвы: химический состав вод определяет видовой состав растений-торфообразователей, скорость и качественные различия процессов минерализации и гумификации. К настоящему времени химический состав торфов изучен достаточно хорошо, но этого нельзя сказать о болотных водах, хотя их роль в формировании торфяных почв общепризнанна, а именно: воды служат в первую очередь источником питания болотных растений и тем самым определяют в какой-то мере состав и структуру болотных растительных сообществ.

Наиболее обстоятельные исследования по химизму болотных вод выполнены А. В. Пичугиным (1947, 1958), П. П. Воронковым (1949, 1951, 1963), С. Н. Тюремновым и И. Ф. Ларгиным (1966), А. Ф. Цыганенко (1962). В этих работах показано, что:

1. Свойства и химический состав торфяных почв и болотных вод зависят от их географического и геоморфологического положения. Минерализация вод верховых торфяных почв увеличивается от 4—14 мг/л в Ленинградской области, до 26—44 мг/л в Калининской и Московской областях, что связано с увеличением минерализации атмосферных вод с севера на юг с 10—15 мг/л до 25 мг/л (Тюремнов и Ларгин, 1966; Дроздова и др., 1964). В. Лётшерт и Т. Гиз (Lötschert W., Gies T., 1973) показали, что в олиготрофной части одного из болот юго-запада Германии (ФРГ) по pH, Ca, Mg и т. д. отличаются воды лишь самых окраек болота, на переходных и верховых участках под различными сообществами их колебание незначительно.

2. Содержание кальция, магния, железа и бикарбонатов увеличивается от верховых торфов к низинным (Пичугин, 1947, 1958). Воды верховой торфяной почвы содержат небольшое количество минеральных соединений — 4,7 мг/л (Воронков, 1949, 1951, 1963). Воды низинной торфяной почвы отличаются от вод верховой торфяной почвы повышенной степенью минерализации, в составе катионов преобладает Ca^{2+} , в составе анионов — HCO_3^- , в этих водах содержится большое количество Mg^{2+} и SO_4^{2-} (Ефимова, 1972). Ионы Ca^{2+} и HCO_3^- являются достаточно надежным критерием для определения типа водно-минерального питания торфяных месторождений, так как количество их увеличивается от верхового типа к низинному (Мокроусова, 1972).

3. Химический состав болотных вод может изменяться в пределах одного болота. Так, концентрация вод в верховом торфянике может увеличиваться от центра торфяника к окрайкам, вследствие увеличения интенсивности процессов разложения. На низинном болоте состав вод может меняться от минерального берега к центру болота в связи с различным геологическим окружением и разной степенью проточности (Тюремнов и Ларгин, 1966; Кудряшев, 1929). Наиболее богатыми N и P на верховых болотах торфа под кустарничковыми и травяными сообществами. В живых частях сфагнового очеса отмечается наибольшее количество питательных элементов, с глубиной их количество убывает, за исключением N, содержание которого на разных глубинах варьирует (Валк, 1973).

Целью нашей работы является установление зависимости между растительными сообществами разных ассоциаций и химизмом вод на верховых, переходных и низинных (олиготрофных, мезотрофных и евтрофных) участках болот разных типов Печоро-Ильчского заповедника в разных его ландшафтных зонах.

В районе заповедника для кочек и гряд олиготрофных участков болот характерны редкий древесный ярус из сосны (*Pinus silvestris* f. *Litwinowii*) с примесью кедра (*Pinus sibirica*), густой кустарниковый ярус березы карликовой (*Betula nana*) и кустарниковый ярус мирта болотного (*Chamaedaphne calyculata*), багульника (*Ledum palustre*), голубики (*Vaccinium uliginosum*), вороники (*Empetrum nigrum*), клюквы (*Oxycoccus quadripetalus*, *O. microcarpus*). Среди трав здесь обильны пушица (*Eriophorum vaginatum*), морощка (*Rubus chamaemorus*), осоки (*Carex globularis*, *C. pauciflora*). В моховом покрытии кочек и гряд преобладают *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, со значительной примесью *Sphagnum angustifolium*, *S. nemoreum*. В мочажинах и межкочьях встречаются шейхцерия (*Scheuchzeria palustris*), росянки (*Drosera rotundifolia*, *D. anglica*), очень редко очеретник (*Rhynchospora alba*). Из осок — *Carex limosa*, из сфагнов — *Sphagnum majus*, *S. fallax*, *S. papillosum* и др. Как видно из этого перечисления видов, растительность олиготрофных участков болот заповедника не отличается от таковой на аналогичных участках болот других районов среднетаежной подзоны европейской части СССР. Однако отметим особую активность таких видов, как мирт болотный, шейхцерия, встречающаяся в большом обилии в разных болотных сообществах. По Н. Я. Кацу (1971) это является характерным признаком сообществ восточно-европейских верховых болот. Олиготрофные сообщества либо слагают весь массив в целом, если он относится к типу выпуклых верховых болот, либо располагается по окрайкам болот аапа-типа.

Мезотрофные участки, распространенные на болотах аапа-типа или на массивах, не относящихся к типу выпуклых верховых болот, характеризуются довольно изреженным ярусом сосны и березы (*Betula pubescens*); встречаются багульник, мирт болотный, голубика, подбел, вороника, клюква; из трав — пушица, осоки (*Carex*

lasiocarpa, *C. rostrata*). Моховой покров состоит из *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. papillosum*, *S. magellanicum* и др.

Растительность евтрофных участков болот представлена большим разнообразием видового состава. В древесном ярусе встречаются береза, сосна, ель, кедр, ива (*Salix pentandra*). Из травянистых растений широко распространены осоки (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. caespitosa*, *C. wiluica* и др.), хвощ (*Equisetum limosum*), вахта (*Menyanthes trifoliata*), сабельник (*Comarum palustre*) и др. В моховом покрове встречаются зеленые мхи (*Drepanocladus*, *Calliergon*).

Для сравнительной характеристики пробы воды были отобраны на болотах, расположенных среди сосновых боров Печорской низменности (Якшинский участок) и в районе сосновых и еловых лесов Пармы — переходной полосы между низменностью и горным Уралом, где отметки высот достигают 300—400 м, в окрестностях кордона «Шайтановка» (примерно в 180 км восточнее первого участка).

В течение летних периодов 1972—1973 гг. были отобраны пробы воды в объеме 2 л каждая под разными растительными ассоциациями болот разных типов. Из сухих остатков, полученных при выпаривании воды, после сжигания органического вещества и растворения минерального остатка в соляной кислоте определяли кремнезем и сульфаты весовым методом; кальций, магний — комплексометрическим методом с трилоном Б, калий и натрий — на пламенном фотометре (Резников и др., 1963). Калориметрическим методом определялись: железо с дипиридином, содержание фосфора — методом Дениже в модификации Цинцадзе (Аринушкина, 1962). Химические анализы выполнены на кафедре агрохимии Ленинградского сельхозинститута. Всего проанализировано 29 проб.

Химический состав вод приводится в таблицах 1 и 2. Болотные воды кочек и гряд Якшинского участка имеют рН (КС1) — 2,5—3,0 и участка Пармы — 2,5—3,2. В составе катионов этих вод преобладает кальций, на втором месте находится натрий. Содержание натрия преобладает над калием, что, очевидно, обусловлено потреблением калия растениями и сорбцией этого катиона торфом. Эти данные в количественном отношении значительно превышают показания, отмеченные Ларгиным, Тюремновым и нами (Ефимова, 1972) для болотных вод олиготрофных болот Ленинградской и Мурманской областей.

В составе анионов преобладает ион SO_4^{2-} *. Содержание фосфора велико и почти в 2 раза больше, чем было отмечено для вод верховых болот Ленинградской области (Ефимова, 1972).

Болотные воды мочажин и топей первого и второго районов (рН_{КС1} — 2,6—3,7 и 2,5—3,2 соответственно) по содержанию катионов и анионов мало отличаются от вод кочек и гряд. Воды мо-

* Содержание иона HCO_3^- не определялось.

Химический состав вод кочек, гряд, мочажин и топей участков болот района сосновых боров Печорской низменности, мг/л

Ассоциация и местообитание	Название болота	pH (KCl)	Si	K+	Na+	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Fe ³⁺	SO ₄ ²⁻	H ₂ PO ₄
Кочки и гряды										
Chamaedaphne calyculata — Rubus chamaemorus — Sphagnum fuscum	Гусиное (окрайка)	2,53	6,08	0,58	1,48	1,17	0,35	0,40	7,06	0,67
Pinus silvestris — Chamaedaphne calyculata — Rubus chamaemorus — Vaccinium uliginosum — Sphagnum magellanicum + S. angustifolium	(Большое (окрайка)	3,05	14,88	0,82	1,54	3,10	1,60	2,31	9,22	1,84
Chamaedaphne calyculata — Sphagnum fuscum	(центр)	2,82	2,82	0,53	0,87	1,38	2,07	0,64	12,72	0,34
Carex globularis — Sphagnum angustifolium	Свахина коса (центр)	2,79	5,80	0,80	1,15	2,15	0,52	1,16	12,15	0,72
Andromeda polifolia — Oxycoccus quadripetalus — Sphagnum fuscum + S. magellanicum	Якша (центр)	2,95	8,89	0,73	1,36	2,51	0,62	1,41	9,50	1,09
Pinus silvestris — Ledum palustre — Chamaedaphne calyculata — Vaccinium uliginosum — Sphagnum fuscum + S. angustifolium	Малиновая ластва (окрайка)	2,88	14,85	1,06	1,96	3,46	1,50	1,25	17,77	1,17
Мочажины и топи										
Trichophorum caespitosum — Scheuchzeria palustris + Carex limosa — Sphagnum majus + S. compactum	Гусиное (окрайка)	3,60	9,58	0,31	0,86	1,72	0,52	0,81	9,20	0,35
Sphagnum majus	(окрайка)	2,65	4,02	0,62	0,79	1,73	1,72	0,38	12,22	0,47

Ассоциация и местообитание	Название болога	pH (KCl)	Si	K+	Na+	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Fe ³⁺	SO ₄ ²⁻	H ₂ PO ₄
Scheuchzeria palustris + Carex li- mosa — Sphagnum fallax	(окрайка)	3,00	5,20	0,25	0,93	1,83	0,44	0,19	14,61	0,51
Scheuchzeria palustris — Carex li- mosa — Menyanthes trifoliata — Sphagnum fallax	(центр)	3,35	4,83	0,37	0,86	2,58	0,52	0,29	5,71	0,09
Scheuchzeria palustris — Sphag- num majus	Большое (окрайка)	3,72	2,05	0,21	0,73	1,03	0,62	0,19	8,00	0,16
Carex rostrata — Sphagnum ma- jus	(окрайка)	3,14	5,91	0,30	0,86	1,72	0,77	0,81	7,59	0,70
Scheuchzeria palustris — Carex li- mosa — Sphagnum majus + S. ma- gellanicum	Якша (окрайка)	2,77	3,92	0,47	1,34	2,15	0,77	1,09	11,52	0,34
Scheuchzeria palustris — Охусо- cus quadripetalus + Sphagnum fallax	Безымян- ное (окрайка)	2,93	3,63	0,26	0,91	3,80	0,77	0,71	15,63	0,19
Betula pubescens — Comarum pa- lustre — Menyanthes trifoliata — Sphagnum fallax + S. squarrosum	Безымян- ное (окрайка)	3,78	10,70	0,37	0,87	2,41	0,62	5,87	6,57	0,20
Betula pubescens — Calamagrostis neglecta — Comarum palustre — Me- nyanthes trifoliata — Sphagnum gir- gensohnii + S. squarrosum	(центр)	3,72	3,57	0,40	0,86	2,15	0,77	4,19	14,20	0,17
Озерки										
Центр ала-болота	Гусинное		2,94	0,16	0,95	2,88	2,07	0,81	9,00	0,09
Окрайка болота	Якша		7,30	2,17	4,34	1,29	1,09	1,09	13,31	0,30
Окрайка болота	Якша		2,80	0,25	1,25	1,80	0,54	0,37	7,84	0,06

Химический состав вод кочек, гряд и мочажин участков болот района сосновых и еловых лесов Пармы, мг/л

Ассоциация и местообитание	pH (KCl)	Si	K+	Na+	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Fe ³⁺	SO ₄ ²⁻	H ₂ PO ₄
Кочки и гряды									
<i>Vaccinium uliginosum</i> — <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. fuscum</i> + <i>S. russowii</i>	2,60	4,10	1,32	1,85	4,17	1,70	6,15	12,15	0,81
<i>Pinus silvestris</i> — <i>Betula nana</i> — <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. magellanicum</i>	2,59	6,90	1,90	2,56	5,20	1,89	5,70	18,10	0,45
<i>Rubus chamaemorus</i> + <i>Andromeda polifolia</i> — <i>Sphagnum angustifolium</i>	2,98	3,15	2,36	4,15	5,00	1,36	4,18	16,32	0,65
<i>Betula nana</i> — <i>Empetrum nigrum</i> — <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. nemoreum</i>	2,90	5,31	1,85	3,75	4,87	1,60	7,74	14,19	0,50
<i>Vaccinium uliginosum</i> — <i>Empetrum nigrum</i> — <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. nemoreum</i>	3,20	7,33	3,47	4,40	5,40	1,20	6,90	16,35	0,50
Мочажины									
<i>Vaccinium myrtillus</i> — <i>Rubus chamaemorus</i> — <i>Sphagnum centrale</i> + <i>S. nemoreum</i>	2,55	6,87	1,21	3,15	6,25	1,65	7,30	14,40	0,40
<i>Equisetum silvaticum</i> — <i>Sphagnum fallax</i>	2,75	5,19	1,15	1,95	5,70	2,18	8,10	17,11	0,57
<i>Rubus chamaemorus</i> — <i>Sphagnum apiculatum</i> + <i>S. centrale</i> + <i>S. nemoreum</i>	3,03	3,87	1,60	2,10	5,45	3,15	7,19	8,16	0,45
<i>Filipendula ulmaria</i> — <i>Carex caespitosa</i> — <i>Sphagnum warnstorffii</i> + <i>Mnium cuspidatum</i>	3,15	7,35	1,60	3,40	5,93	1,90	8,15	17,38	0,61
<i>Carex caespitosa</i> — <i>Sphagnum warnstorffii</i>	3,20	9,11	1,75	2,93	5,70	1,81	7,69	18,43	0,59

чажин и топей, расположенных в пределах одного природного района заповедника, почти не отличаются друг от друга ни по составу катионов, ни по общей минерализации вод. Содержание кальция в водах занимает ведущее место. На втором месте находится натрий, его количество преобладает над калием и магнием. Среди анионов преобладает ион SO_4^{2-} .

В пределах одного болотного массива различные его части существенно отличаются по степени минерализации и составу ионов. Окрайки болота характеризуются большим содержанием всех ионов. Содержание кальция здесь достигает 3,8 мг/л, а в центре болота — 2,58 мг/л. В водах окраек болота содержится значительно больше ионов натрия, железа, серы, фосфора. Это объясняется подтоплением болот более минерализованными водами суходолов и большей минерализацией торфов окраек болота по сравнению с центральной его частью. Несколько меньшей минерализацией характеризуются мочажины, но в них содержание ионов в июле месяце выше, чем на грядах, что, очевидно, связано с более интенсивным потреблением элементов питания растениями на грядах.

Воды растительных сообществ кочек и гряд по содержанию катионов калия, натрия, магния и фосфора имеют некоторое преимущество по сравнению с водами растительных сообществ мочажин и примерно одинаковое количество катионов кальция и анионов SO_4^{2-} содержится в водах всех исследованных растительных сообществ.

Из таблиц 1 и 2 видно, что по количественному содержанию химических элементов растительные сообщества кочек, гряд и мочажин болот Пармы превосходят аналогичные местообитания ассоциаций болот Печорской низменности, что объясняется обогащением известковыми водами, выходящими из-под подножия Пармы и питающими болота этого района.

ВЫВОДЫ

Изучение химического состава вод под различными ассоциациями в пределах двух природных районов Печоро-Илычского государственного заповедника показало:

1. Химизм вод Якшинского участка и участка Пармы значительно отличается (по количеству кальция почти в 2 раза, что обусловлено развитием в первом районе преимущественно олиготрофных и мезотрофных болот, а во втором — евтрофных и мезотрофных).

2. Одинаковые сообщества, расположенные в этих двух районах, имеют разный химизм вод.

3. В пределах одного района колебания ионного состава болотных вод растительных сообществ кочек, гряд и мочажин незначительны.

ЛИТЕРАТУРА

- А р и н у ш к и н а Е. В. Руководство по химическому анализу почв. Изд-во МГУ, 1962.
- Б о ч М. С. О применении индикационных свойств растительности болот при установлении типа питания.— В сб.: Основные признаки изучения болотных биогеоценозов. Л., «Наука», 1972.
- Б р а д и с Е. М. Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания.— В сб.: Основные признаки изучения болотных биогеоценозов. Л., «Наука», 1972.
- В а л к У. О возможности оценки содержания питательных веществ в почве по росту и распределению деревьев и растительному покрову на верховом болоте.— В сб.: *Metsandus L. uurimused*, Tallin, 10, 1973.
- В о р о н к о в П. П. Основные черты формирования режима ионного состава поверхностных вод в условиях Севера.— Тр. ГГИ, 33(87), 1951.
- В о р о н к о в П. П. Закономерности процессов формирования и зольности химического состава вод местного стока.— Тр. ГГИ, 102, 1963.
- В о р о н к о в П. П., С о к о л о в а О. Г. Некоторые черты формирования химического состава воды озер Карельского перешейка.— Тр. ГГИ, 17(71), 1949.
- Д р о з д о в а В. М., П е т р е н ч у к О. П., С е л е з н е в а Е. С., С в и с т о в П. Ф. Химический состав атмосферных осадков на Европейской территории СССР. Л., Гидрометеиздат, 1964.
- Е ф и м о в а З. С. Химический состав вод некоторых торфяных почв Ленинградской области. Автореф. канд. дисс., Ленинград — Пушкин, 1972.
- К а ц Н. Я. Болота Земного шара. М., «Наука», 1971.
- К у д р я ш о в В. В. Торфяник как растущее тело. Гос. с.-х. издат., М., 1929.
- М о к р о у с о в а И. В. Исследование гидрохимических свойств торфяных месторождений в зависимости от условий их залегания. Автореф. канд. дисс., Калинин, 1972.
- П и ч у г и н А. В. К вопросу о минеральном режиме торфяных месторождений. Торфяная промышленность, 7, 1947.
- П и ч у г и н А. В. Водно-минеральное питание торфяных месторождений. Химия и генезис твердых горючих ископаемых. Изд. АН СССР, 1958.
- Р е з н и к о в А. А., М у л и к о в с к а я Е. П., С о к о л о в Ю. И. Методы анализа природных вод. «Недра», 1963.
- Т ю р е м н о в С. Н., Л а р г и н И. Ф. Изменение химического состава вод торфяных болот в зависимости от условий залегания.— Тр. ГГИ, вып. 135, Л., 1966.
- Ц ы г а н е н к о А. Ф. Опыт изучения гидрохимического (ионного) баланса верхового болота.— Вестник ЛГУ, № 15, серия биологии, вып. 3, 1962.
- L ö t s c h e r t W., G i e s T. Untersuchungen über den Kationengehalt im Hochmoor. I. Abstufungen in den Vegetationskomplexen. «Flora», 162, N 3, 1973.
- G i e s T., L ö t s c h e r t W. Untersuchungen über den Kationengehalt im Hochmoor. II. Jahres zeitliche Veränderungen und Einfluß der Sphagnen-Vegetation. «Flora», 162, N 3, 1973.

ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ПРИРОСТА СОСЕН ДЕНДРОИНДИКАЦИОННЫМ МЕТОДОМ

Дендрохронология занимается изучением годовых колец деревьев. По областям применения можно дендрохронологию разделить в общем на дендроархеологию и дендроклиматологию. Данная работа принадлежит к последнему разделу. Нами изучалась связь между годовыми кольцами деревьев и некоторыми характеристиками климата.

В данной работе приведены предварительные данные исследований, проведенных автором в Печоро-Илычском заповеднике летом 1972 г. Целью было изучение связей между шириной годичных слоев сосен и процессами заболачивания. За ценные советы автор благодарен кандидату биологических наук М. Боч, кандидату сельскохозяйственных наук Т. Битвиньскому, кандидату географических наук Н. Ловелиусу и доктору биологических наук В. Мазингу.

ПРОБНЫЕ УЧАСТКИ И ВЗЯТИЕ ПРОБ

Гусиное болото. Находится на Якшинском участке заповедника, между ручьями Малая и Большая Гаревка.

Было известно, что болото Гусиное наступает на лес. Об этом говорили и стволы мертвых сосен на окраине болота. За время жизни деревьев болото так заметно наступало, что из-за ухудшения аэрации в почве сосны погибли.

С южной окраины болота измерен отрезок длиной в 500 м. Окраина болота — это целая переходная зона с лишайникового соснового бора в верховое болото. Эта переходная полоса могла быть разделена на ясно выраженные ступени. Со стороны болота наступают фронтально виды растений с разными экологическими амплитудами. Предполагая, что эти растения показывают различную степень заболачивания в данном месте, переходную зону можно разделить по характерным видам растений на поясы. Вместе с основными сообществами их выделено шесть. Сосны, произрастающие на верховом болоте, рассматривались отдельно. Разделение поясов проведено по следующим характерным видам: I зона — олений мох; II зона — пушица влагалищная; III зона — осока круглая; IV зона — сфагновые мхи; V зона — болотные кустарнички хамедафне и подбел.

Первый пояс — это сухой сосновый бор, где землю покрывают ковром лишайник и кладония. Второй пояс узкий и резко ограничен, но местами вообще отсутствует. Для переходного пояса составлен список встреченных видов растений (табл. 1). В таблице приведены виды по зонам в пяти пунктах наблюдений. Кроме названных

Видовой состав растительности в переходном поясе по зонам

Вид растений	Присутствие в зонах				
	I	II	III	IV	V
Кошачья лапка	1	—	—	—	—
Хаменерион узколистый	1	—	—	—	—
Плаун приплюснутый	1	—	—	—	—
Золотарник обыкновенный	1	—	—	—	—
Ожика волосистая	3	—	—	—	—
Луговик извилистый	3	1	1	—	—
Черника	5	3	4	—	—
Кладония лесная	5	3	—	—	—
Брусника обыкновенная	5	3	4	4	—
Марьянник луговой	4	3	4	3	1
Пушица влагалищная	1	4	1	1	4
Водяника черная	1	2	4	3	2
Голубика	—	1	5	4	3
Багульник болотный	1	4	5	5	—
Хвоц лесной	—	—	2	1	1
Ятрышник пятнистый	—	—	—	2	—
Осока круглая	—	—	2	2	2
Клюква обыкновенная	—	—	1	5	5
Сфагновые мхи	—	—	1	5	5
Подбел многолистный	—	—	—	—	5
Хамедафне чашечная	—	—	—	—	5
Сабельник болотный	—	—	—	—	1
Морошка	—	—	—	—	1

растений, в поясе встречались тайник овальный и лесные мхи. Весь переходный пояс между бором и болотом покрыт соснами, что дало возможность взять образцы из сосен, растущих во всех зонах. Пробы взяты из сосен, растущих в средней части Гусиного болота.

При составлении схемы примером служила аналогичная схема американского дендрохронолога Х. Фритса (1968). Средняя ширина годовых слоев нанесена на схему по данным измерениям. На болоте, где средняя ширина колец минимальна, встречаемость локально отсутствующих колец, наверное, самая большая. Из схемы видно, что самые широкие годовые кольца у сосен III зоны. Наверное, в этой зоне степень влажности оптимальна для роста сосен.

Пробы взяты через каждые 100 м вдоль окраины болота. По данным литературы, число модельных деревьев с одной пробной площади должно быть не менее 5 и может доходить до 25 (Ловеллус, 1972; Розанов, 1968). Большая часть проб взята шведским приростным буравом, несколько образцов стилены ножовкой. Из каждой зоны проанализировано 7 проб, а из V зоны 8.

Заболоченный лес. На третьем километре профиля в лишайниковом бору находится пояс заболоченного леса шириной в несколько сотен метров. В древесном ярусе господствует сосна обыкновенная. В кустарниковом ярусе встречались береза и ива (1—2 м),

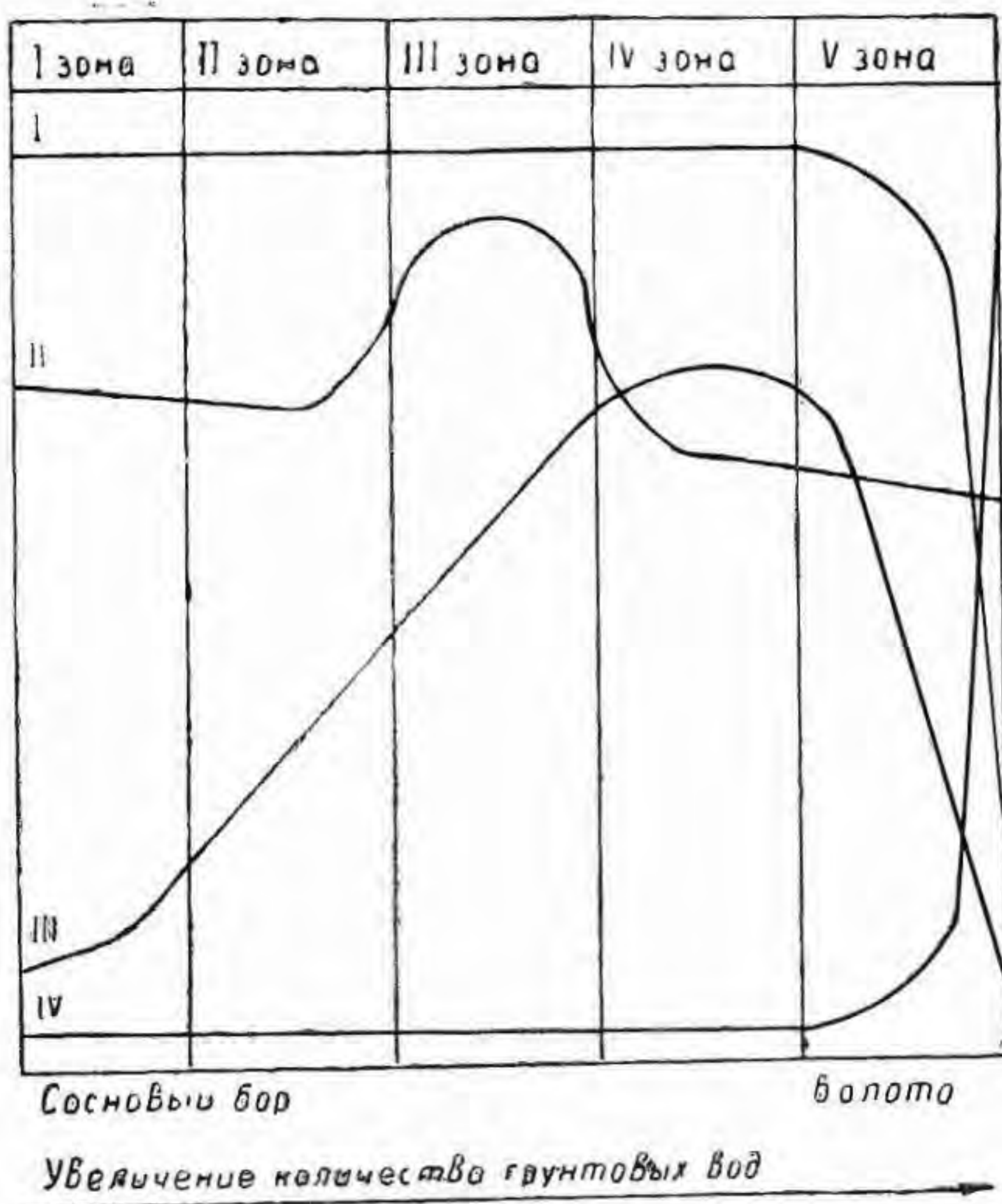


Рис. 1. Условия местообитания и некоторые дендроиндикационные параметры переходного пояса.

Значения кривых: I — преобладание деревьев; II — средняя ширина годичных слоев; III — корреляция колец между разными деревьями и в одном дереве; IV — процент отсутствующих колец.

рябина (0,5 м), сосна (1 м), можжевельник (0,5 м) и лиственница (1 м). Кустарничковый ярус образован из сплошного покрова багульника, рассеянно встречаются брусника, иногда голубика, черника и водяника черная. Из травянистых растений встречаются редкая осока круглая, местами марьяник луговой, ожика волосистая и луговик извилистый. Во мху доминируют политрихум и плеврозий, между ними сфагновые мхи в виде очагов заболачивания. В сфагнуме встречаются даже хамедафне и плаун годовалый. На окраинах заболоченного участка растут иван-чай и золотарник обыкновенный.

В почве слой торфа отсутствует, под лесной подстилкой толщиной в несколько сантиметров сразу начинается серый песок, который на глубине 15 см приобрел желтый цвет.

Сосновый бор. Для сравнения с соснами из заболоченного леса взяты пробы с сосен редкостойного сухого бора, окружающего заболоченный лес. Бор был поврежден пожаром, уничтожившим большинство старых сосен. В древесном ярусе можно было выделить второй ярус из сосен младшего поколения, их возраст средний 33 года. Можно было заметить, что особенно узкие годичные кольца формировались у всех этих деревьев в 1957, 1958 и 1959 гг. Явно это молодое поколение леса выросло после пожара.

В подлеске встречаются: осина (высота 0,5 м), рябина (0,5 м) и береза (1—2 м). Почва покрыта лесной кладонией, встречались также черника и брусника. Рассеянно росли луговик извилистый, золотарник обыкновенный, иван-чай и ястребинка зонтичная, местами рос хвощ лесной.

Пробы в заболоченном лесу и в бору, как правило, взяты простым буравом из живых деревьев, но проанализирован и один спил из мертвого ствола сосны, у которого сохранились самые внешние годичные кольца.

Якшинское болото. Целью взятия образцов на Якшинском болоте было сравнение годичных приростов сосен двух отдаленных болот. Якшинское болото находится прямо под поселком Якша; расстояние между Якшинским и Гусиным болотами примерно 10 км.

Пробный участок на болоте Якшинском относится к типу древесно-кустарничкового болота. Микрорельеф образуют четко выраженные гряды и мочажины. На грядах растут морошка, багульник, хамедафне, голубика, водяника, клюква, сфагнум фускум, вместе с ними местами кукушкин лён и осока малоцветковая.

Мочажины были сравнительно сухие, это, по-видимому, влияние сухого лета. Хамедафне росла тут более разреженно, чем на грядах. Встречались также подбел, пушица влагалищная единично, осока малоцветковая и угнетенная морошка, местами росянка круглолистная, клюква и шейхцерия болотная. В моховом ярусе господствовало сфагновое покрытие.

Условия роста сосен на Якшинском болоте немного отличаются от условий на Гусином болоте, но какое-то представление об общем ходе прироста болотных сосен это сравнение все же может дать.

ОБРАБОТКА ОБРАЗЦОВ

Керны, полученные буравом, были вклеены в желоб деревянной основы (Stokes, Smiley, 1968). Годичные кольца измерены под бинокулярным микроскопом МБС-1 в единицах измерительного окуляра. Так как все измерения проводились с одинаковым увеличением (объектив 7х, окуляр 8х), есть возможность сравнения данных и пересчета в абсолютные единицы, учитывая, что 62 единицы измерения равны 1 мм.

Ширина годовичных колец дана в таблице в единицах измерения. По этим данным для каждой серии годовичных слоев вычислены 10-летние скользящие средние и их средние по типам местообитания (зонам). Отказ от индексов прироста может ввести некоторые неточности при оценке внешних факторов, влияющих на прирост годовичных колец деревьев. Это зависит от связи годовичного прироста с возрастом дерева. Но отклонения не могут быть очень заметны, потому что во-первых, прирост диаметра сосны гиперболический по формуле:

$$y = \frac{a}{x} + b,$$

где y — ширина годовичных колец, мм; x — возраст насаждения, лет; a , b — коэффициенты, которые зависят от бонитета и типа леса (Битвинскас, 1965). По Малецкасу (1972) максимальный прирост

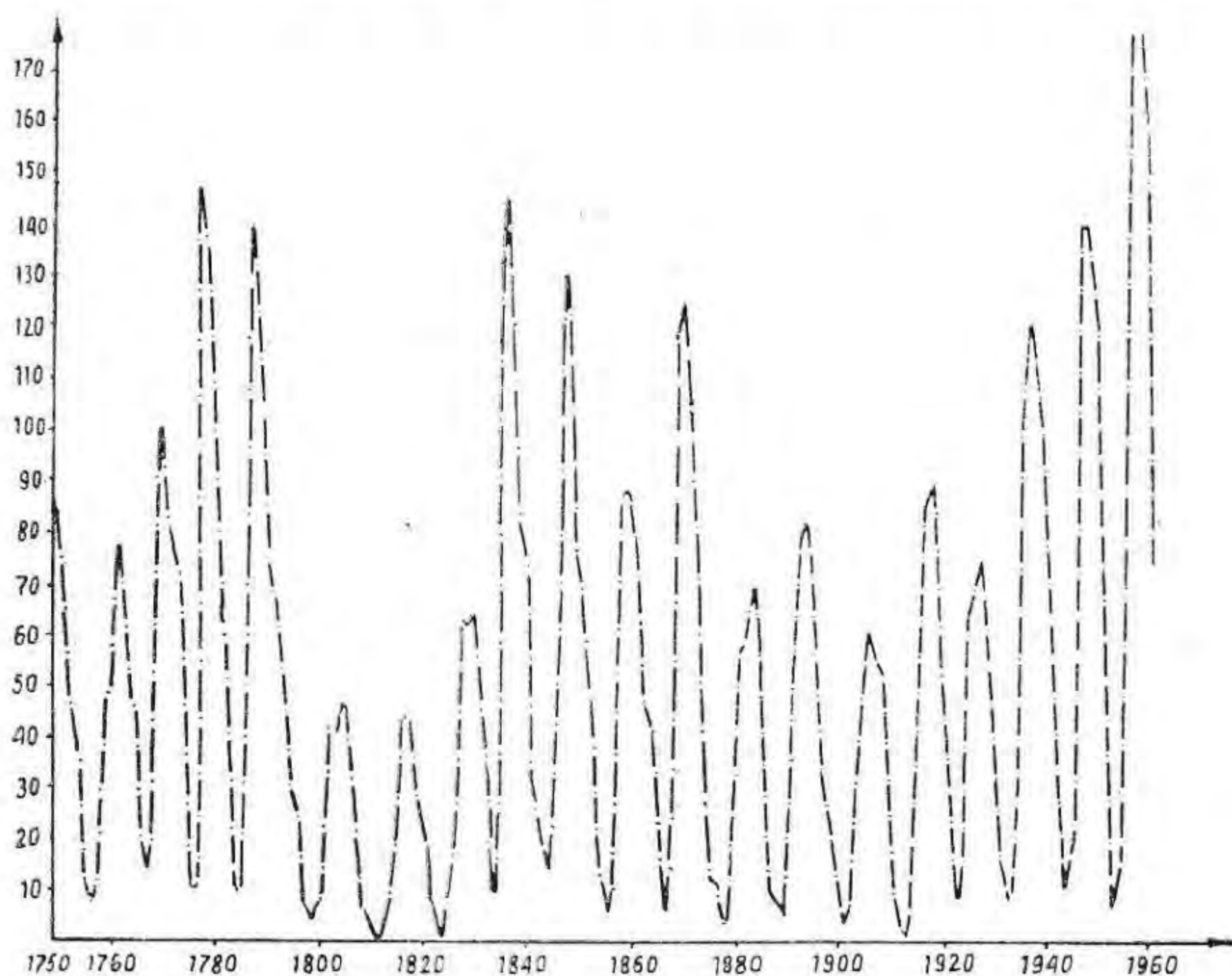


Рис. 2. Солнечная активность по годам в числах Вольфа.

достигается к 5—10 годам роста дерева. Дальше ширина колец уменьшается согласно формуле:

$$y = ae^{-bx},$$

где $a > 0$, $b > 0$, y — ожидаемая ширина кольца, x — число лет, считая от года максимального прироста. Также и Зейде (1972) утверждает, что процесс старения дерева характеризуется элементарной степенной функцией. Следовательно, влияние возраста на ширину годичных колец наибольшее в первых десятилетиях жизни дерева.

Возрастной состав модельных деревьев сравнительно одинаковый, поэтому широкие от молодости годичные кольца встречаются лишь в начале осредненной серии годичных колец.

На ширину годичных колец имеет влияние и солнечная активность. Для сравнения в работе использована таблица солнечной активности в числах Вольфа (Битвинскас, Кайрайтис, 1971). На рисунке 2 показаны скользящие средние годичных приростов.

О ДИНАМИКЕ ПРИРОСТА СОСЕН ГУСИНОГО БОЛОТА

На рисунке 3 изображены 10-летние скользящие средние годичных приростов для всех пяти зон. Средние ширины и динамика кривых в разных зонах сильно отличается. В I зоне средняя ширина годичных колец 40 единиц, во II зоне 39, в III зоне 50, в IV зоне 36 и в V зоне 34 единицы. Средний годовой прирост самый большой в III зоне. Следовательно, там оптимальные условия для роста сосен.

Если предполагать, что болото наступает на лес уже на протяжении длительного периода, то все зоны растительности должны перемещаться в сторону леса. Можно предположить, что имеется так называемая «волна оптимума», которая медленно движется через V и IV зоны и в настоящее время находится в зоне III. Тео-

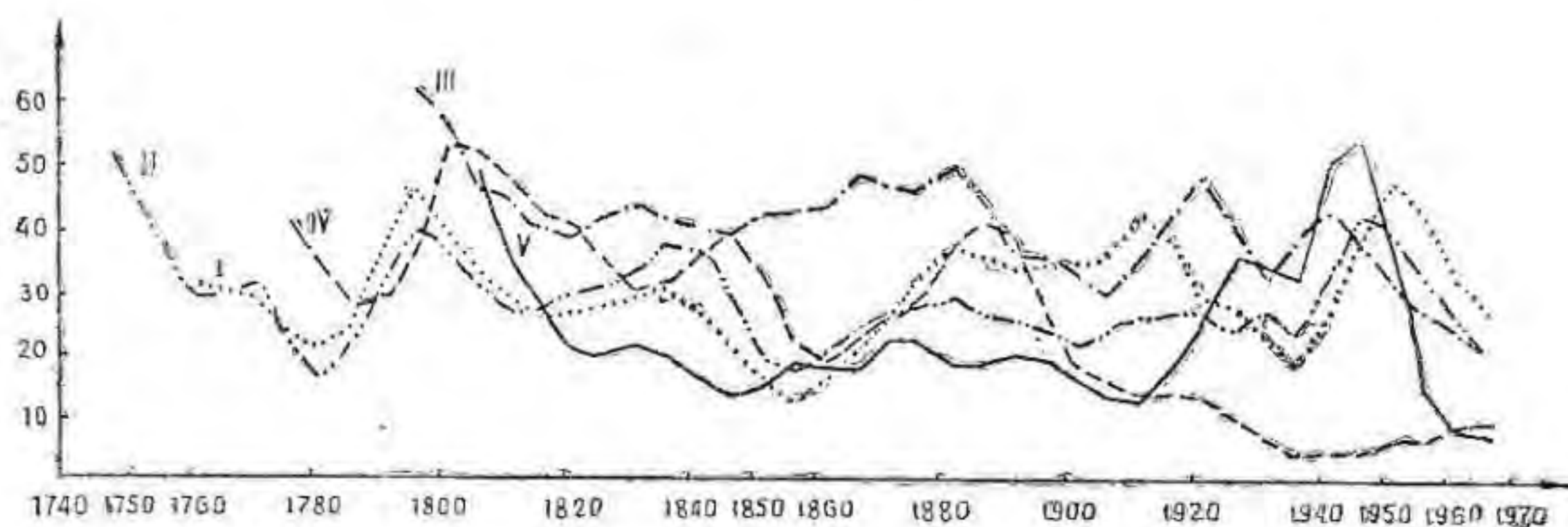


Рис. 3. Прирост сосны по зонам на окраине Гусино болота. I, II, III, IV, V — зоны.

ретический прирост деревьев, которые остались на пути движения «волны оптимума», объясняет схематично рисунок (рис. 4). Периодом движения «волны» считается время, в течение которого максимум прироста деревьев перемещается на расстояние, равное одной

зоне. По этой «волновой» гипотезе у сосен нынешней IV зоны один период назад был максимум прироста, 2 периода назад — минимум, 3 периода назад — минимум и т. д. В приросте сосен нынешней V зоны один период назад был минимум, как и теперь, 2 периода назад — максимум, 3 периода назад — опять минимум. Так должны были кривые выглядеть теоретически, если не считать других факторов.

Попытаемся найти длительность вышеназванного периода в годах (см. рис. 3). На рисунке видим, что действительно в приросте сосен IV зоны был максимум в 1880—1890 гг., в V зоне — около 1800, что совпадает и с повышенным приростом, обусловленным молодым возрастом деревьев. Таким образом, можно было бы считать, что один период продолжался 80—90 лет и максимум III зоны должен был находиться в 1960—1980 гг. Последняя кривая показывает тенденцию снижения прироста. Возможно, что причиной является сильное повышение солнечной активности в последние десятилетия. Возникает вопрос, чем объяснить, почему в III зо-

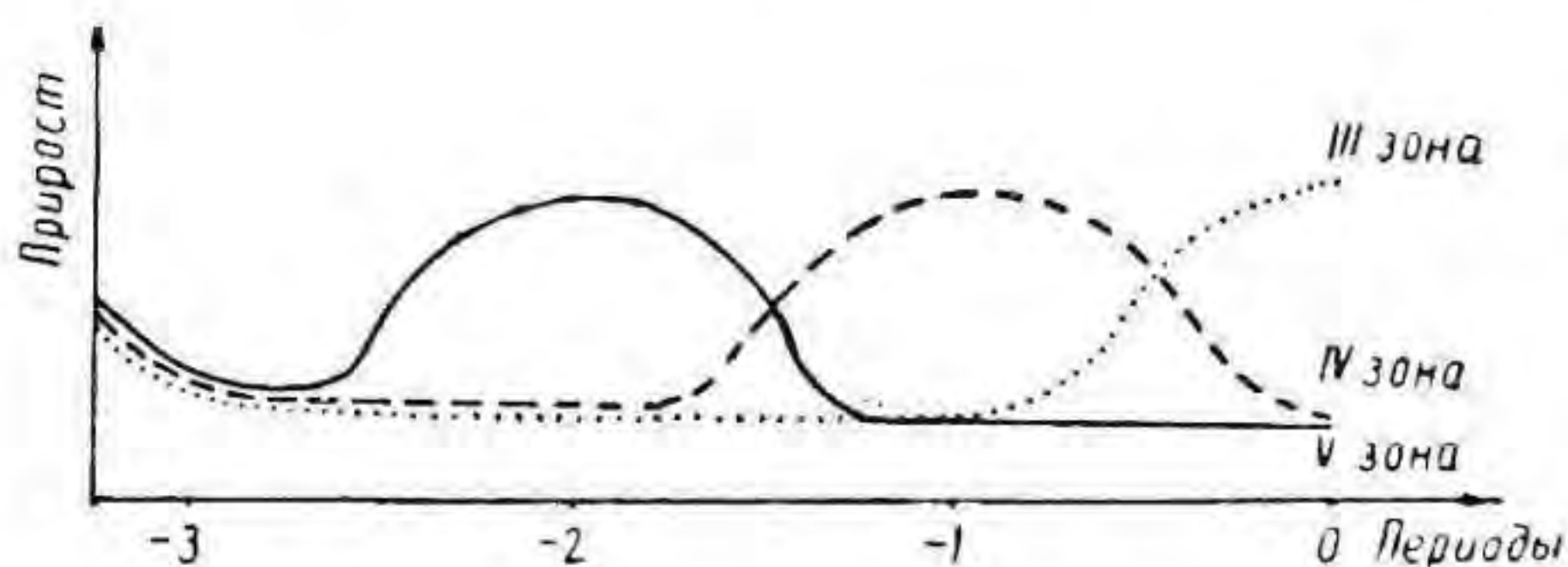
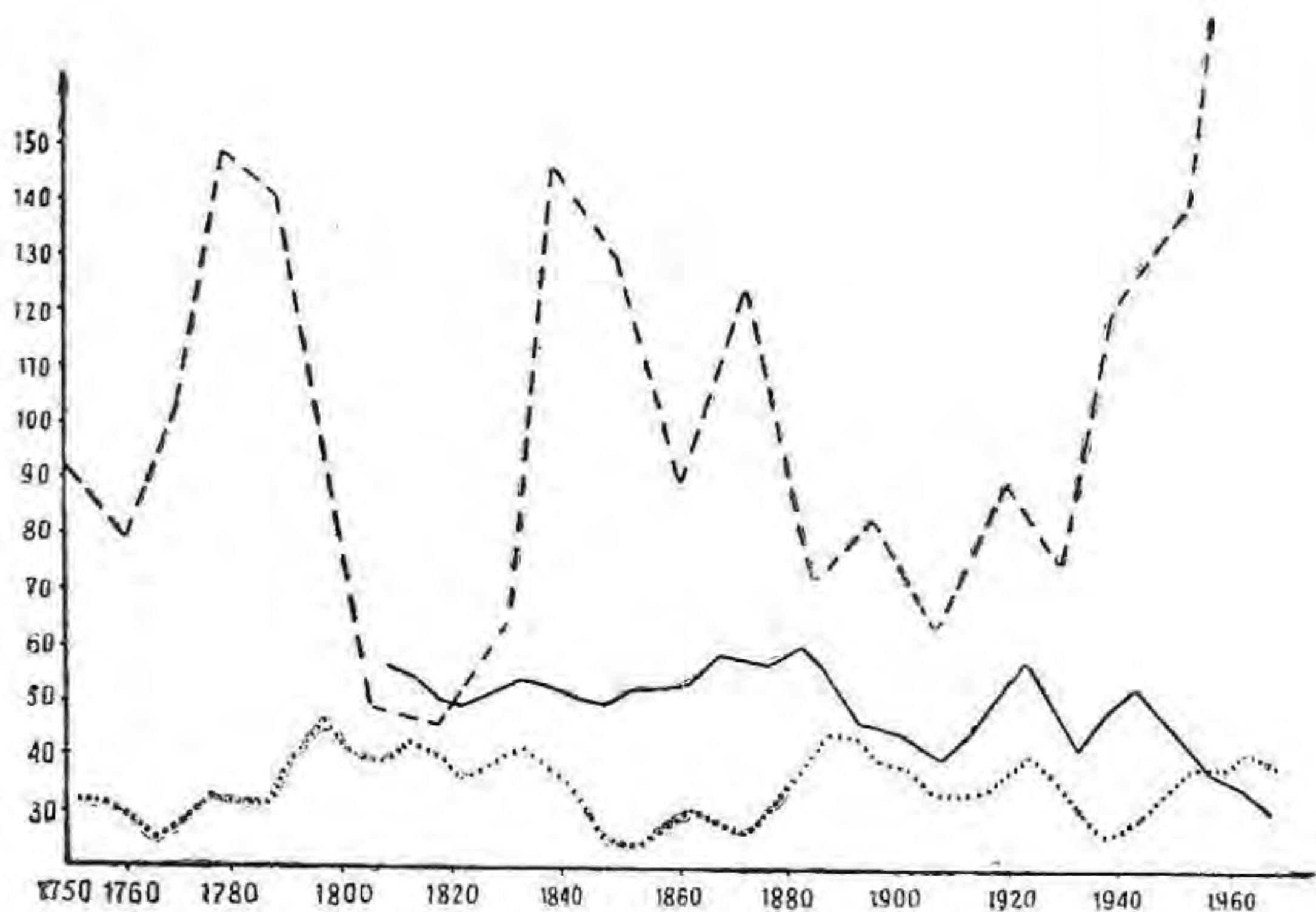


Рис. 4. Динамика прироста сосен по гипотезе «волны оптимума».

не средний прирост превышает другие. Является ли это свидетельством, тому что в последние 170 лет в III зоне были самые благоприятные условия для роста сосен? Может быть, что все эти процессы происходят гораздо медленнее и анализируемый промежуток — только краткий отрезок вышеназванного периода. В этом случае вся кривая III зоны только часть «волны оптимума» и индикаторные растения проходят зону, шириной в два-три десятка метров, за несколько сот лет. А чем объясняются острые максимумы в приросте сосен IV и V зон?

Г. Е. Комин изучал прирост хвойных по разным типам леса на возвышенности Люлин-Вор в Западной Сибири с целью выяснить существование длительных циклов в приросте деревьев. В сосняке сфагновом были обнаружены 70-летние циклы (Комин, 1972). Длительные циклы найдены и в приросте деревьев других типов леса. Если считать, что по условиям III зона близка заболоченному сосняку, то максимумы прироста должны были быть в 1940—1950 гг. и в 1870—1880 гг., а минимум в 1900—1910 гг., что и подтверждается графиком (рис. 5). Непонятно, почему эта закономер-



Р и с. 5. Прирост сосен III зоны и заболоченного леса.

Условные обозначения: - - - - - заболоченный лес; — — — — — III зона; солнечная активность.

ность не проявляется в приросте сосен IV зоны, хотя эта зона ближе к заболоченному сосняку. Г. Е. Комин подчеркивает, что биологическим системам (биоценозам) свойственна индивидуальная реакция к изменениям условий внешней среды. В данном случае играет свою роль и географическое различие мест сбора материала.

Ширина зоны мертвых деревьев на окрайке болота от 10 до 20 м. Новое качество — ухудшение условий роста сосен до предела выносливости — должно было образоваться во время жизни этих сосен. Последний факт говорит в пользу более короткого периода волны оптимума.

О ПРИРОСТЕ СОСЕН В ЗАБОЛОЧЕННОМ ЛЕСУ И СОСНОВОМ БОРУ

На рисунке 6 изображены 10-летние скользящие средние прироста деревьев из заболоченного леса и сухого бора. В среднем приросте существенных различий не наблюдается: в заболоченном лесу средний годовой прирост для периода наблюдения 37,4, а в сосновом бору 38,0 единиц. Однако отличается динамика прироста. В заболоченном лесу заметна отрицательная корреляция между радиальным приростом деревьев и большими циклами солнечной активности. В сухом бору прирост в общем был более ровным. По-

видимому, сосны с влажного местообитания более чувствительны к изменениям солнечной активности. В промежутке 1830—1860 наблюдается интересное снижение прироста в обоих типах леса, но со сдвигом примерно на 10 лет. В начале данного периода в 1837 г. был сильный максимум солнечной активности, к которому заболоченный сосняк сразу реагировал резким снижением радиального

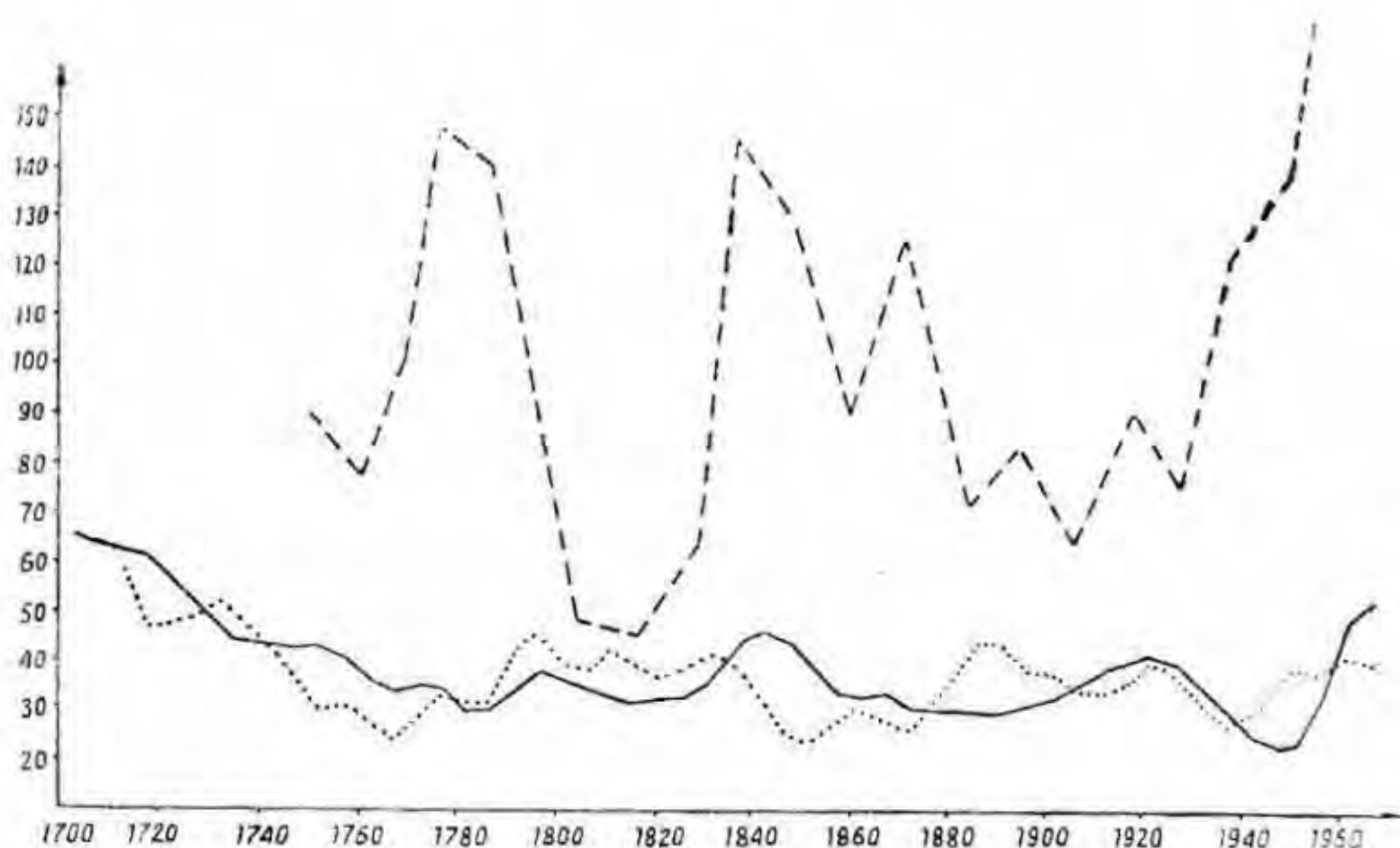


Рис. 6. Прирост сосен заболоченного леса и сухого бора.

Условные обозначения: — заболоченный лес; — — — — — солнечная активность; — — — — — сосновый бор.

прироста. Реакция сосен бора заметно запоздала и по сравнению с соснами I зоны (рис. 7). Кажется, что лишайниковый сосновый бор более стабильный, чем влажный заболоченный сосняк. На это указывает и общее преобладание боров в данной части заповедника.

Но следующее крупное параллельное снижение прироста в 1920—1950 гг. оказалось более сильным в сосновом бору. Также и временный сдвиг здесь меньше. Чрезвычайное снижение прироста в сосновом бору поможет объяснить аперiodическое явление — лесной пожар, который уничтожил большинство сосен. Если предположить, что подрост возникает несколько лет после пожара и достигает высоты 30 см в 5—6 лет, то оказывается, что пожар был в 1920-х годах. Продолжающееся снижение прироста можно объяснить высыханием почвы после пожара. В 1960-е годы лишайниковый бор восстановил снова свой прежний годовой прирост.

При сверке годовичных слоев одного погибшего ствола с кольцами из близко произраставшей сосны, оказалось, что последнее сохранившееся годичное кольцо возникло в 1925 г. Вероятно, что последние два-три кольца пропадали и это дерево погибло в

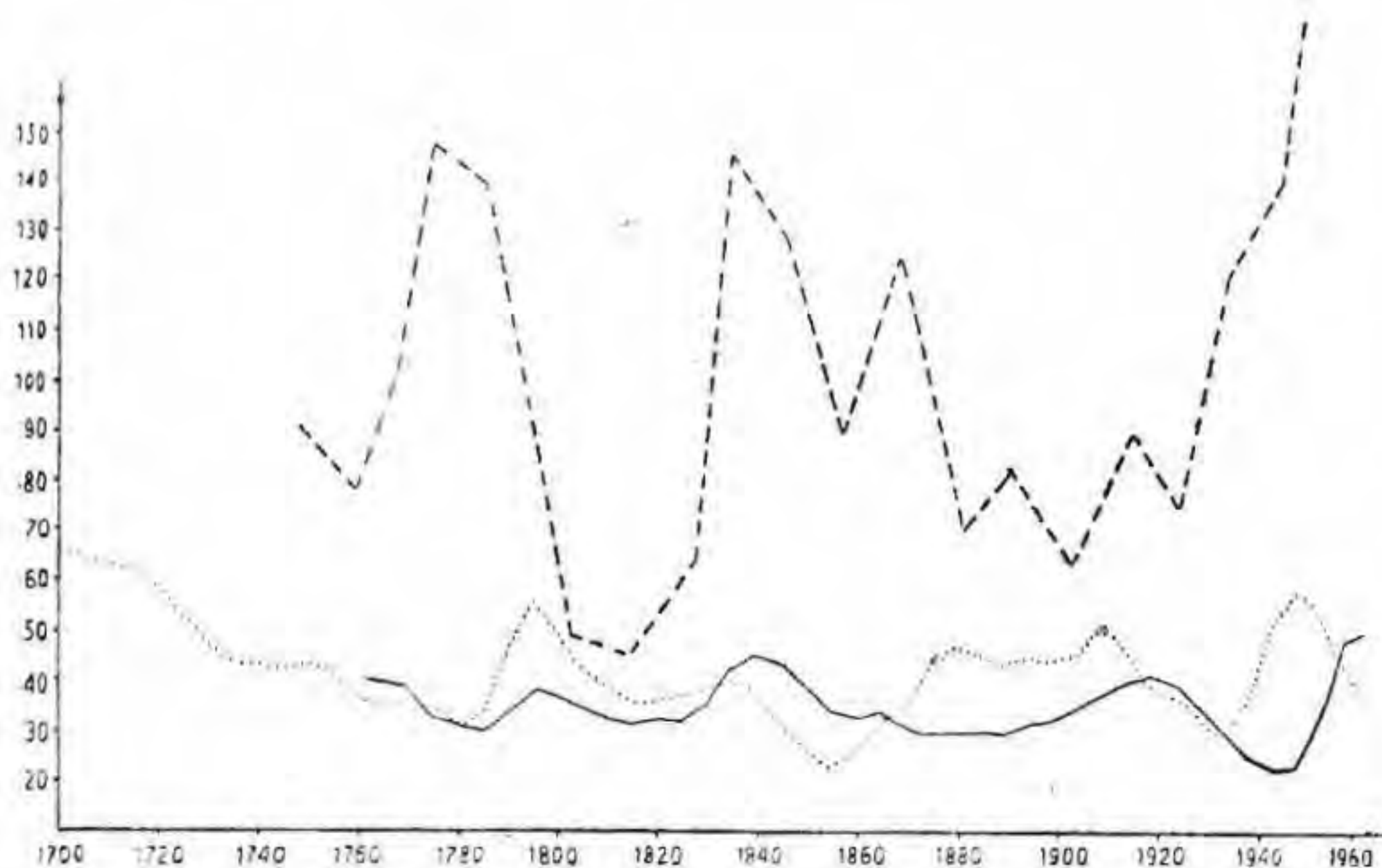


Рис. 7. Прирост сосен сухого бора и I зоны.

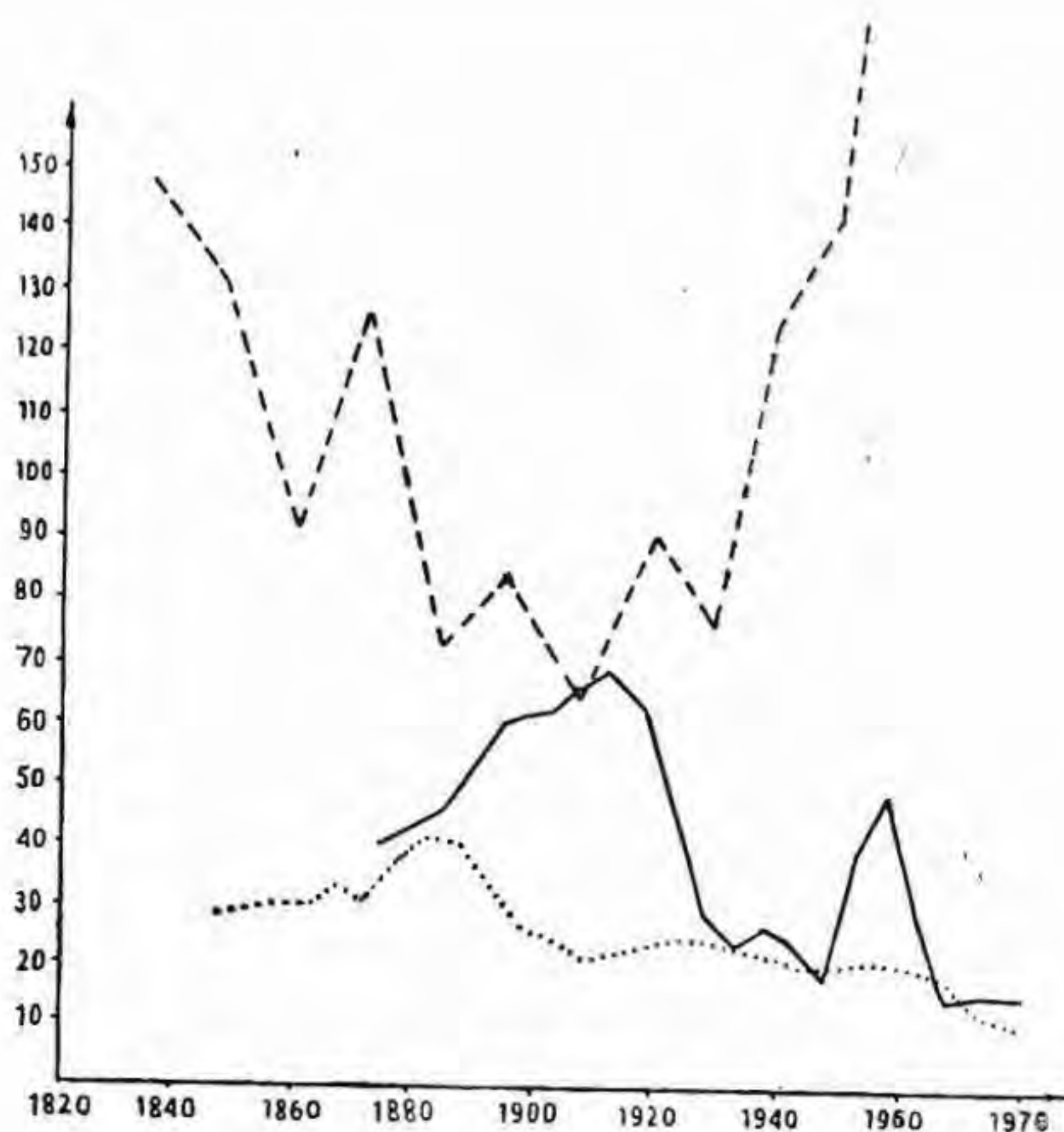
Условные обозначения: — I зона; ————— — сосновый бор; — — — — — солнечная активность.

1927—1929 гг. Это второе свидетельство достаточной точности определения времени пожара. Распространился ли этот пожар до заболоченного леса, не имеется данных. Во всяком случае, его влияние там было кратковременным и непосредственных следов пожара на стволах не обнаружено.

О ПРИРОСТЕ СОСЕН ГУСИНОГО И ЯКШИНСКОГО БОЛОТ

На рисунке 8 приводятся кривые прироста сосен из этих двух болот в виде 10-летних скользящих средних. Отличия экологических условий болот обуславливают и значительные отличия в приросте болотных сосен: в среднем 25,3 единицы на Гусином болоте, 39,7 на Якшинском. Кажется, что огромное повышение прироста в 1890—1920 гг. обусловлено минимумом большого цикла солнечной активности. В 1950-х годах наблюдается резкое повышение и затем такое же снижение прироста. Так как Якшинское болото находится в непосредственной близости от селения, можно предполагать сильное антропогенное влияние на прирост сосен. Так, летом 1972 г. болото использовалось как пастбище для скота.

Прирост сосен Гусиного болота выражается удивительно плавной кривой. Представляется, что Гусиное болото — саморегулирующая система, которая успешно смягчает резкие изменения внешней среды и обеспечивает растущим на болоте деревьям низкий, но равномерный прирост.



Р и с. 8. Прирост сосен Гусиног и Якшинского болот.

Условные обозначения: — на Гусином болоте;
 — — — — на Якшинском болоте; — — — — солнечная активность.

ВЫВОДЫ

В результате сравнения кривых прироста сосен с разных местобитаний можно сделать общие заключения.

Оптимальные условия для роста сосны имеются в III (круглоосоковой) зоне на окраине болота. Выделение II (пушицевой) зоны по приросту не оправдывается (II зона близка к I — лишайниковой зоне по видам растений, среднему приросту сосен и ходу кривой прироста). Наихудшие условия для сосны в центральной части Гусиног болота в трядово-мочажинном комплексе. Самые большие колебания в ходе прироста обнаружены у сосен IV (сфагновой) зоны.

Некоторое влияние на динамику радиального прироста сосен имеет и изменение активности солнца. В связи с конкретными условиями это влияние может быть положительным или отрицательным и выражаться количественно по-разному. Самая заметная связь с долговременными циклами солнечной активности наблю-

дается в приросте сосен Якшинского болота, заболоченного леса и I зоны.

Для более достоверного анализа надо было бы учесть и метеорологические условия — количество осадков и средние температуры в данном районе, но эти данные были автору статьи недоступны. Таким образом, в статье рассматривалось влияние только некоторых факторов среды на радиальный прирост сосны.

ЛИТЕРАТУРА

- Битвинскас Т. Т. К вопросу о применении дендроклиматических методов в лесном хозяйстве.— Доклады ТСХА, вып. 115, часть 2, 1965, с. 201—207.
- Битвинскас Т. Т., Кайрайтис И. И. Изменчивость радиального прироста насаждений сосны и его зависимость от солнечной активности в северо-западной части СССР. Радиоуглерод.— Материалы Всесоюзного совещания по проблеме «Вариации содержания радиоуглерода в атмосфере Земли и радиоуглеродное датирование». Вильнюс, 1971, с. 89—97.
- Боган Ф. Е. В междуречье Печоры и Илыча. Заповедник на Печоре. Сыктывкар, 1963, с. 7—16.
- Брадис Е. М. Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания.— В сб.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972, с. 29—38.
- Зейде Б. Б. О математической природе процесса старения деревьев. Дендроклиматохронология и радиоуглерод.— Материалы Второго Всесоюзного совещания по дендрохронологии и дендроклиматологии. Каунас, 1972, с. 169—174.
- Комин Г. Е. Вековой цикл в динамике прироста деревьев. Радиоуглерод.— Материалы Всесоюзного совещания... Вильнюс, 1971, с. 63—66.
- Ловелиус Н. В. Колебания прироста годовых колец хвойных на верхней границе леса в горных районах СССР.— Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата географических наук. Л., 1970, с. 1—20.
- Ловелиус Н. В. Прирост сосны на болотах в связи с изменениями условий среды.— Известия ВГО, т. 103, вып. 1, 1971, с. 83—88.
- Ловелиус Н. В. Колебания прироста древесных растений в 11-летнем цикле солнечной активности.— Ботанический журнал, т. 37, № 1, 1972, с. 64—68.
- Малецкас Е. П. Алгоритм для статистической обработки информационного материала в дендроклиматохронологических исследованиях. Дендроклиматохронология и радиоуглерод.— Материалы Второго Всесоюзного совещания. Каунас, 1972 с. 159—164.
- Розанов М. И. Предмет судебной дендрохронологии. Материалы Всесоюзного совещания — научной конференции по вопросам дендрохронологии и дендроклиматологии (7—8 июня 1968 г.). Вильнюс, 1968.
- Фритс Х. Дендрохронология.— В кн.: Четвертичный период в США. М., т. 1, 1968, с. 667—681.
- Stokes M. A., Smiley T. L. An Introduction to Tree-Ring Dating. Chicago and London, 1968.

МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ ПАУКОВ ЗАПОВЕДНИКА

Материалом для настоящей работы послужили сборы пауков, проведенные в 1970 и 1971 гг. на территории Якшинского лесничества, расположенного в пределах равнинно-боровой ландшафтной зоны. Ранее специальных исследований аранеофауны в заповеднике не проводилось. В настоящее время определено 90 видов пауков, относящихся к 11 наиболее полно разработанным в систематическом отношении семействам, что составляет, по всей вероятности, немногим более половины всего видового состава. Из просмотренного материала 24 вида оказались новыми для Урала, а 4 вида указываются впервые для фауны СССР.

Сбор пауков проводился общепринятыми энтомологическими способами. Для фиксации материала использовался 80%-ный спирт. При определении пауков с учетом всех морфологических особенностей обращали внимание, главным образом, на строение копулятивных органов. Поскольку самки некоторых видов семейств *Lycosidae*, *Dictynidae*, *Salticidae* et *Linyphidae* внешне трудно различимы, для точного определения использовались признаки строения вульвы, рассматриваемые на временных микроскопических препаратах.

Пользуясь случаем, выражаем глубокую благодарность В. З. Рубинштейну за содействие в организации и проведении сборов материала и Н. С. Ажегановой за помощь в определении пауков семейства *Lycosidae*.

Ниже приводятся краткие морфологические описания новых для фауны СССР форм пауков и списки определенных видов с указанием их мест нахождения и времени сбора.

Материал излагается по системе, принятой Бонне (P. Bonnet, 1945—1961).

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ДЛЯ ФАУНЫ СССР ФОРМ ПАУКОВ

1. *ARCTOSA LAMPERTI* (DANL)

♀, размер тела 9,8 мм. Головогрудь красно-коричневая, головная часть с черно-коричневыми нечеткими широкими радиальными полосами. На головной части по медиальной линии располагается ряд длинных черных щетинок. Глаза заднего ряда меньше глаз среднего ряда и шире расположены друг от друга. Расстояние между глазами среднего ряда меньше их диаметра. Хелицеры красно-коричневые с черными мелкими щетинками. Губа у основания черно-коричневая, в середине красно-коричневая, с беловатым краем у вершины. Стернум черно-коричневый. Брюшко снизу с желтыми мелкими пятнами по бокам и сплошь одноцветное по сре-

дине. Брюшко сверху с ясно выраженным ланцетовидным пятном, ограниченным спереди и сзади черным, и четырьмя поперечными нечеткими линиями позади него, направленными концами вперед и соединенными по средней линии. Расцветка и форма тела нашего экземпляра сходны с описанием Даля (Dahl Fr. und M., 1927, с. 66—67, рис. 173), отличается лишь наличием четырех поперечных полос на брюшке позади ланцетовидного пятна. Эпигина (рис. 1) сходна в общем плане с рисунком Даля (рис. 171). Известен из Польши.

2. *BOLYPHANTES CRUCIFER* (MENGE)

♀, размеры тела 2,4—2,7 мм. Головогрудь бледно-желтая с темным (черно-коричневым) рисунком, состоящим из пятна, ланцетовидно оканчивающегося в грудной области и расходящегося нечетко выраженной вилкой к главному полю. Стернум выпуклый, коричневый с темной средней полосой. Бедро I с латеральной щетинкой, ноги бледно-желтые; бедро, голень и предлапка в середине и на конце с узкими черно-коричневыми кольцами. Колено с одной щетинкой. Голень II с одной дорзальной и несколькими латеральными щетинками, их длина превышает членик. Предлапка на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины членика ближе к базальному концу со щетинкой менее длинной, чем щетинки голени. Брюшко: верхняя сторона с многочисленными белыми пятнами, бледно-желтая; нижняя сторона более темная, одноцветная. Эпигина (рис., 2) бледно-желтая сильно приподнятая. Описание нашего экземпляра совпадает с таковым у Виля (Н. 1956, с. 158—160, рис. 268). Вид известен из Польши, Венгрии, Румынии, Франции, Италии.

3. *CENTROMERUS PRUDENS* (PICK.-CAMBR.)

♀, размер тела 2,5 мм. Головогрудь желто-коричневая, с узкой темной каймой. Радиальные борозды ясно выражены. Стернум желто-коричневый, с затемненными краями. Нижняя губа, максиллы и хелицеры желто-коричневые. Ноги сходны по окраске с головогрудью. Бедро I с двумя, а бедро II с одной щетинкой. Предлапка I и II с дорзальной срединно расположенной щетинкой, по длине не превышающей диаметр членика. Эпигина (рис., 3) красно-коричневая, приподнятая. Внешний вид и строение эпигины нашего экземпляра сходны с описанием Виля (Н. 1956, с. 52—54, рис. 78). Вид известен из Румынии.

4. *CENTROMERUS SELLARIUS* (SIM.)

♀, размер тела 2 мм. Головогрудь желто-коричневая с очень тонкой темной каймой. Хелицеры по цвету головогруды. Стернум желто-коричневый с темными волосками. Брюшко черно-коричневое, сероватое, снизу темное. Ноги желто-коричневые. Бедро IV без

дорзальных щетинок. Эпигина (рис., 4) красно-коричневая. Ямка эпигины крупная, почти во всю ширину эпигастральной щели. По строению эпигины вид близкий с *C. sylvaticus* (Blackw.), но отличается от последнего более узким у основания и коротким, не заходящим за середину ямки эпигины, скапусом. Пластинка у заднего края эпигины более узкая и выдающаяся кзади. Окраска, форма тела и внешний вид нашего экземпляра сходны с описанием Виля (H. Wiehle, 1956, с. 45—48, рис. 69).

ФАУНА ПАУКОВ РАВНИННО-БОРОВОЙ ЛАНДШАФТНОЙ ЗОНЫ

I. СЕМЕЙСТВО DICTYNIDAE

1. *Dictyna uncinata* (Thor.)
луг заливной, 28.VI.70.
2. *D. arundinaceae* (L.)
болото близ аэродрома, кошение с багульника, 3.VI.70.
3. *D. pusilla* (Thor.)
луг суходольный, центральная усадьба, 10.VI.70.

II. СЕМЕЙСТВО SALTICIDAE

- * 4. *Sitticus caricis* (Westr.) (рис., 5)
сосняк багульниковый, кошение с кустарничка, 9.VIII.70.
- * 5. *Neon reticulatus* (Blackw.) (рис., 6)
ельник чернично-зеленомошный, 26.VI.70.
6. *Evarcha flammata* (Cl.)
сосняк-брусничник, кошение с подроста, 5.VII.70;
сосняк-черничник, на стволе, 5.VII.70;
сосняк по болоту, кошение с кустарничка, 3.VII.70.
7. *E. arcuata* (Cl.)
сосняк по болоту, кошение с кустарничка, 3.VI.70.
8. *E. laetabunda* (C. L. Koch)
сосняк бруснично-голубичный, кошение с кустарничка, 8.VIII.70.
9. *Salticus zebraneus* (C. L. Koch)
сосняк беломошный, на стволе, 8.IV.70.
10. *Heliophanus dubius* (C. L. Koch)
лишайниково-брусничная вырубка, катище, кошение, 10.VIII.70.
- * 11. *H. dampfi* (Schenk.) (рис., 7)
вырубка лишайниково-брусничная, катище, кошение, 10.VIII.70.
12. *Dendryphantès hastatus* (Cl.)
сосняк бруснично-лишайниковый, 11.VIII.70.

* Здесь и далее указываются виды, впервые отмеченные для Урала.

III. СЕМЕЙСТВО GNAPHOSIDAE

13. *Gnaphosa lucifuga* (Walck.)

прогал у аэродрома, в подстилке, 24.V.70.

* 14. *G. lugubris* (C. L. Koch)

сосняк бруснично-багульниковый у Гусиного болота, в подстилке, 11.VII.70; сосняк-беломошник, на стволе под корой, 12.VI.70; прогал зеленомошно-лишайниковый, под валежиной, 6.VI.70.

* 15. *G. badia* (L. Koch)

луг суходольный, под валежиной, 26.V.70.

* 16. *Callilepis nocturna* (L.)

(рис., 8)

прогал зеленомошно-лишайниковый в подстилке, 10.VII.70.

* 17. *Haplodrassus signifer* (C. L. Koch)

сосняк-черничник, с подстилки, 5.VII.70; прогал зеленомошно-лишайниковый, под валежиной, 26.V.70.

18. *Zelotes apricorum* (L. Koch)

(рис., 9).

прибрежная полоса, устье малой Гаревки, 19.VI.70.

IV. СЕМЕЙСТВО THOMISIDAE

19. *Philodromus emarginatus* (Schrank)

луг заливной, кошение с кустарника, 28.VI.70; там же, 9.VIII.70.

20. *Ph. fuscmarginatus* (De Geer)

сосняк-черничник, на стволе, 6.VI.70.

21. *Ph. aureolus* (Cl.)

вырубка лишайниково-брусничная, катище, 10.VIII.70; ельник богаторазнотравный долинный, 8.VIII.71.

22. *Tibellus oblongus* (Walck.)

луг суходольный, центральная усадьба, кошение с травостоя, 29.VIII.70; 2 неполовозрелых экземпляра, сосняк чернично-багульниковый зеленомошный, 19.VIII.71.

23. *Misumena vatia* (Cl.)

на рябине, центральная усадьба, 29.VI.70.

24. *Xysticus audax* (Schränk)

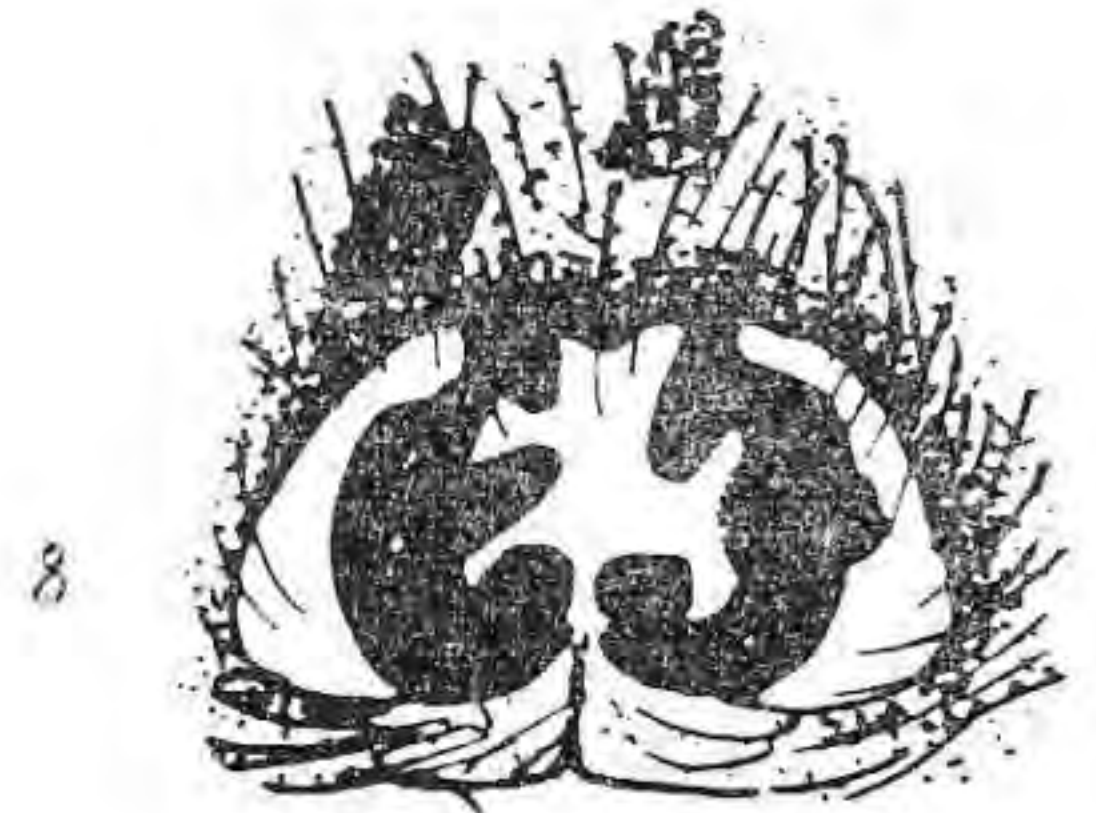
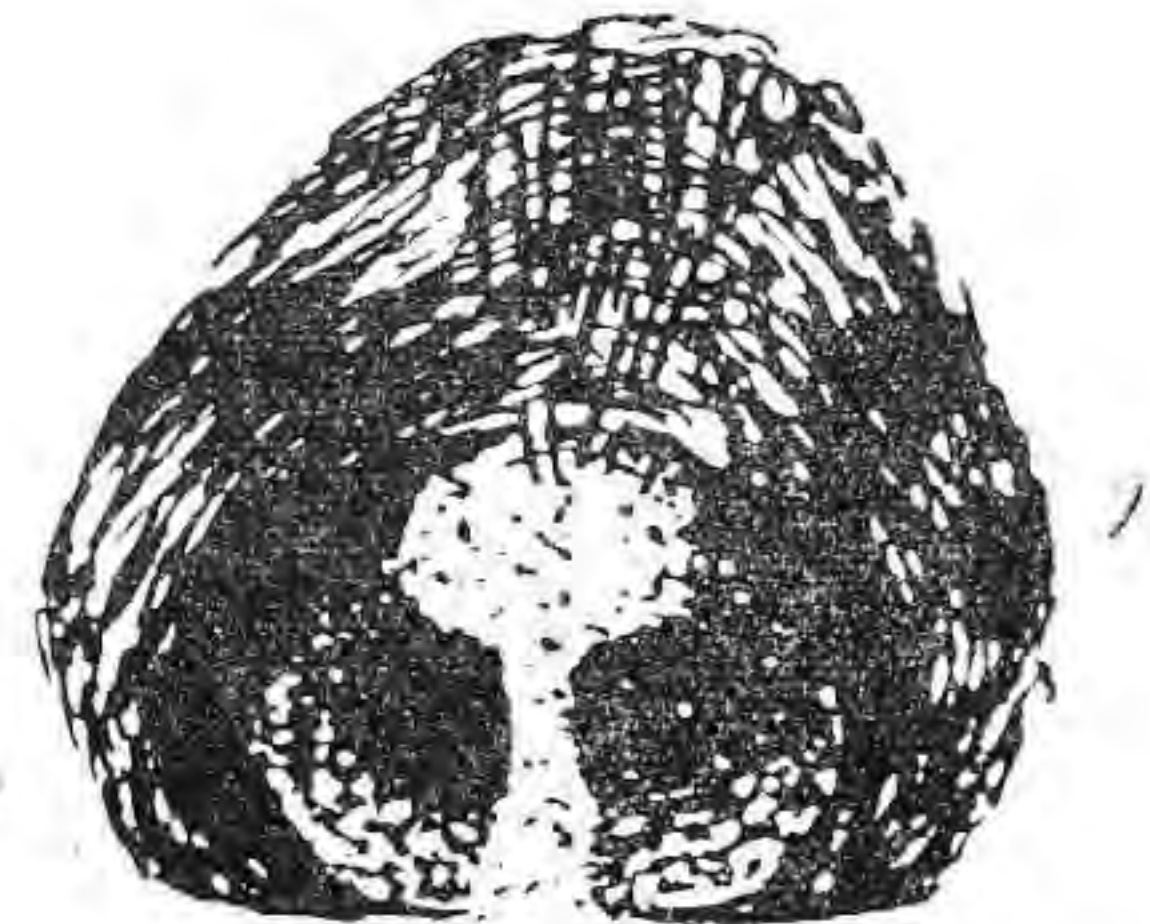
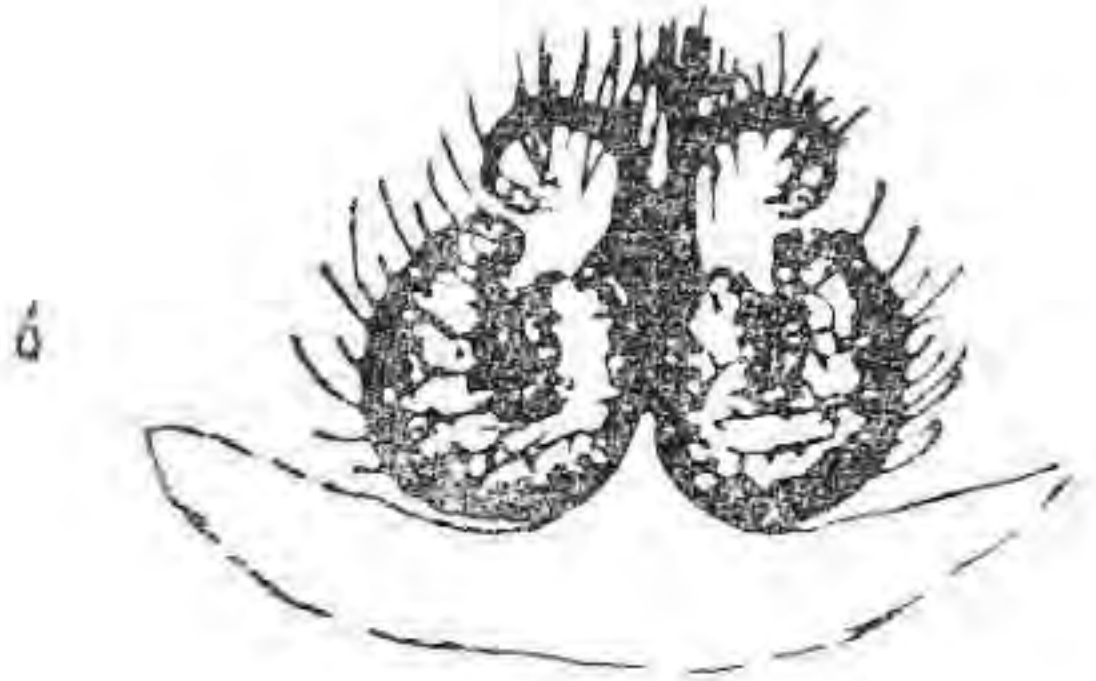
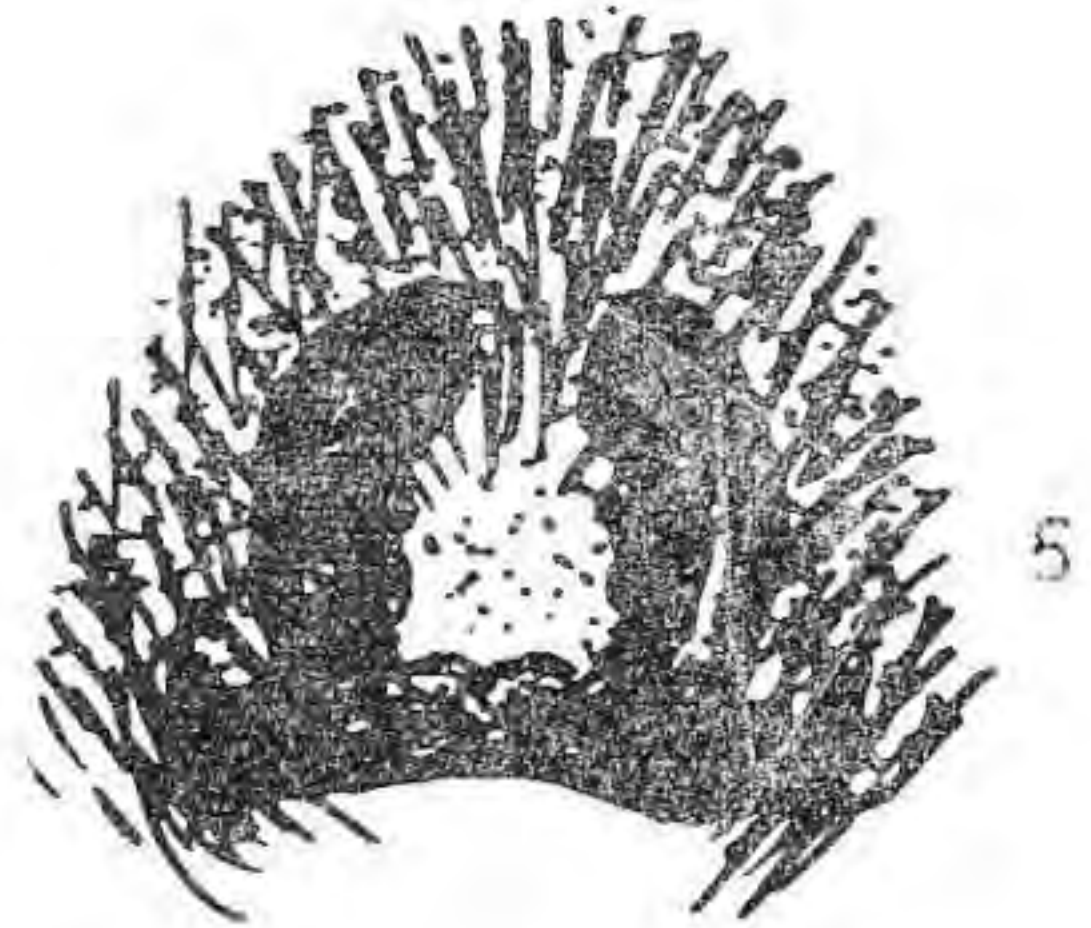
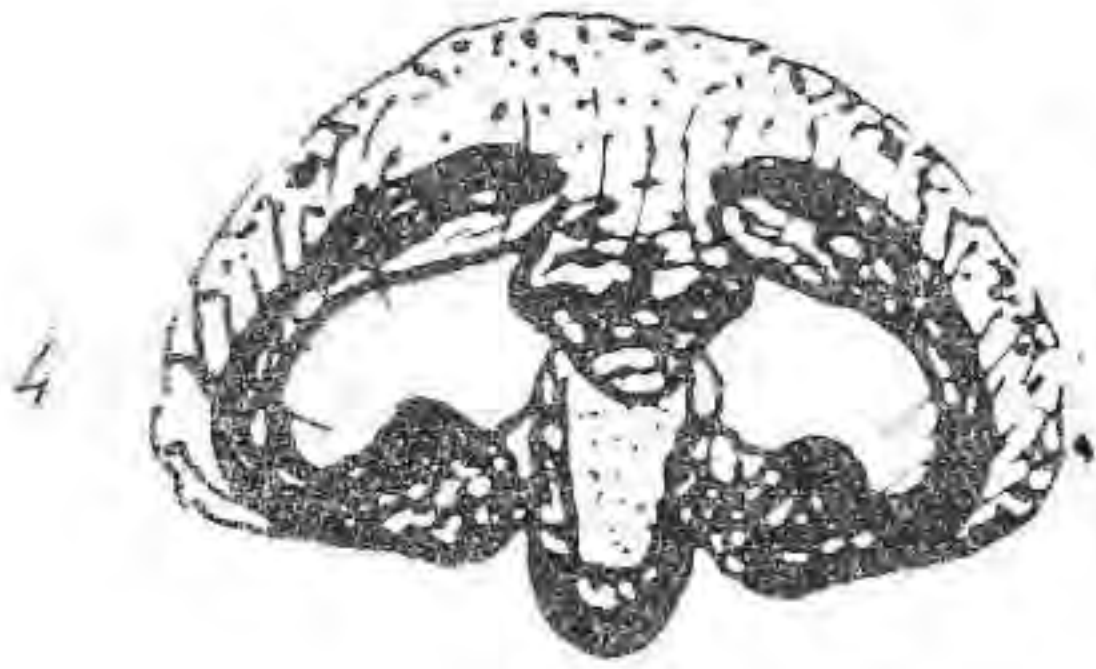
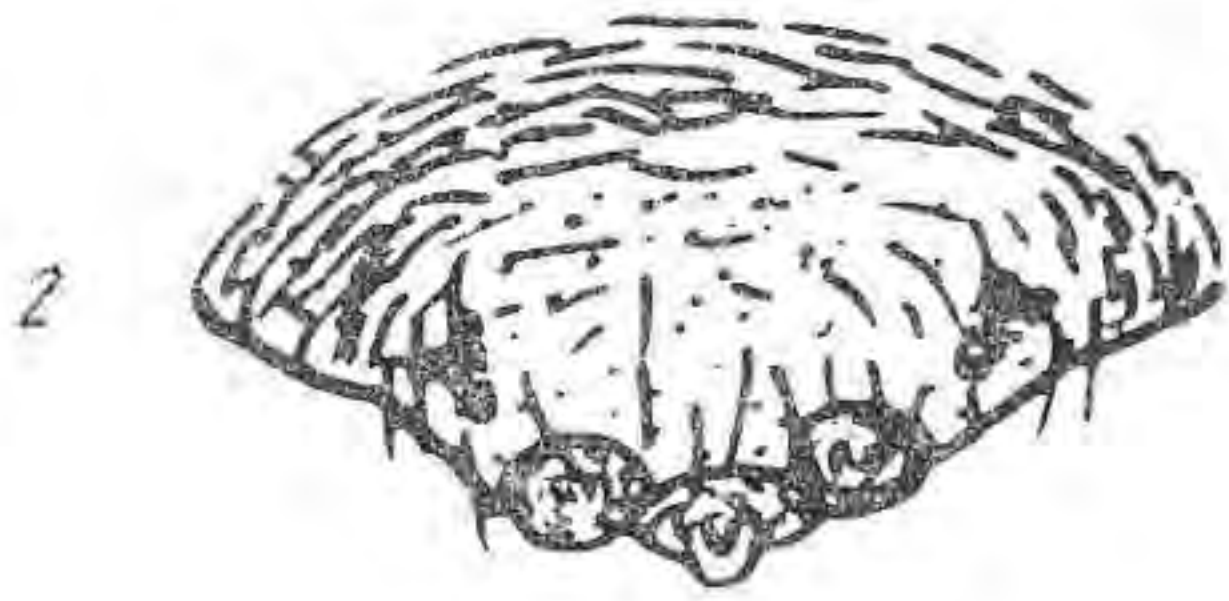
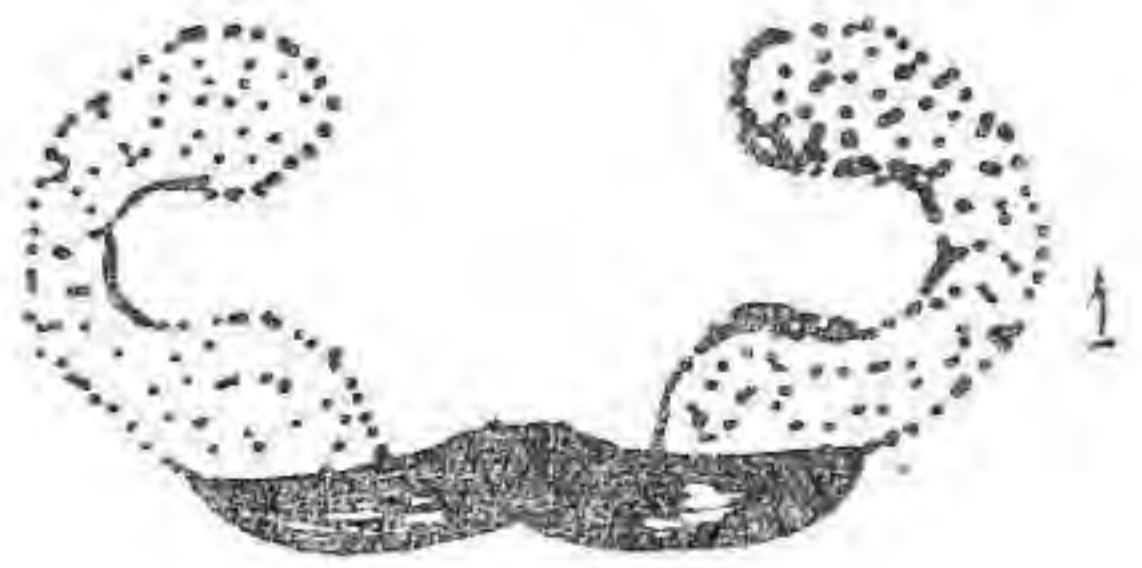
прогал зеленомошно-лишайниковый, 10.VI.70; луг суходольный, кошение с травостоя, 1—12.VII.70; сосняк по болоту, кошение с травостоя, 9.VIII.70.

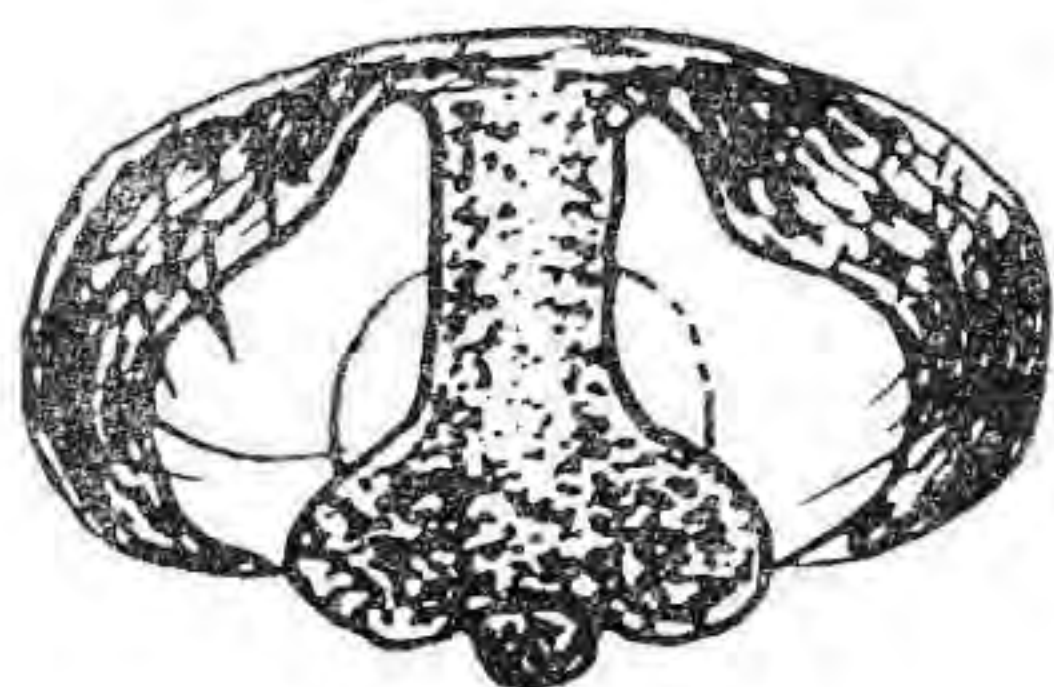
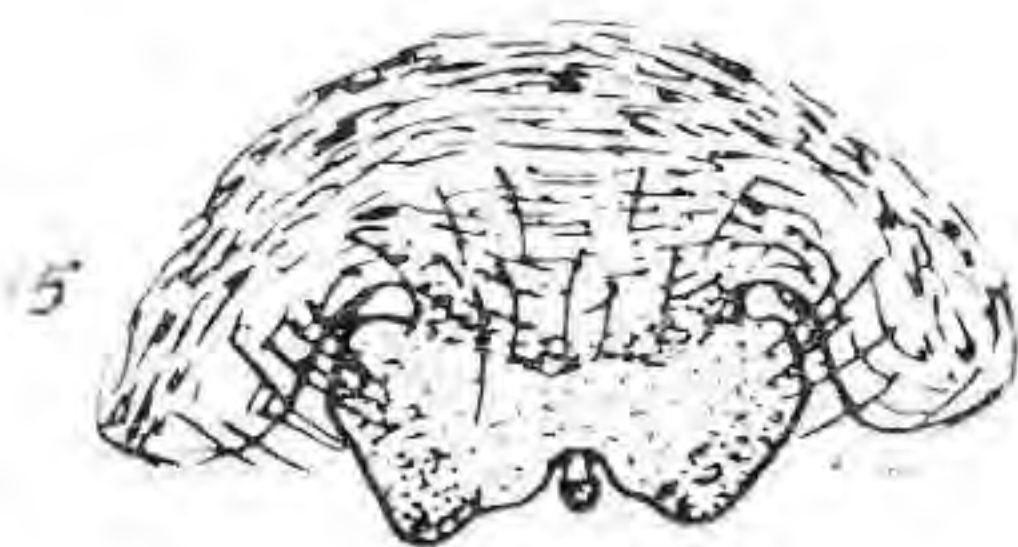
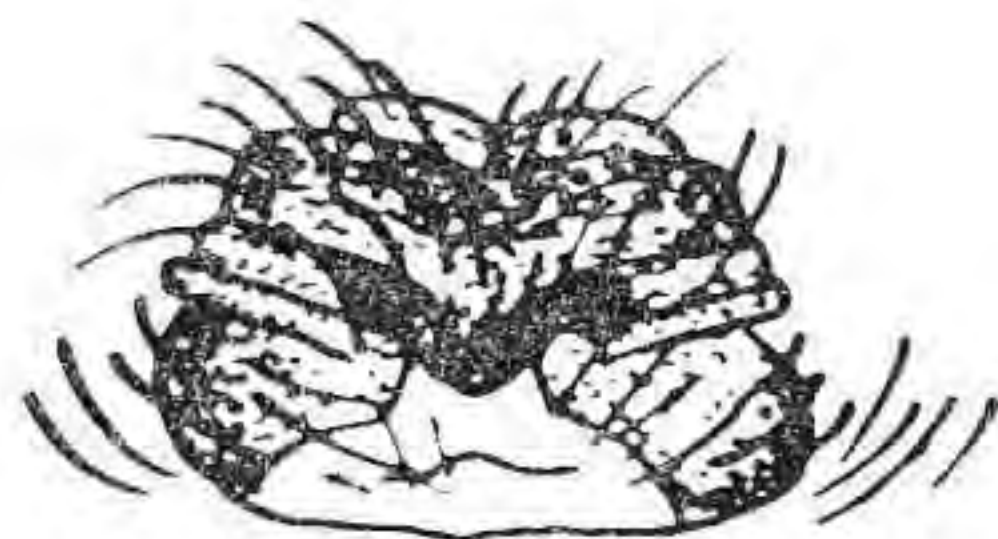
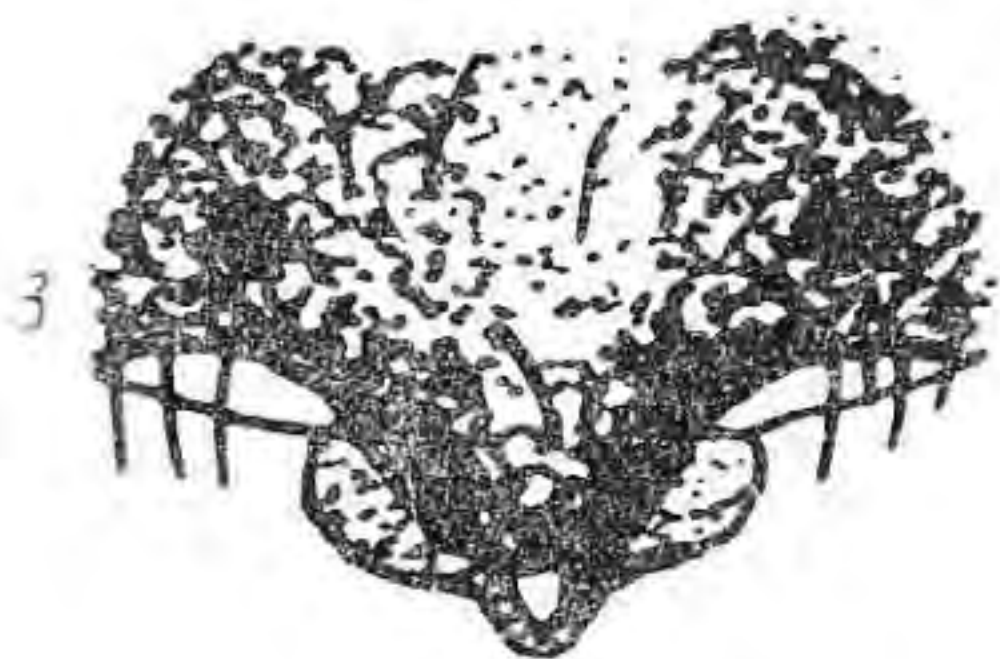
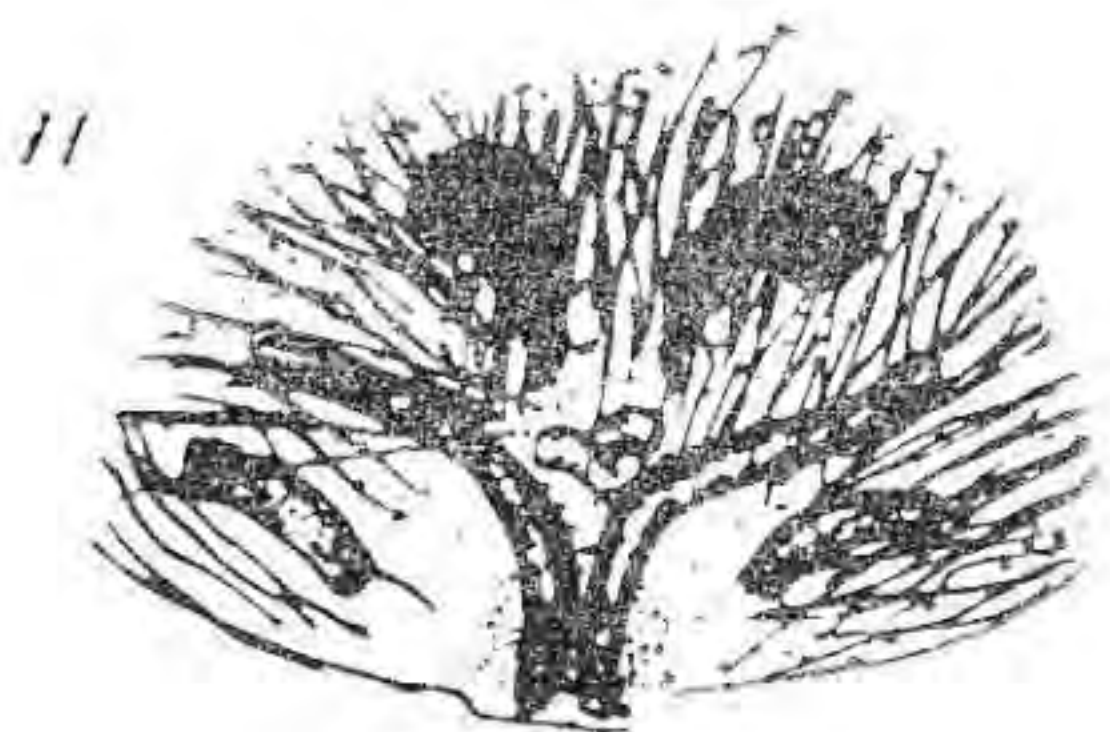
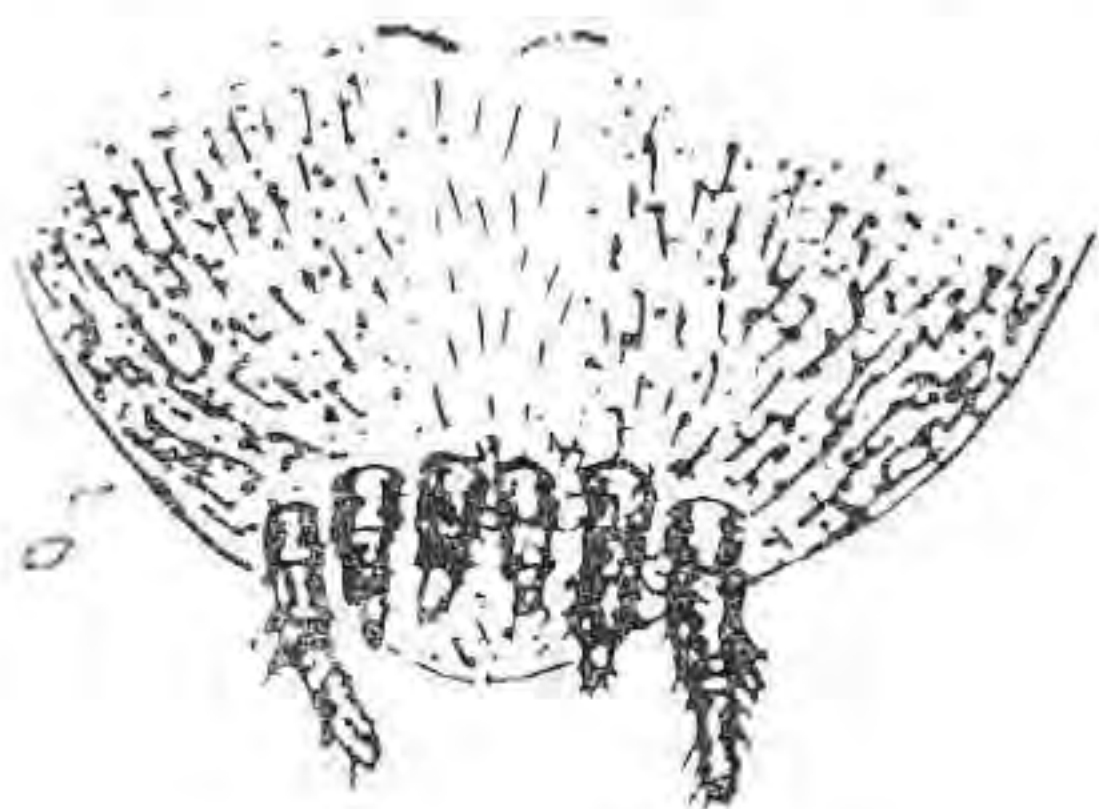
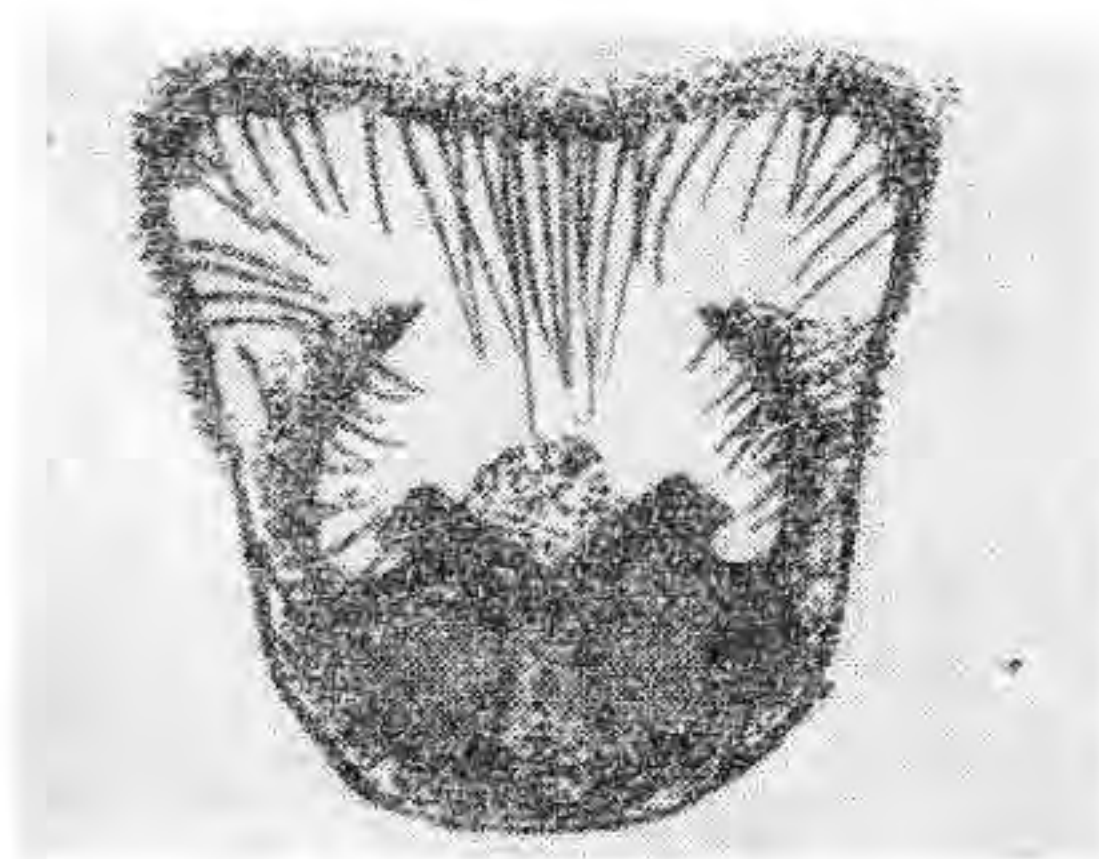
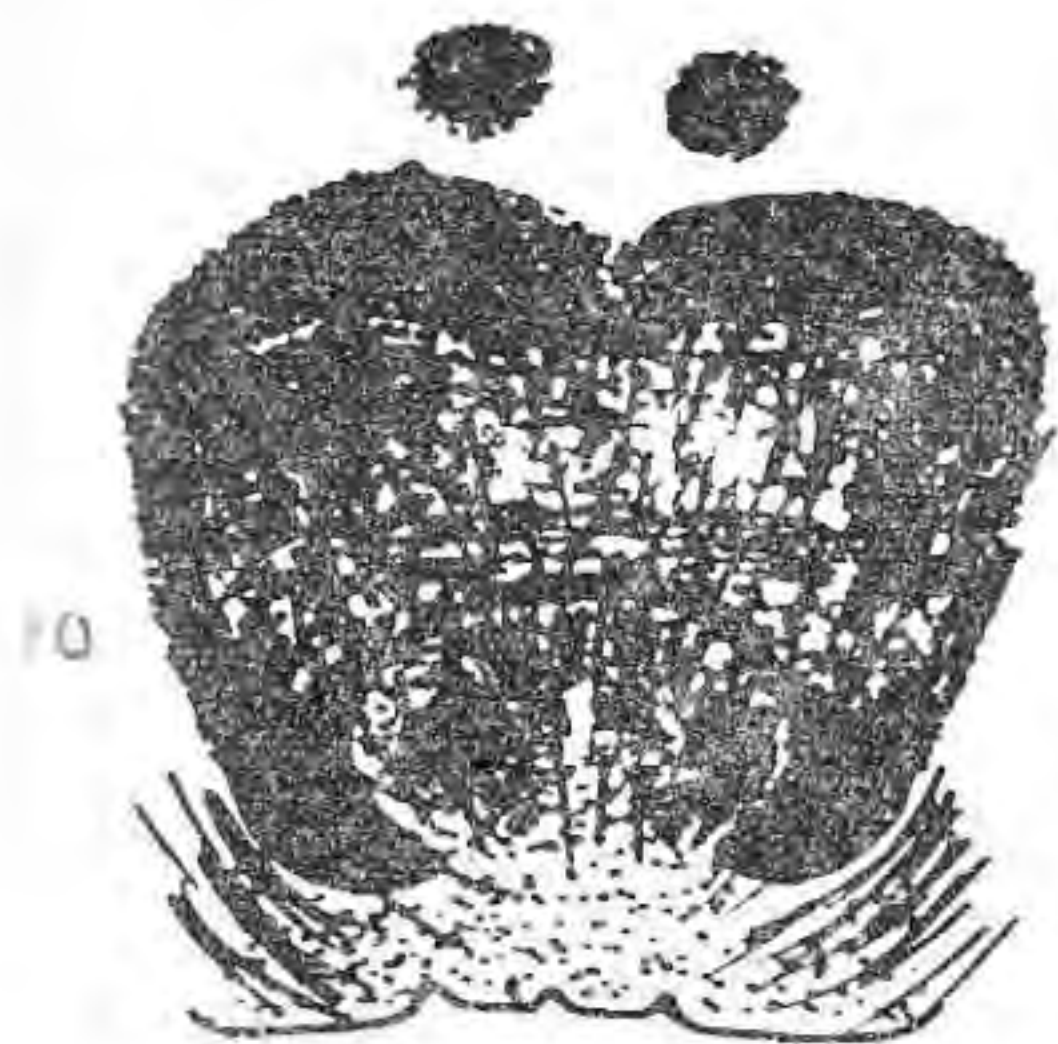
25. *X. luctuosus* (Blackw.)

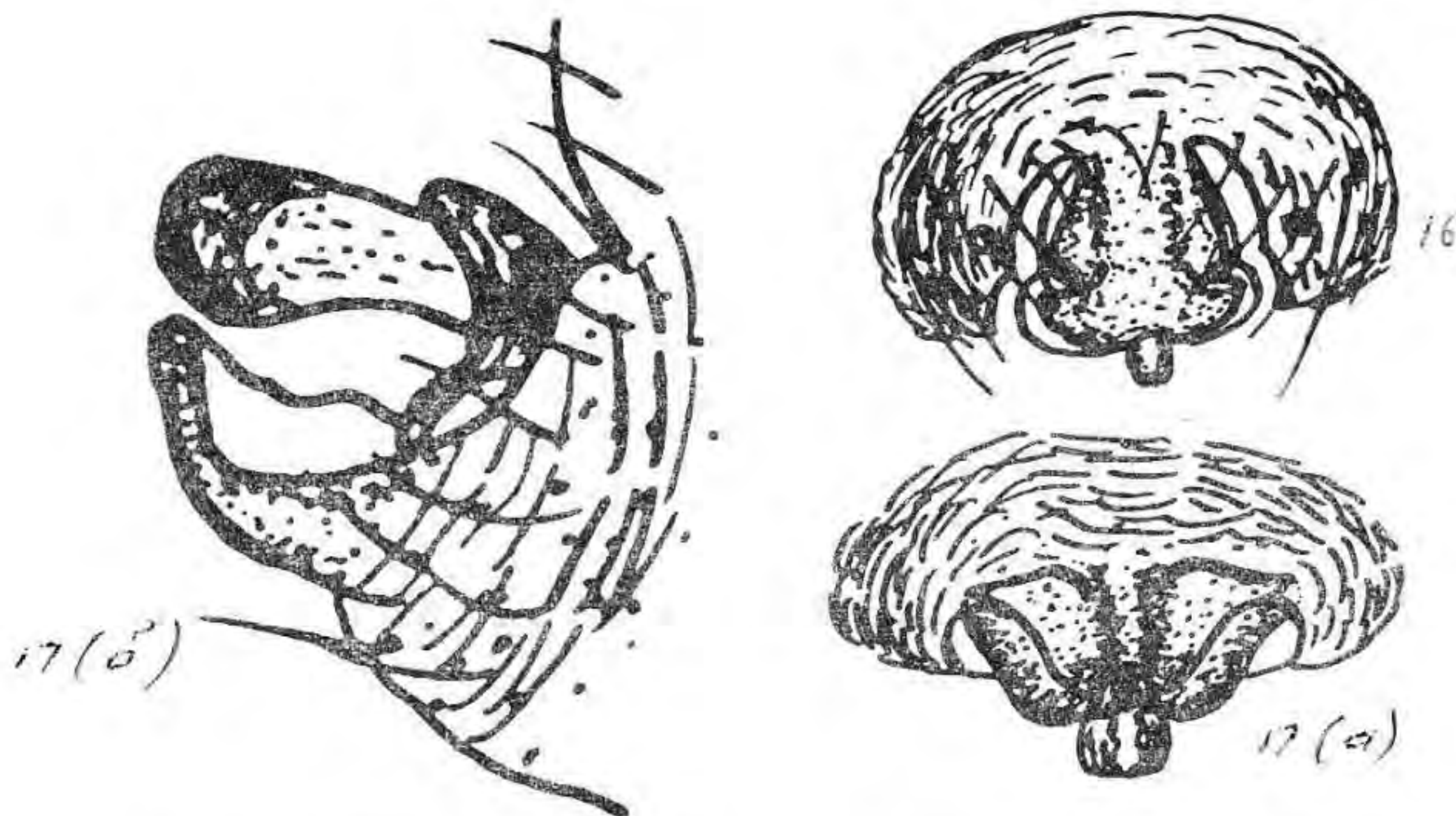
сосняк беломошно-брусничный, кошение с кустарничка, 6.VIII.70; сосняк чернично-зеленомошный, кошение с кустарничка, 9.VII.70.

26. *X. ulmi* (Hahn)

сосняк по болоту, кошение с кустарничка, 3.VI.70; болото, близ аэродрома, кошение с кустарничка, 3.VI.70.







1 — *Arctosa lamperli* (Dahl), эпигина; 2 — *Bolyphantes crucifer* (Menge), эпигина; 3 — *Centromerus prudens* (Pick.-Camb.), эпигина; 4 — *Centromerus sellarius* (Sim.), эпигина; 5 — *Sitticus caricis* (Westr.), эпигина; 6 — *Neon reticulatus* (Blackw.), эпигина; 7 — *Heliophanus dampfi* (Schenk.), эпигина; 8 — *Callilepis nocturna* (L.), эпигина; 9 — *Zelotes apricorum* (L. Koch), эпигина; 10 — *Clubiona lutescens* (Westr.), эпигина; 11 — *Antictea elegans* (Blackw.), а — эпигина; б — конец брюшка; 12 — *Hahnia pusilla* (C. L. Koch), эпигина; 13 — *Microneta viaria* (Blackw.) эпигина; 14 — *Leptyphantes alacris* (Blackw.), эпигина; 15 — *Leptyphantes obscurus* (Blackw.), эпигина; 16 — *Leptyphantes mengei* (Kulcz.), эпигина; 17 — *Bolyphantes index* (Thor.), эпигина, а — сверху; б — сбоку.

V. СЕМЕЙСТВО CLUBIONIDAE

* 27. *Clubiona lutescens* (Westr.) (рис., 10)
луг суходольный, кошение с травостоя, 29.VI.70; луг заливной, кошение с травостоя, 29.VI.70.

28. *Agroeca brunnea* (Blackw.)
прогал зеленомошно-лишайниковый, в подстилке, 18.VI.70.

VI. СЕМЕЙСТВО AGELENIDAE

* 29. *Antictea elegans* (Blackw.) (рис., 11)
луг заливной, на подстилке, 22.VI.70.

* 30. *Hahnia pusilla* (C. L. Koch) (рис., 12)
ельник зеленомошно-долгомошный, во мху, 16.VI.70.

* 31. *H. opionidum* (Sim.)?
ельник сфагновый, во мху, 16.VI.70.

32. *Acantolycosa lignaria* (Cl.)

прогал зеленомошно-лишайниковый, 26.VI.70; сосняк багульниковый, 12.VI.70; луг заливной, 22.VI.70; сосняк чернично-зеленомошный, 17.VI.70.

33. *Alopecosa pulverulenta* (Cl.)

сосняк чернично-зеленомошный; луг заливной; ельник сфагновый; сосняк по болоту. Встречаются в течение всего лета.

34. *A. aculeata* (Cl.)

прогал зеленомошно-лишайниковый, 3.VIII.70.

35. *A. cursor* (Hahn)

сосняк-беломошник, 10.VIII.70.

36. *A. fumigata* (L.)

на болоте близ аэродрома, 12.VIII.70.

* 37. *Arctosa lamperti* (Dahl)

на болоте, 24.VI.70.

(рис., 1)

* 38. *A. perita* (Latr.)

ельник чернично-зеленомошный, 15.VII.70.

* 39. *A. maculata* (Hahn)

сосняк бруснично-беломошный, 10.VI.70; сосняк чернично-зеленомошный, 13.VI.70.

40. *Pardosa lugubris* (Walck.)

сосняк-беломошник, 5.VII.70; луг суходольный, 5.VII.70.

41. *P. morosa* (L. Koch)

берег Печоры, 3.VII.70; прогал зеленомошно-лишайниковый, 10.VI.70.

42. *P. calida* (Blackw.)

на болоте, 3.VI.70; прогал зеленомошно-лишайниковый, 8.VI.70; луг заливной, 22.VI.70.

43. *P. proxima* (C. L. Koch)

берег Малой Гарежки, 26.VI.70.

44. *P. amentata* (Cl.)

луг заливной, 22.VI.70; сосняк-черничник, 17.VI.70.

45. *P. palustris* (L.)

на болоте у аэродрома, 3.IX.70.

46. *P. prativaga* (L. Koch)

на болоте, 3.IX.70.

47. *P. saltuaria* (L. Koch)

на болоте; сосняк по болоту, 23.VI.70.

48. *P. riparia* (C. L. Koch)

на болоте, 8.VI.70.

49. *Trochos terricola* (Thor.)

сосняк по болоту; сосняк-черничник; сосняк-беломошник; луг заливной; ельник сфагновый. Вид встречается в течение всего лета.

50. *Xerolycosa nemoralis* (Westr.)

прогал зеленомошно-лишайниковый, 10.VIII.70; сосняк по болоту, 24.VI.70; на песке на аэродроме, 26.V.70.

51. *X. miniata* (C. L. Koch)
неполовозрелые, протал зеленомошно-лишайниковый, 18.VI.70.

* 52. *Pirata picollo* (Dahl)
на болоте, 23.VI.70.

53. *P. piraticus* (Cl.)
на болоте, 3.VIII.70; луг заливной, 22.VI.70; ельник сфагновый по краю болота, 17.VII.70; сосняк по болоту, 15.VIII.70.

54. *P. hygrophilus* (Thor.)
луг заливной, 22.VI.70; сосняк по болоту, 12.VII.70; сосняк-черничник, 18.VII.70.

VIII. СЕМЕЙСТВО PISAURIDAE

55. *Dolomedes fimbriatus* (Cl.)
на болоте, 23.VI.70.

IX. СЕМЕЙСТВО ARANEIDAE

56. *Araneus marmoreus* (Cl.)
лишайниково-брусничная вырубка, 10.VIII.70; луг суходольный, на березе, 22.VIII.70; сосняк багульниковый, 10.VIII.70.

57. *A. silvicultor* (C. L. Koch)
центральная усадьба, на кустарнике, 15.VIII.70.

58. *A. ocellatus* (Cl.)
луг заливной, 8.VII.70; берег Печоры, на кустарнике, 26.VI.70; на берегу, устье Большой Гаревки, 28.VI.70.

59. *A. hyperboreus* (Kulcz.)
окраина болота, с тенёт, 12.VIII.70; сосняк по болоту, кошение с кустарника, 3.VI.70.

60. *A. angulatus* (Cl.)
на малиннике, центральная усадьба, 9.VIII.70.

61. *A. cucurbitinus cucurbitinus* (Cl.)
кошение со злаков у аэродрома, 10.VI.70; луг суходольный, кошение, 28.VI.70.

62. *Cereidia prominens* (Westr.)
сосняк-черничник, кошение с кустарника, 16.VI.70.

63. *Hypsosinga albovittata* (Westr.)
окраина болота, кошение со злаков, 3.VI.70; ельник кислично-мелкопапоротничковый, у опушки, кошение с травостоя, 8.VII.71.

64. *Meta segmentata mengei* (Blackw.)
болото, кошение с кустарника, 14.VII.70.

65. *Cyclosa conica* (Pall.)
ельник сфагновый, в кроне ели, 20.VI.70.

X. СЕМЕЙСТВО TETRAGNATHIDAE

- * 66. *Tetragnatha montana* (Sim.)
луг заливной, кошение с травостоя, 22.VI.70.
67. *T. pinicola* (L. Koch)
луг суходольный, с травостоя, 8.VIII.70.
68. *T. extensa* (L.)
болото, 12.VIII.71.
69. *Pachygnatha clerici* (Sund.)
ельник бруснично-черничный, 9.VIII.71.
70. *P. degeeri* (Sund.)
берег Печоры, центральная усадьба, 11.VI.70.

XI. СЕМЕЙСТВО LINYPHIIDAE

71. *Agyneta subtilis* (Pick.-Cambr.)
луг суходольный, центральная усадьба, 1.VIII.70.
72. *Helophora insignis* (Blackw.)
центральная усадьба, с тенёт на ели, 26.VII.70; ельник бруснично-черничный, 6.VIII.71; сосняк чернично-мелко-папоротничковый зеленомошный, 8.VIII.71.
* 73. *Microneta viaria* (Blackw.) (рис., 13)
ельник чернично-морозовый сфагновый, кошение с травостоя, 1.VIII.71.
* 74. *Leptyphantes alacris* (Blackw.) (рис., 14)
ельник чернично-морозовый сфагновый, кошение, 11.VIII.71; центральная усадьба, с тенёт на елях 1.VI.70.
75. *L. cristatus* (Menge)
ельник кислично-мелкопапоротничковый, кошение с подроста, 20.VI.70.
* 76. *L. obscurus* (Blackw.) (рис., 15)
ельник богаторазнотравный, 8.VIII.71.
77. *L. leprosus* (Ohlert.)
сосняк бруснично-черничный зеленомошный, 12.VIII.71.
* 78. *L. mengei* (Kulcz.) (рис., 16)
болото, 18.VIII.71; сосняк чернично-багульниковый зеленомошный, 18.VIII.71.
79. *L. tenebricola* (Wider)
центральная усадьба, с тенёт на ели, 20.VI.70.
* 80. *Centromerus sellarius* (рис., 4)
сосняк-черничник, 19.VII.70.
* 81. *C. prudens* (Pick.-Cambr.) (рис., 3)
ельник сфагновый, 29.VI.70.
82. *Bathypantes dorsalis* (Wid. et Reuss)
луг заливной, кошение с травостоя, 12.VII.70.
83. *Linyphia pusilla* (Sund.)
луг заливной, 5.VII.70; ельник вейниково-долгомошно-сфагновый, 9.VIII.71; сосняк чернично-багульниковый зеленомошный, 8.VIII.71;

болото, 10.VIII.71; сосняк по болоту, 24.VI.70; луг суходольный, 13.VIII.71.

84. *L. hortensis* (Sund.)

центральная усадьба, кошение с елового подроста, 20.VI.70.

85. *L. marginata* (C. L. Koch)

на болоте, с тенёт; кошение с елового подроста по краю болота, 19.VI.70; сосняк багульниковый зеленомошно-долгомошный, кошение с подроста и кустарничка, 5.VII.70.

86. *L. emphana* (Walck.)

сосняк беломошный, кошение с подроста, 3.VIII.70.

87. *Bolyphantes alticeps* (Sund.)

центральная усадьба, луг суходольный, кошение с травостоя, 3.IX.70.

* 88. *B. index* (Thor.)

(рис., 17)

болото, кошение со злаков, 4.VI.70; сосняк чернично-зеленомошный, кошение с подроста, 5.VII.70; ельник чернично-хвощовый зеленомошно-долгомошный, 9.VIII.71; сосняк чернично-багульниковый, 19.VIII.71.

* 89. *B. luteolus* (Blackw.)

луг суходольный, центральная усадьба, 8.VIII.70; сосняк чернично-багульниковый, 18.VIII.71; сосняк чернично-брусничный лишайниково-зеленомошный, 16.VIII.71.

* 90. *B. crucifer* (Menge)

(рис., 2)

сосняк бруснично-черничный, кошение с кустарничка, 5.VII.70; ельник бруснично-черничный зеленомошный, 6.VIII.71.

ЛИТЕРАТУРА

- А ж е г а н о в а Н. С. Краткий определитель пауков (Aranei) лесной и лесостепной зон СССР. Л., «Наука», 1968.
- А ж е г а н о в а Н. С. Пауки-волки Lycosidae Пермской области. Учебное пособие. Изд. Пермск. пед. ин-та, 1971.
- Т ы щ е н к о В. П. Определитель пауков Европейской части СССР. Л., «Наука», 1971.
- У т о ч к и н А. С. Пауки рода *Xysticus* фауны СССР. Определитель. Изд. Пермского ун-та, 1968.
- Х а р и т о н о в Д. Е. Каталог русских пауков. Л., изд. АН СССР, 1932.
- Х а р и т о н о в Д. Е. Дополнение к каталогу русских пауков.—Уч. зап. Пермск. ун-та, 2, 1936, с. 167—225.
- Х а р и т о н о в Д. Е., Н. А. Б е р е з н е в а. Материалы к фауне учлесхоза «Предуралье».—Уч. зап. Пермск. ун-та, № 206, 1970.
- B o n n e t P. Bibliographia araneorum. Vol. 1—3, Toulouse, 1945—1961.
- D a h l F. und M. D a h l. Spinnentiere oder Arachnoidea. II. Lycosidae s. lat. (Wolfspinnen im Weiteren Sinne). Die Tierwelt Deutschlands..., 5, Jena, 1927.
- L o c k e t G. H. and A. F. M i l l i d g e. British Spiders, I, II, London, 1951—1953.
- S i m o n E. Les Arachnides de France. Vol. 13, N 7. Paris, 1874—1937.
- W i e h l e H. Spinnentiere oder Arachnoidea. Linyphiidae (Baldachinspinnen). Die Tierwelt Deutschlands..., 44, Jena, 1956.
- W i l b a s t e A. Eesti Ämblikund. I. Krabiämbliklased (*Xysticidae*), Jooksikämbliklased (*Philodromidae*) ja Hüpikämbliklased (*Salticidae*). Tallin, 1969.

НАСЕЛЕНИЕ ПТИЦ БОРОВОГО РАЙОНА ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Структура населения птиц таежных районов Северо-Востока европейской части СССР изучена еще крайне слабо. Пожалуй, наиболее обследован район Печоро-Илычского заповедника, но основные сводки по его орнитофауне (Дмоховский, 1933; Теплова, 1954, 1957) носят, главным образом, фаунистический характер. Материалы, приводимые по численности птиц (Теплова, 1957), крайне ограничены. Более поздние работы по изучению авиафауны лесов Верхней Печоры (Естафьев, 1969) вопросов численности и структуры населения птиц практически не затрагивают.

В мае-июне 1971—1972 гг. нами проводились исследования по выяснению численности, биотопического распределения и структуры населения птиц на территории равнинно-борового района Печоро-Илычского государственного заповедника.

Боровой район занимает Припечорскую низменность и представляет собой слабо всхолмленную равнину, занятую, в основном, разными типами сосновых лесов, иногда с примесью лиственницы, перемежающимися с открытыми сфагновыми болотами. Общая площадь района 15,8 тыс. га, лесопокрытой территории 14 тыс. га. Преобладающей породой является сосна — 87%, на долю ели приходится 11%, березы — 1,8%, лиственницы — 0,2%. Из сосновых лесов преобладают зеленомошные боры (брусничник и черничник) — около 6,5 тыс. га, багульниковый бор — 2,6 тыс. га, бор-беломошник 2,3 тыс. га. Ельники располагаются, в основном, по берегам Печоры и ее притоков и занимают площадь 1,6 тыс. га.

Основной материал по численности птиц получен в результате учетов на одноразовых маршрутах общей протяженностью 56 км. Несмотря на естественную мозаичность лесных ценозов, смогли выделить 4 основных типа леса: ельники-зеленомошники, боры-беломошники, боры-зеленомошники, боры багульниковые и багульниково-сфагновые.

Одновременно с маршрутными учетами проводился 4-кратный учет на постоянной площадке в 1,6 км² (8×0,2 км) — трансект Яшинского профиля — для получения контрольных данных по плотности населения и определения полноты учета (активность пения).

Всего за время работы отмечено 68 видов (на маршрутах 54) из 95-100 зарегистрированных в боровом районе (Теплова, 1957) гнездящихся видов птиц. Из негнездящихся залетных или пролетных видов отмечено три: галстучник, зимняк и грач. А. А. Естафьев (1969) относит грача к птицам, регулярно гнездящимся на Верхней Печоре.

Основная часть орнитофауны представлена воробьиными — 49 видов (72%), далее следуют, значительно уступая им, кулики —

6 видов (9%), дневные хищники — 4 вида (6%) и дятлы — 3 вида (4,5%). Из куриных отмечено только 2 вида — глухарь и рябчик, хотя на территории района, безусловно, обитают белая куропатка и тетерев. Отряд кукушек представлен 2 видами: обыкновенной и глухой кукушками; отряд голубей — 1 видом — вяхирем; отряд длиннокрылых — 1 видом — черным стрижем.

Среди отмеченных 68 видов не все являются истинно лесными птицами. Так, гнездование чибиса и среднего кроншнепа приурочено только к обширным болотам исследуемого района, в частности, они обычны на Гусином болоте. Вороны, скворцы, полевые жаворонки и деревенские ласточки тяготеют к поселкам, в частности, к Якше, хотя вороны встречаются и на расстоянии 3—4 км от нее. А. А. Естафьев (1969) относит ворону к видам, регулярно гнездящимся в хвойных лесах. Обыкновенная каменка и черноголовый чекан отмечены только на обширных вырубках на левом (незаповедном) берегу Печоры.

Анализ сводных таблиц по плотности населения птиц в основных типах леса (табл. 1, 2, 3, 4, 5) показал, что наиболее богатыми, как по видовому составу, так и по плотности населения, оказались прирусловые зеленомошные ельники. Здесь отмечено 34 вида, общая плотность населения 245 особ./км². Далее следуют зеленомошные боры — 23 вида, плотность населения 150 особ./км², боры-беломошники — 25 видов, 140 особ./км² и, наконец, багульниковые и багульниково-сфагновые боры — 26 видов, 120 особ./км².

По данным учета на пробной площади плотность населения птиц в разных типах ельников (долинные богаторазнотравные, зеленомошные и сфагновые) колеблется от 320 особ./км² до 170 особ./км². В борах численность птиц значительно ниже: 90 особ./км² в багульниково-сфагновых сосняках и 70 особ./км² в лишайниковых и зеленомошных сосняках. Таким образом, данные одноразовых маршрутов и повторных учетов на площадке, несколько отличаясь в абсолютных показателях, выявляют одну и ту же закономерность, а именно — явное предпочтение птицами различного типа ельников соснякам. Подобное же явление отмечено для коренных лесов Архангельской области (Бутьев, 1969).

Это относительное многообразие видов и высокая численность населения птиц в ельниках-зеленомошниках объясняется большей сложностью данного фитоценоза, главным образом, благодаря появлению хорошо выраженного подлеска (рябина, ивы) и елового и березового подроста. За счет этого, в частности, увеличивается численность некоторых видов, например, пеночек. Так, в ельниках зеленомошниках плотность четырех видов пеночек (теньковка, весничка, зеленая, таловка) составляет 71 особ./км², или 29% от общего населения, в зеленомошных борах — 30 особ./км², или 20% от общего населения, в багульниковых борах — 12 особ./км², или 11% от общего населения и, наконец, в сухих беломошных борах встречается только три вида пеночек (исчезает весничка) общей плотностью всего 10 особ./км², или 8% от всего населения.

Весьма характерное для ельников борового района расположение по рекам также влияет на повышение в них плотности населения птиц. Растянутые границы как вдоль поймы, так и вдоль боров, в которые постепенно переходят эти прирусловые ельники, создают повышенный «опушечный эффект». По данным В. Т. Бутьева (1967), численность птиц в опушечной полосе повышается в 1,5—2 раза.

Следует отметить, что сосновые леса всех рассматриваемых типов, несмотря на их значительные различия по влажности и, как следствие этого, по наземному растительному покрову, по видовому составу и плотности населения птиц практически одинаковы.

Во всех основных типах леса показатели и видового состава и плотности населения довольно низки, что является весьма характерным для коренных таежных лесов. В Московской области, например, в ельниках гнездится 74 вида птиц общей плотностью 390 особ./км², в сосняках — 59 видов общей плотностью 220 особ./км² (Птушенко, Иноземцев, 1968).

Вторичные смешанные леса в боровом районе заповедника представлены весьма незначительно, в основном, это зарастающие сосняком и березняком гари. По данным учета на площадке численность птиц в подобных местообитаниях составляет 260 особ./км². На незаповедном левом берегу Печоры молодые смешанные сосново-березовые и реже елово-березовые леса занимают довольно обширные территории, заменяя собой вырубаемые боры. Численность птиц здесь относительно высокая — 210 особ./км². Таким образом, вторичные смешанные леса здесь, как и в Архангельской области (Бутьев, 1969) по плотности населения птиц являются как бы промежуточным звеном между ельниками и сосняками.

Орнитофауна лесов Верхней Печоры, как и всех лесов европейской части СССР, носит гетерогенный характер (Штегман, 1938). Кроме широкораспространенных видов, в нее входят птицы двух географо-генетических орнитокомплексов: таежного и европейских лесов (широколиственных и хвойных).

Почти во всех рассматриваемых типах леса (кроме багульниково-сфагновых боров) преобладали птицы таежного географо-генетического орнитокомплекса (сибирский тип фауны по Штегману) — 11—14 видов, от 36,3% до 54,4%. Птицы географо-генетического орнитокомплекса европейских лесов (европейский тип фауны) составляют 28,0—45,3% (5—11 видов); на долю широкораспространенных видов приходится от 10,4 до 30,1% (6—9 видов) (табл. 5).

Во вторичных смешанных лесах на зарастающих вырубках в описываемом районе все эти три основные группы птиц занимают примерно одинаковое положение: виды таежного орнитокомплекса составляют 31,7%, виды орнитокомплекса европейских лесов — 32,8%, широкораспространенные виды — 34,7%. Сокращение количества таежных видов по сравнению с коренными типами леса весьма характерно, так как свидетельствует о том, что заселение вырубок и вторичных смешанных лесов идет, в первую очередь,

широкораспространенными видами и птицами орнитокомплекса европейских лесов, и лишь позже появляются представители таежного орнитокомплекса.

Сравнение с данными учетов в Архангельской области (Бутьев, 1969) показывает, что несмотря на значительное географическое удаление исследуемых территорий друг от друга, заметной разницы в соотношении географо-генетических комплексов птиц на Верхней Печоре и Архангельской области не наблюдается.

В течение двух лет (1971—1972 гг.) плотность птиц во всех типах леса была достаточно стабильной.

В группу доминирующих видов птиц (доля участия в населении более 10%) по всем рассматриваемым типам леса вошло 8 видов: зяблик, пеночки — зеленая и теньковка, горихвостка, выюрок, клесты (вследствие трудности распознавания в полевых условиях все 3 вида клестов: сосновик, еловик и белокрылый — рассматривались вместе), свиристель и лесной конек. Кроме этих видов-доминантов, в содоминирующую группу можно включить обыкновенную чечетку и пеночку-таловку (табл. 1—4).

Для зеленомошных ельников доминантами оказались зяблик, пеночки — теньковка и зеленая. В группу видов-содоминантов вошли чечетки и клесты (табл. 1).

Во всех типах боров общими доминирующими видами были горихвостка и выюрок. В зеленомошных борах кроме них оказались многочисленными клесты и чечетки, а также лесной конек и пеночка-таловка (табл. 2). В беломошном бору наряду с горихвосткой и выюром в группу доминантов и содоминантов вошли свиристели, многочисленные также в багульниковых борах, клесты и чечетки (табл. 2). Во влажных багульниковых и сфагновых борах самыми многочисленными оказались лесные коньки — вид, весьма характерный для увлажненных и утнетенных сосняков (табл. 4). Таким образом, наряду с видами-доминантами, общими для всех сосновых лесов, каждый тип леса имеет своих, характерных для него доминантов.

В течение рассматриваемых двух лет для группы доминантов и содоминантов характерны относительное постоянство видового состава и стабильность численности для большинства видов.

Исключение составляют лишь чечетки и клесты, колебания численности которых по годам весьма значительны. Правда, по средним данным клесты и чечетки вошли в общую группу доминантов и содоминантов, но это оказалось возможным, особенно для чечеток, только благодаря очень высокой численности в один из рассматриваемых сезонов. В 1971 г. чечетки были многочисленными во всех типах леса, а в 1972 г. отмечены только в багульничковом бору, где их численность оказалась очень низка — 4,4 особ./км². Клесты в 1971 г. были достаточно многочисленны только в бору-зеленомошнике и ельнике-зеленомошнике, а в 1972 г. — во всех типах леса (табл. 6). Любопытен парадоксальный факт, что наиболее бедный по общей плотности населения птиц ценоз — багуль-

никовый бор — дал наиболее стабильную, хотя и наиболее низкую численность чечеток и клестов в течение двух описываемых лет.

Подобные резкие колебания численности — от многочисленных до редких — в течение нескольких лет описаны для клестов и чечеток и в других лесных районах.

Из других видов, численность которых заметно изменилась в течение двух лет, можно отметить пеночку-таловку: в 1971 г. она встречалась во всех типах леса и численность ее колебалась от 4 особ./км² (бор-беломошник) до 18 особ./км² (бор-зеленомошник). В 1972 г. пеночка-таловка отмечена только в двух типах леса: ельнике-зеленомошнике — 13,3 особ./км² и бору-зеленомошнике — 2,8 особ./км².

Таким образом, как и в таежных лесах Архангельской области (Бутьев, 1969), для основных типов леса Верхней Печоры можно выделить группу постоянных доминантов (зяблик, выюрок, горихвостка, лесной конек), численность которых мало колеблется по годам, и факультативных доминантов (чечетки, клесты), численность которых резко меняется в различные годы.

Куриные птицы по нашим данным относятся к категории обычных видов. Рябчики на учетах были отмечены только в зеленомошных ельниках, где численность их составила 1,7 особ./км², или 0,8% от общего населения. Глухари отмечены только в зеленомошном бору, где численность их была 1,4 особ./км², или 0,8%. На постоянной площадке и рябчики, и глухари были отмечены в лишайниково-зеленомошных и зеленомошных борах численностью по 2 особ./км² каждого вида. По данным специальных учетов боровой дичи, проводимых сотрудниками заповедника, осенняя численность глухарей в разных типах боров составляет 2,2 особ./км², а весенние учеты рябчиков в прирусловых ельниках дают весьма высокие показатели — 16 особ./км².

Среди птиц выделяются как виды, приуроченные к строго определенным типам леса (зарянка и мухоловка-пеструшка в ельниках-зеленомошниках, стриж — в бору-беломошнике и др.), так и виды, распространенные по всем рассматриваемым типам леса (пеночка-теньковка, зеленая пеночка, горихвостка, выюрок, лесной конек, певчий дрозд, зяблик, буроголовая гаичка, пеночка-таловка, большой пестрый дятел, обыкновенная и глухая кукушки). Однако численность этой группы видов в разных биотопах неодинакова. Пеночки-теньковки и зеленая наиболее многочисленны в ельниках: по суммарным данным численность пеночки-теньковки здесь 28,6 особ./км², зеленой пеночки — 24,3 особ./км². В сосняках их численность значительно ниже: от 2 до 6,8 особ./км². Пеночка-таловка наиболее многочисленна в ельнике и зеленомошном бору, в сухих и переувлажненных борах ее численность падает. Горихвостка и выюрок наиболее многочисленны в борах (от 12 до 28 особ./км² каждого вида), в ельнике их количество снижается (от 5 до 9 особ./км²). Лесной конек многочисленен только во влажных багульниково-сфагновых борах, где его численность достигает

Плотность населения птиц в зеленомошных ельниках
(протяженность маршрутов 11 км)

В и д	Колич. поющих самцов	Колич. особей на 1 км ²	Доля участ. в населе- нии.
Пеночка-теньковка	33	28,6	11,7
Зяблик	26	23,7	9,5
Зеленая пеночка	24	24,3	9,5
Клесты	12 выводк.	21	8,8
Чечетка	8 выводк.	16	6,0
Чиж	3	12	4,6
Королек	3	12	4,6
Буроголовая гаичка	6 выводк.	11,3	4,5
Пеночка-весничка	8	9	3,9
Горихвостка	8	9,3	4,2
Пеночка-таловка	11	9,1	4,1
Свиристель	5	8,3	3,6
Лесной конек	5	5,9	2,5
Славка-мельничек	4	5,8	2,5
Вьюрок	7	5,3	2,2
Синица-московка	3 выводк.	5	2,2
Зарянка	3	5,2	2,2
Синихвостка	3	3,5	1,6
Мухоловка-пеструшка	3	3,3	1,6
Овсянка-ремез	2	3,6	1,6
Снегирь	2	2,2	1,0
Большой пестрый дятел	3	2,6	1,1
Дрозд-белобровик	3	2,2	1,0
Серая славка	1	2	0,9
Длиннохвостая синица	1	1,8	0,8
Рябчик	1	1,7	0,8
Трехпалый дятел	1	1,6	0,7
Садовая славка	2	1,5	0,6
Певчий дрозд	2	1,4	0,6
Чечевица	1	1,1	0,4
Кедровка	1	0,9	0,3
Сорока	1	0,7	0,2
Обыкновенная кукушка	1	0,3	0,1
Глухая кукушка	1	0,3	0,1
Всего . . .		242,5	100

22,5 особ/км² (в других типах леса она не превышает 11 особ/км², в среднем находясь на уровне 5-6 особей/км²). Буроголовые гаички, также как зяблики и пеночки, явно предпочитают ельники, где численность их — 11 особ/км² (в борах — не выше 5 особ/км²). Наиболее равномерно по всем типам леса расселены певчий дрозд, большой пестрый дятел, обыкновенная и глухая кукушки; причем численность их повсеместно относительно невысока (табл. 1—4).

Характерно, что именно эти наиболее экологически пластичные широкораспространенные виды являются почти повсеместно и наи-

Плотность населения птиц в борах-зеленомошниках
(протяженность маршрутов 10 км)

В и д	Коллч. поющих самцов	Коллч. особей на 1 км ²	Доля участ. в населе- нии, %
Клесты	12 выводк.	24	17,1
Горихвостка	18	22,5	16,0
Вьюрок	20	16,1	11,4
Лесной конек	9	12	8,5
Чечетка	5 выводк.	10	7,1
Пеночка-таловка	7	7	5,0
Пеночка-весничка	5	6,6	4,7
Овсянка-ремез	3	6	4,3
Пеночка-теньковка	6	6	4,3
Синехвостка	4	5,7	4,1
Зеленая пеночка	4	5	3,5
Большой пестрый дятел	4	4	2,8
Снегирь	3	2	1,4
Буроголовая гаичка	2 выводк.	2	1,4
Садовая славка	2	2	1,4
Певчий дрозд	2	2,1	1,4
Лесная завирушка	1	2	1,4
Глухарь	1	2	1,4
Зяблик	1	1	0,7
Глухая кукушка	2	0,8	0,6
Обыкновенная кукушка	2	0,6	0,4
Сойка	1	0,5	0,3
Кедровка	1	0,5	0,3
Всего		140,3	100

более многочисленными (кроме последних четырех видов), входя в группу доминантов и содоминантов.

Интересно проследить биотопическое распределение двух близко родственных видов — зяблика и вьюрка. В разных типах леса эти виды как бы взаимозаменяют друг друга. В ельниках, где зяблик является доминирующим видом, вьюрок находится явно в подчиненном положении (численность его 5,3 особ./км²). В борах, где господствует вьюрок, численность зяблика не превышает 2,6 особ./км². Складывается впечатление, что зяблик вытесняет вьюрка из наиболее благоприятных кормовых и гнездовых станций. Подобное же явление отмечено в Архангельской области (Бутьев, 1969).

Провести сравнительный анализ наших количественных данных по численности птиц борового района Печоро-Илычского заповедника с многолетними материалами Е. Н. Тепловой, к сожалению, невозможно, так как ее работа «Птицы района Печоро-Илычского заповедника» носит, в основном, фаунистический характер. С другой стороны, проводимые ею в течение 10 лет стационарные исследования безусловно дали возможность выявить значительно боль-

Плотность населения птиц в борах-беломошниках
(протяженность маршрутов 20 км)

В и д	Колич. поющих самцов	Колич. особей, на 1 км ²	Доля участ. в населе- нии, %
Горихвостка	50	31	21,3
Клесты	20 выводк.	20	13,7
Свиристель	16	16	10,9
Вьюрок	30	12,3	8,5
Чечетка	10 выводк.	10	6,8
Лесной конек	13	8,6	5,9
Стряж	6	6	4,1
Пеночка-теньковка	12	6	4,1
Буроголовая гайка	5 выводк.	5	3,4
Синехвостка	7	5	3,4
Чиж	2	4	2,7
Славка-мельничек	4	4	2,7
Зеленая пеночка	6	3,7	2,5
Зяблик	5	2,3	1,5
Белая трясогузка	2	2,2	1,5
Пеночка-таловка	4	2	1,3
Большой пестрый дятел	4	1,9	1,3
Кукша	3	1,4	0,9
Обыкновенная кукушка	8	1,3	0,9
Певчий дрозд	3	1,3	0,9
Серая мухоловка	2	0,9	0,6
Дрозд-белобровик	2	0,8	0,6
Желна	1	0,4	0,3
Глухая кукушка	1	0,2	0,1
Ворона	1	0,1	0,1
Всего		146,4	100

шое количество видов, чем это удалось сделать нам за два полевых сезона.

Однако в плане сравнения, на наш взгляд, интересным является следующий факт. По Е. Н. Тепловой, чибис и средний кроншнеп — виды пролетные, встречающиеся в окрестностях Якши только весной. По нашим же наблюдениям, только на одном Гусином болоте в 1971 и 1972 гг. гнездилось не менее трех пар каждого вида. У обоих видов были найдены гнезда или пуховики.

Вероятно, за 30 лет чибисы и средние кроншнепы смогли заселить болотистые пространства на территории борового района заповедника. Интересно, что северная граница гнездового ареала чибиса ранее проводилась Н. А. Гладковым (1951) как раз в районе Якши. А. А. Естафьев (1969) не включает среднего кроншнепа ни в список регулярно гнездящихся, ни залетных видов птиц Верхней Печоры.

По типу питания всех птиц северной тайги можно подразделить на 4 трофические группы: насекомоядные (пеночки, горихвостки, лесные коньки, мухоловки и др.), насекомо-растительные

Плотность населения птиц в багульниковых и багульниково-сфагновых борах
(протяженность маршрутов 15 км)

В и д	Колич. поющих самцов	Колич. особей, на 1 км ²	Доля участ. в населе- нии, %
Лесной конек	23	22,5	19,0
Горихвостка	22	18,8	16,1
Вьюрок	29	16,3	14,0
Свиристель	7	10	8,6
Чечетка	5 выводк.	6,2	5,3
Клесты	3 выводк.	4	3,4
Большой пестрый дятел	5	4,2	3,2
Пеночка-теньковка	7	3,6	3,1
Пеночка-таловка	7	2,9	2,7
Зеленая пеночка	4	2,8	2,5
Пеночка-весничка	2	2,8	2,5
Чечевица	3	2,6	2,2
Чиж	1	2,6	2,2
Буроголовая гаичка	2 выводк.	2,6	2,2
Королек	1	2,6	2,2
Садовая славка	4	2,3	1,9
Певчий дрозд	4	2,2	1,8
Снегирь	2	2	1,6
Трясогузка	1	1,3	1,1
Серая мухоловка	1	1,3	1,1
Обыкновенная кукушка	5	0,9	0,9
Зяблик	1	0,9	0,9
Кукша	1 выводк.	0,5	0,5
Дрозд-белобровик	1	0,4	0,4
Большой улит	1	0,3	0,3
Глухая кукушка	1	0,1	0,1
Всего		116,7	100%

(вьюрки, зяблики, дрозды и др.), семеноядные и вегетативноядные (клесты, чечетки, куриные и др.) и хищники.

Средние данные, приведенные в таблице 5, показывают явное доминирование насекомоядных птиц во всех типах леса (от 50 до 57%), далее следует группа птиц со смешанным питанием (от 19 до 32%) и затем виды-семенояды (от 13,8 до 31%), в связи со значительными колебаниями численности клестов и чечеток роль последней трофической группы в общем населении птиц может особенно сильно меняться по годам.

Таким образом, анализ структуры населения птиц борового района Печоро-Илычского заповедника показывает, что его орнитофауне присущи все основные признаки, характерные для авифауны таежных районов. Повсеместно преобладают птицы таежного орнитокомплекса. Для населения птиц характерно наличие двух категорий доминантов. Видовой состав и плотность населения птиц на территории всего борового района относительно низки, что усугубляется еще абсолютным доминированием сосновых лесов.

Таблица 5

Структура населения птиц борового района Печоро-Ильчского заповедника в 1971—1972 гг.

Местообитание	Число учтенных видов	Плотность, особ./км ²	Географо-генетический ориентокomплекс				Широко распространенный вид		Трофическая группа					
			Таежный	Европейских лесов			Число видов	Доля участия в населении, %	Насекомоядные		Насекомо-растительные		Растительные	
				Число видов	Доля участия в населении, %	Число видов			Доля участия в населении, %	Плотность, особ./км ²	Доля участия в населении, %	Плотность, особ./км ²	Доля участия в населении, %	
Ельники-зеленомошники	34	245	14	36,3	11	33,8	9	30,1	138,2	57,0	62,4	25,7	42,0	17,3
Бор-беломошник	25	150	11	49,9	8	39,7	6	10,4	75,9	52,0	40,5	27,6	30,0	20,4
Бор-зеленомошник	23	140	11	54,4	5	28,0	7	17,4	72,2	51,5	30,1	21,5	38,0	27,0
Бор багульниково-сфагновый	26	120	11	39,2	8	45,3	7	15,5	65,0	55,7	37,1	32,0	14,8	12,3

Примечание. Ввиду крайней малочисленности группа хищников в расчетах не используется.

Таблица 6

Колебания численности чечеток и клестов в течение 1971—1972 гг.

Местообитание	Чечетки						Клесты			
	1971			1972			1971		1972	
	Плот- ность, особ./км ²	Доля участия в населе- нии, %	Доля участия в населе- нии, %	Плот- ность, особ./км ²	Доля участия в населе- нии, %	Доля участия в населе- нии, %	Плот- ность, особ./км ²	Доля участия в населе- нии, %	Плот- ность, особ./км ²	Доля участия в населе- нии, %
Ельники-зеленомошники	32	12,0	—	—	—	—	15	6,0	22,0	11,8
Бор-беломошник	22	17,5	—	—	—	—	—	—	36,3	24,5
Бор-зеленомошник	40	26,4	—	—	—	—	16	10,5	28,5	19,2
Бор багульниковый	8	7,0	3,3	4,4	3,3	3,3	2	1,8	10,0	7,5

ЛИТЕРАТУРА

- Б у т ь е в В. Т. Численность и особенности размещения птиц в лесах Московской области.—В сб.: Животное население Москвы и Подмосковья. Материалы совещания МОИП ИГ АН СССР, М., 1967.
- Б у т ь е в В. Т. Структура населения птиц северной тайги Европейской части СССР.—В сб.: Орнитология в СССР, № 1. Материалы Пятой Всесоюзной орнитологической конференции, Ашхабад, 1969.
- Г л а д к о в Н. А. Отряд кулики. Птицы Советского Союза. М., т. 3, 1951.
- Д м о х о в с к и й А. В. Птицы Средней и Нижней Печоры.—Бюлл. МОИП, отд. биологии, т. 42, 1933.
- Е с т а ф ь е в А. А. Орнитогеографическая характеристика бассейна Верхней Печоры.—Тр. Коми филиала АН СССР, вып. 21, Сыктывкар, 1969.
- П т у ш е н к о Е. С., И н о з е м ц е в А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. Изд. МГУ, 1969.
- Т е п л о в а Е. Н. Биогеографический обзор фауны птиц района Печоро-Ильчского государственного заповедника.—Тр. Коми филиала Всесоюзн. географ. общества, вып. 2, Сыктывкар, 1954.
- Т е п л о в а Е. Н. Птицы района Печоро-Ильчского заповедника.—Тр. Печоро-Ильчского государственного заповедника, вып. 6, Сыктывкар, 1957.
- Ш т е г м а н Б. Н. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. Изд-во АН СССР, т. 1, вып. 2, 1938.

Раздел II

ФИЗИОЛОГИЯ ЛОСЯ

А. Э. Вебер, Н. Е. Кочанов

ОБМЕН ЭЛЕКТРОЛИТОВ В ОРГАНИЗМЕ ЛОСЯ ЗИМОЙ

В естественном кормовом режиме лося резко выражена сезонность. В зимне-весенний период года основными кормами являются хвойные, древесные и кустарниковые породы. Вместе со снижением количества поедаемого корма ухудшается упитанность и живой вес животного. Для зимней подкормки могут быть использованы капуста, картофель, корнеплоды, а из минеральных веществ поваренная соль (Е. П. Кнорре, 1959). Сезонные изменения кормового режима отражаются на обмене веществ у лосей. В зимний период наблюдается сдвиг в кислую сторону (Н. Е. Кочанов, 1967, 1973).

В опытах была поставлена задача — в комплексе исследований по обмену белков, аминокислот, микроэлементов выяснить ионные отношения и обмен электролитов у лосей при кормлении основными кормами (хвойные лапки и ветки березы) и при использовании белково-минеральной подкормки в зимнее время.

МЕТОДИКА

Обменные опыты проведены на опытной лосеферме Печоро-Илычского государственного заповедника в январе-феврале 1974 года на трех лосях в возрасте один год восемь месяцев с живым весом 230—280 кг.

Лоси содержались в неотапливаемом сарае в просторных индивидуальных стойлах на привязи. Температура воздуха в сарае колебалась в пределах -1 — -7°C , наружного воздуха от -12 до -42°C .

В первом периоде опыта (две повторности) животных кормили три раза в день, давали вволю лапки сосны обыкновенной, ветки березы и снег из кормушек.

Во втором периоде опыта условия кормления аналогичные, дополнительно к рациону давали смесь, состоящую из комбикорма 0,3 кг и картофеля 1,0 кг с добавлением калиевых солей органических кислот 71 г и хлористого натрия — 17,5 г.

Ежедневно учитывали показатели физиологического состояния (температуру тела, частоту пульса и дыхания), суточный режим поведения животных, количество поедаемых кормов и снега, выделенных кала и мочи. В конце учетного периода брали кровь из яремной вены.

В среднесуточных пробах кормов, кала, мочи и в сыворотке крови определяли рН — на приборе рН-340, концентрацию ионов натрия и калия — пламенно-фотометрически, кальция и магния — комплекснометрическим титрованием, фосфаты — по Бриггсу, сульфаты — нефелометрически, аммиак — по Конвею и бикарбонаты — по Ван Слайку. Количество анионов органических веществ рассчитывали по разнице между суммой катионов и суммой хлоридов, фосфатов, сульфатов и бикарбонатов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Показатели физиологического состояния лосей в период опыта колебались в следующих пределах: ректальная температура 37,4—38,2° С, частота пульса 54—63 удара в минуту, частота дыхания 7—16 в минуту. Статистически достоверных отклонений между животными по периодам не наблюдали.

В первом периоде лоси потребляли в среднем за сутки по 5,4 кг хвой сосны, 5,1 кг березовых веток и 5,2 кг снега. На прием корма уходило 3—4 часа в сутки. Большую часть суток лоси лежали, при этом наблюдались длительные периоды жвачки. За 14—23 акта дефекации животные выделяли в среднем по 7,2 кг кала при влажности 63,9% и за 3—8 актов мочеиспускания 3,5 л мочи. В водной вытяжке из кала рН $6,2 \pm 0,02$, рН мочи $6,29 \pm 0,07$.

Таблица 1

Концентрация ионов в кормах, кале и моче лосей в первый период

Ион	Лапки сосны	Ветки березы	Кал	Моча
	м-экв/кг сухого вещества			м-экв/л
Na ⁺	4,8	4,6	10,0	2,1
K ⁺	88,0	63,0	147,8	4,5
Ca ²⁺	248,0	343,5	357,8	69,6
Mg ²⁺	54,0	71,2	97,2	24,2
NH ₄ ⁺	—	—	—	266,3
Сумма ионов	394,8	482,3	612,8	366,7
Cl ⁻	4,2	3,0	5,1	6,7
HPO ₄ ²⁻	82,8	104,8	202,4	1,1
SO ₄ ²⁻	23,0	22,0	39,9	5,7
Органические анионы	284,8	352,5	365,4	353,2

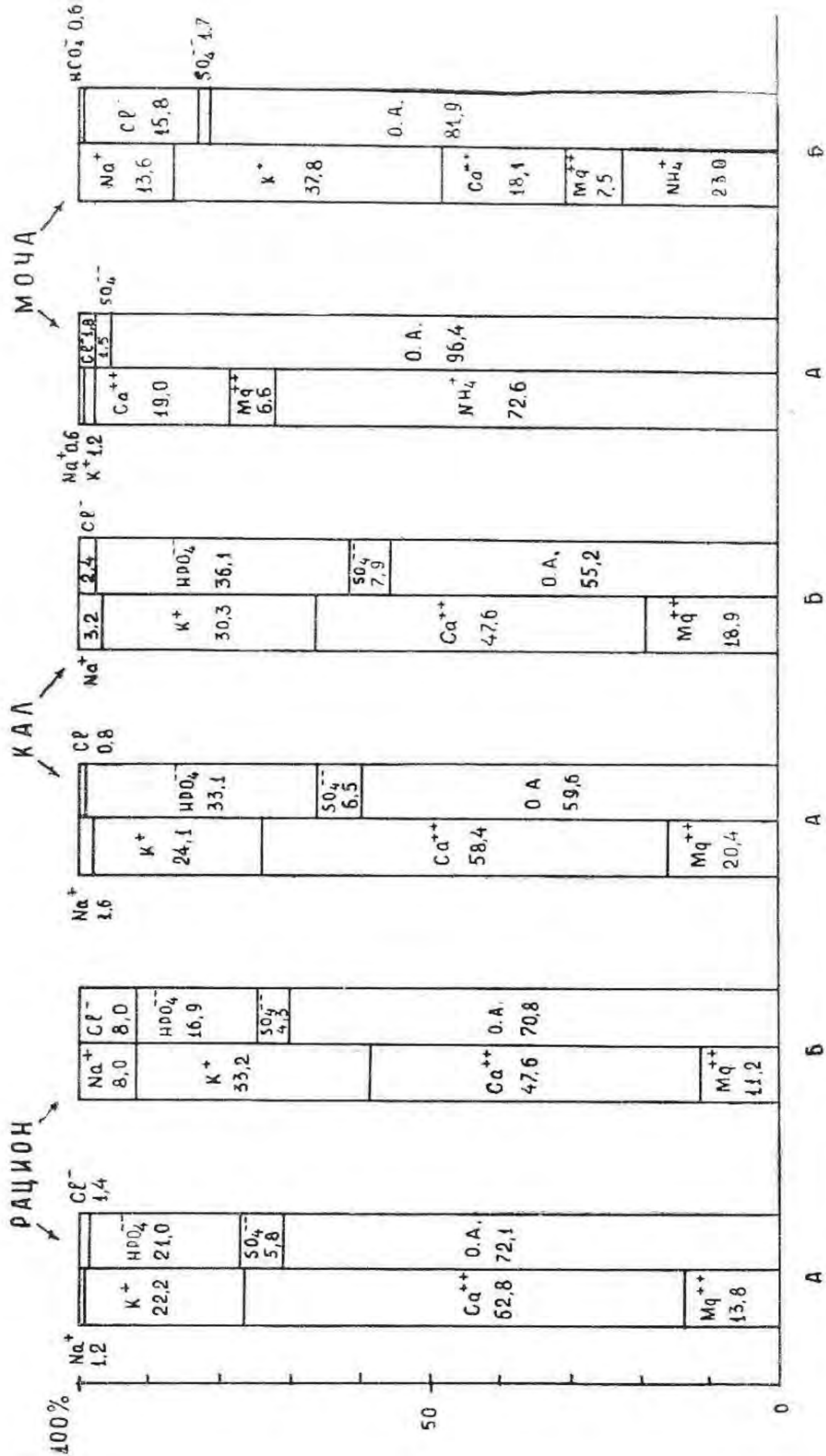


Рис. 1. Соотношение электролитов в кормах, кале и моче лосей зимой, %.

Условные обозначения: А — первый период; Б — второй период.

Концентрации электролитов в одном килограмме сухого вещества кормов и кала и в одном литре мочи в миллиэквивалентах (м-экв) представлены в таблице 1.

Общая концентрация ионов в электролитах березовых веток на 88 м-экв/кг выше, чем в электролитах хвой сосны, главным образом за счет катионов кальция, органических анионов и фосфатов, но зато концентрация ионов калия, наоборот, ниже на 25 м-экв/кг. В кале более половины составляют катионы кальция и анионы органических веществ.

Обращает на себя внимание высокая концентрация электролитов в моче, при этом очень мало катионов натрия и калия, хлоридов и фосфатов, но много ионов кальция и магния, особенно аммония, и органических анионов. Приняв общую концентрацию электролитов за 100%, рассчитали процентное соотношение ионов в рационе, в кале и моче (рис. 1). Если соотношения ионов в рационе и в кале отличаются незначительно, то в моче неорганические катионы составляют только около 27%, а неорганические анионы лишь 3,6%. Остальная часть приходится на катионы аммония и органические анионы.

Общая концентрация электролитов в сыворотке крови лосей составляет 149 м-экв/л. Катионы представлены преимущественно натрием, а среди анионов хлоридов 104 м-экв/л, бикарбонатов 22 м-экв/л и сумма органических кислот и белков, представленных как органические анионы, составляет 16 м-экв/л.

Отсюда видно, что зимой при кормлении сосновой хвоей и березовыми ветками ионные отношения в организме лосей имеют кислый характер.

Во втором периоде опыта лоси потребляли в среднем за сутки сосновой хвои на 0,9 кг, березовых веток на 0,8 кг и снега на 2,9 кг

Т а б л и ц а 2

Концентрация электролитов в кормах, кале и моче лосей во втором периоде

Ион	Комбикорм	Картофель	Кал	Моча
	м-экв/кг сухого вещества			м-экв/л
Na ⁺	8,5	6,0	15,4	50,5
K ⁺	172,0	525,0	144,6	140,3
Ca ²⁺	225,0	87,5	227,5	67,2
Mg ²⁺	105,0	37,5	90,4	28,0
NH ₄ ⁺	—	—	—	84,9
Сумма ионов	510,5	656,0	477,9	371,0
Cl	8,0	19,6	11,7	58,5
HPO ₄ ²⁻	245,0	148,0	172,5	0
SO ₄ ²⁻	43,0	92,0	30,0	6,24
HCO ₃ ⁻	—	—	—	2,3
Органические анионы	214,5	396,4	263,4	304,0

больше, чем в первом периоде и дополнительно съедали 1,4 кг подкормки. Животные выделили 9,9 кг кала при рН водной вытяжки $8,38 \pm 0,04$ и влажности 69,9% и 5,5 л мочи с рН $6,94 \pm 0,08$.

Концентрация электролитов в комбикорме, картофеле, кале и моче представлена в таблице 2. По сравнению с основными кормами комбикорм богат калием, магнием и фосфатами, картофель — калием.

Благодаря добавке солей, соотношение ионов в рационе изменилось в сторону увеличения доли натрия и калия в основном за счет уменьшения кальция и магния. Среди анионов стало больше хлоридов, но уменьшилось количество фосфатов по сравнению с рационом первого периода. Менее значительные изменения произошли в соотношении ионов в кале, в котором общая концентрация электролитов во втором периоде ниже на 135 м-экв/кг также за счет катионов кальция. Общая концентрация электролитов в моче осталась на том же уровне, но доля натрия увеличилась на 13%, калия — почти на 37%, уровень кальция и магния остался примерно такой же, а доля ионов аммония снизилась на 49%. Среди анионов стало хлоридов на 14% больше, а органических анионов на 14% меньше. Кроме того, в моче появилось незначительное количество бикарбонатов и исчезли фосфаты.

В сыворотке крови (рис. 2) при сохранении рН отмечено повышение общей концентрации электролитов, при этом бикарбонатов стало больше на 2,2 м-экв/л, а органических анионов на 7,3 м-экв/л.

Таким образом, подкормка солями органических кислот во втором периоде вызывает небольшой сдвиг ионных отношений в организме лосей в щелочную сторону.

Обеспеченность лосей электролитами. В первом периоде лоси потребляли

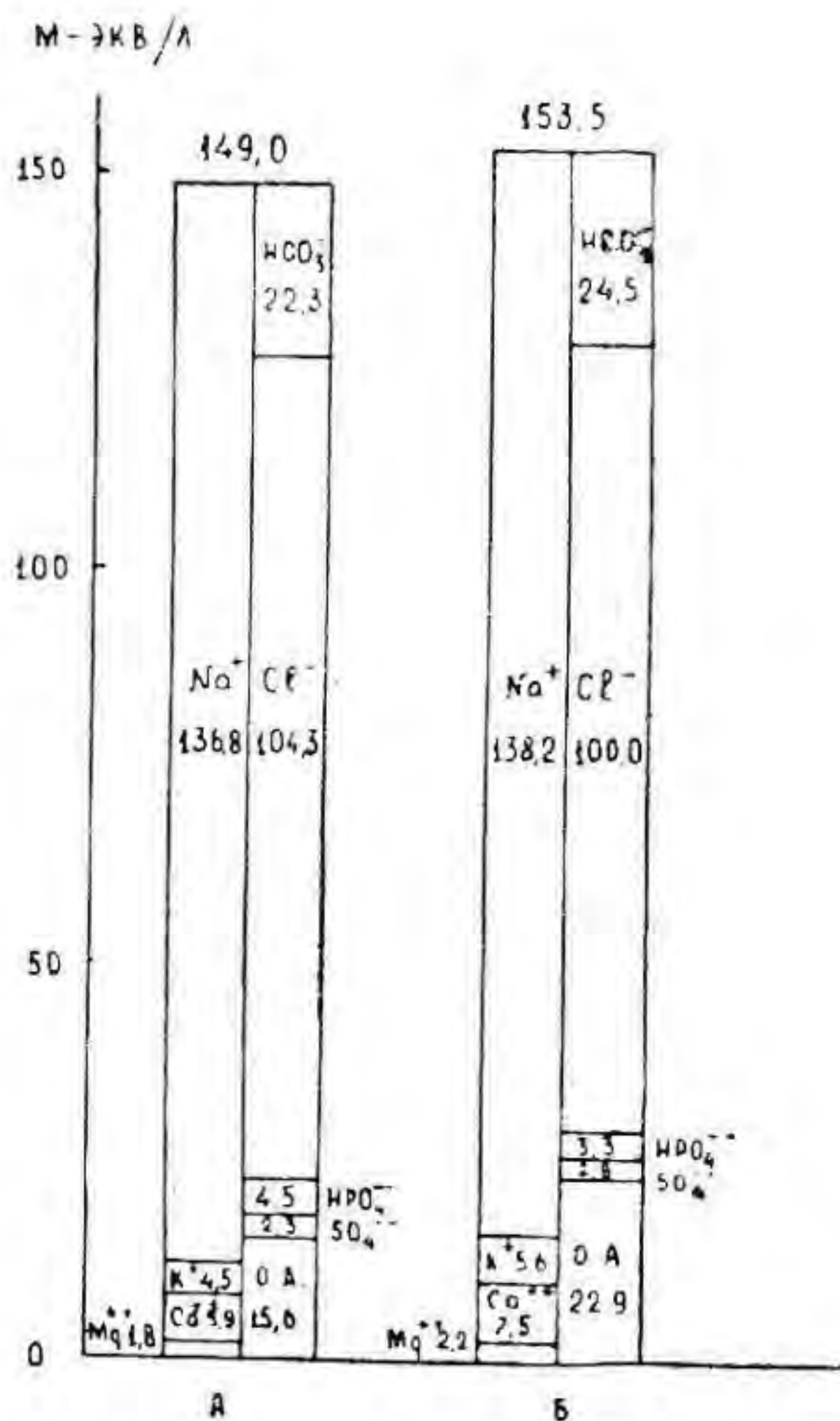


Рис. 2. Ионограмма сыворотки крови лосей зимой, м-экв/л.

Условные обозначения: А — первый период; Б — второй период.

Таблица 3

Обмен электролитов у лосей зимой, м-экв

Наименование показателя	Na ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	NH ₄ ⁺	Всего	Cl ⁻	H ₂ PO ₄	SO ₄ ²⁻	Органич. анионы	НСО ₃ ⁻
Первый период											
Поступило в сутки . . .	25,6	405,9	1638,6	346,2	—	2416,3	19,3	517,6	123,0	1756,4	—
В том числе: с сосновыми лапками . . .	11,9	218,2	615,0	134,0	—	979,1	10,4	205,3	57,4	706,0	—
с березовыми ветками	13,7	187,7	1023,6	212,2	—	1437,2	8,9	312,3	65,6	1050,4	—
Выделено за сутки . . .	32,9	397,2	1163,9	334,5	921,4	2849,9	36,4	526,1	122,6	2164,8	—
В том числе: с калом . . .	25,8	381,5	923,1	250,8	—	1581,2	13,2	522,3	102,9	942,8	—
с мочой	7,1	15,7	240,8	83,7	921,4	1268,7	23,2	3,8	19,7	1222,0	—
Баланс	-7,3	+8,7	+474,7	+11,7	-921,4	-433,6	-17,1	-8,5	+0,4	-408,4	—
Второй период											
Поступило в сутки . . .	334,2	1346,0	2029,4	448,1	—	4157,7	329,6	714,1	177,7	2936,3	—
В том числе: с сосновыми лапками . . .	14,4	263,1	741,5	161,5	—	1180,5	12,6	247,7	68,8	851,5	—
с березовыми ветками	16,2	221,8	1209,1	250,6	—	1697,7	10,6	368,9	77,4	1240,8	—
с подкормкой	303,6	861,1	78,8	36,0	—	1279,5	306,4	97,6	31,5	844,0	—
Выделено за сутки . . .	323,8	1204,0	1049,8	424,3	467,0	3468,9	356,8	515,8	124,9	2458,8	12,6
В том числе: с калом . . .	46,0	432,4	680,2	270,3	—	1428,9	35,0	515,8	90,6	787,5	—
с мочой	277,8	771,6	369,6	154,0	467,0	2040,0	321,8	0	34,3	1671,3	12,6
Баланс	+10,4	+142,0	+979,6	+23,8	-467,0	+688,8	-26,3	+198,3	+52,8	+476,5	-12,6

с кормом 5,46 кг сухого вещества, в котором содержалось 2,42 г-экв электролитов (табл. 3). Организмом усвоено 2,88 кг сухого вещества и 0,87 г-экв электролитов. Через почки выделилось 1,27 г-экв электролитов, поэтому общий баланс их отрицательный и составляет 0,4 г-экв в сутки.

Ионов натрия с кормами поступало 25,6 м-экв и столько же выделялось с калом. Кроме того, с мочой выведено 7 м-экв, поэтому баланс натрия отрицательный. Катионов калия поступало с кормами 405,9 м-экв, при кажущемся усвоении 6%, его баланс слабо положительный. В отличие от одновалентных катионов организмом лосей хорошо усваивались ионы кальция и магния (44 и 28% соответственно). Ежедневно в организме оставалось 475 м-экв кальция и 12 м-экв магния. В отличие от органических анионов усвоение хлоридов, фосфатов и сульфатов было низкое. Через почки выделялось значительное количество ионов аммония (921 м-экв) и органических анионов (1222 м-экв) для сохранения ионного равновесия. Это результат метаболических процессов в организме из-за недостаточного поступления органических веществ с кормами, что обуславливало снижение живого веса лосей в этот период.

Во втором периоде опыта лоси потребляли с кормами на 1,6 кг больше сухого вещества, его переваримость возросла на 5%. В суточном рационе содержалось на 1,66 г-экв меньше, чем в первом периоде. Это свидетельствует о положительном влиянии подкормки на усвоение электролитов из кормов рациона. Так, коэффициент усвоения натрия возрос на 86%, калия — 62%, кальция — 22%, магния — 12%, хлоридов — 81%, фосфатов — 33% и органических анионов — 27%.

Несмотря на значительное выведение электролитов с мочей баланс натрия, калия, кальция, магния, фосфатов, сульфатов и органических анионов был положительным.

Таким образом, белково-минеральная подкормка оказывает весьма положительное влияние на обмен веществ и упитанность животных в зимнее время.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В осенне-зимний период количество поедаемого корма за сутки снижается до 15—20 кг, а весной (март — май) достигает минимума — около 6—12 кг (Е. П. Кнорре, Е. К. Кнорре, 1959). Самцы, по данным О. И. Семенова-Тян-Шанского (1948), поедают 18 кг, самки — 13 кг, а телята — 10 кг. В наших исследованиях лоси съедали более 10 кг кормов в первом периоде и более 13 кг во втором. Белково-минеральная подкормка повышает поедаемость лосями основных кормов.

Показатели физиологического состояния лосей (температура тела, частота пульса и дыхания) находились в пределах колебаний, полученных Е. П. Кнорре и Е. К. Кнорре (1959) для зимнего перио-

да. Это свидетельствует о том, что лоси в течение всего опытного периода были клинически здоровыми.

В организме лосей кислотно-щелочные отношения находятся в зависимости, главным образом, от условий питания. В зимний период отмечается сдвиг в сторону кислотности, но без изменения рН крови. Это результат недостаточного поступления с зимними кормами необходимых минеральных ионов, принимающих участие в ионном равновесии организма (Н. Е. Кочанов, 1968). Наши данные подтверждают этот вывод.

Летний и зимний рационы отличаются не только по соотношению ионов, но и по уровню суточного поступления их. Так, в зимних кормах доля ионов калия ниже на 2,2%, магния на 6%, органических анионов на 15%, а кальция выше на 9%, фосфатов на 11%, чем в летних. Общее количество электролитов в суточном рационе летом в четыре раза больше, чем зимой. Благодаря подкормке поступление электролитов во втором периоде увеличилось почти в два раза, в основном за счет солей органических кислот. При этом отмечено восстановление щелочного характера обмена веществ у лосей. Следовательно, состояние ионного равновесия зависит не только от соотношения электролитов в рационе, но и от уровня их поступления.

Таким образом, в глубокоснежный период зимы основные естественные корма (сосновая хвоя и ветки березы), при суточном поступлении 4 кг корма на 100 кг живого веса лосей, не удовлетворяют потребность их организма в питательных веществах. Наблюдается снижение упитанности и сдвиг ионных отношений в кислую сторону. При подкормке солями органических кислот с небольшим количеством комбикорма (0,3 кг) и картофеля (1,0 кг) значительно повышается потребление основных кормов, возрастает усвоение и использование электролитов и сдвиг ионных отношений в щелочную сторону.

ЛИТЕРАТУРА

- Кнорре Е. П. Экология лося.—Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 7, 1959.
- Кнорре Е. П., Кнорре Е. К. Материалы по изучению некоторых физиологических особенностей лося.—Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 7, 1959.
- Кочанов Н. Е. Состояние кислотно-щелочного равновесия в организме лосей.—Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 12, 1967.
- Кочанов Н. Е. Сравнительно-физиологическая характеристика кислотно-щелочного равновесия в организме жвачных животных.—Диссертация, 1968.
- Кочанов Н. Е. Особенности обмена веществ в организме лося.—В сб.: Одомашнивание лося. М., «Наука», 1973.
- Ланина Л. Б. Опыт изучения пастбищ лося в Печоро-Илычском заповеднике.—Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 7, 1959.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Лось на Кольском полуострове.—Тр. Лапландского гос. заповедника, вып. 2, 1948.

ИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ И ОБМЕН ЭЛЕКТРОЛИТОВ В ОРГАНИЗМЕ ЛОСЕЙ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

В организме лосей в оптимальных условиях летнего питания метаболические процессы протекают с хорошо выраженным щелочным характером ионного равновесия. В то же время у них наблюдается определенный сезонный ритм в ионных отношениях, который связан с изменениями в состоянии белкового, минерального и тазо-энергетического обмена (Кочанов, 1964, 1967, 1973). Но многие детали обмена веществ в организме лосей остаются недостаточно изученными.

В связи с этим была поставлена задача выяснить состояние минеральных ионов в летний период.

МЕТОДИКА

Обменные опыты (две повторности) проводились на лосеферме Печоро-Илычского заповедника в июле 1973 г. на трех годовалых лосях-бычках с живым весом 200—250 кг.

Животные содержались в индивидуальных просторных станках и два раза в день выпускались на двухчасовую прогулку в загон. Кормили три раза в день, поили вволю.

Учитывали показатели физиологического состояния лосей (температуру тела, частоту пульса и дыхания), периоды приема корма, жвачки и покоя, количество потребляемых кормов и воды, выделяемых кала и мочи. В конце учетного периода брали кровь из яремной вены.

Концентрацию водородных ионов определяли на рН-340, аммиака — по Конвею, натрия, калия и кальция — пламенно-фотометрически, магния — комплекснометрически, хлоридов — потенциометрическим титрованием, бикарбонатов — по Ван Слайку, фосфатов — по Бриггсу, сульфатов — нефелометрически.

Одновременно проводились исследования белкового обмена (Г. М. Иванова, А. Ф. Симаков) и обеспеченности микроэлементами (Т. В. Симакова).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Лоси поедали свежеприготовленный корм в течение 5 часов. За сутки они потребляли в среднем по 8,8 кг смеси листьев березы и ивы, по 13,9 кг кипрея и по 6,1 л воды. После кормления, спустя 15—30 минут начиналась жвачка, длившаяся в течение 30—90 минут. Около 16 часов в сутки они лежали.

В учетный период у лосей отмечено 4—6 мочеиспусканий и 12—15 дефекаций в сутки. В среднем за сутки выделялось 7,9 л мочи и 8,3 кг кала.

Ректальная температура исследуемых животных в среднем составила $38,5 \pm 0,1^\circ$, частота пульса — $66,3 \pm 2,0$ ударов в минуту, частота дыхания — $24,0 \pm 2,2$ в минуту, сокращений рубца — $7,6 \pm 0,8$ за 5 минут.

Ионное равновесие в организме лосей дается по ионному составу кормов, кала, мочи и крови. Общая ионная концентрация листьев березы и ивы оказалась значительно выше, чем кипрея, в основном за счет большего содержания кальция и органических анионов, так как различия в содержании остальных ионов выражены в меньшей степени (табл. 1). В то же время рН водной вытяжки древесных листьев указывает на более высокую щелочность, чем в вытяжке кипрея. На эквивалент титруемой кислотности (ТК) листьев приходится 3,6 эквивалента титруемой щелочности (ТЩ), тогда как в кипрее это соотношение составляет 1 : 1,4.

В организм лося корма поступали в смешанном виде, поэтому представляет интерес соотношение ионов в суточном рационе. С кормами рациона животные потребляли 9,79 г-экв катионов и столько же анионов. Из этого количества на долю калия приходилось 24,4%, кальция и магния — 75,1%. Обращает внимание, что органические анионы составляли 87,4% от всего количества отрицательных ионов. Это значит, что в кормах катионы в основном связаны с органическими анионами, которые могут быть подвержены биохимическим и микробиальным процессам в пищеварительном тракте.

Таблица 1

Концентрация ионов в кормах, кале и моче лосей

Ион	Листья древесные	Кипрей	Кал	Моча
	м-экв/кг			м-экв/л
Na ⁺	$2,8 \pm 0,1$	$2,0 \pm 0,1$	$3,4 \pm 0,1$	$4,9 \pm 2,4$
K ⁺	$103,7 \pm 8,3$	$107,1 \pm 6,7$	$19,7 \pm 2,3$	$201,3 \pm 12,2$
Ca ²⁺	$320,5 \pm 13,6$	$175,5 \pm 9,2$	$143,0 \pm 11,0$	$72,0 \pm 6,3$
Mg ²⁺	$89,5 \pm 6,2$	$90,4 \pm 7,4$	$76,9 \pm 8,6$	$127,8 \pm 7,7$
NH ₄ ⁺	—	—	—	5,0
Сумма ионов	516,5	375,0	243,0	411,0
Cl ⁻	$1,2 \pm 0,1$	$5,7 \pm 0,8$	$2,2 \pm 0,04$	$22,0 \pm 2,5$
HPO ₄ ²⁻	$49,0 \pm 2,3$	$37,6 \pm 3,3$	$44,1 \pm 2,8$	0
SO ₄ ²⁻	$6,6 \pm 0,9$	$9,6 \pm 1,3$	$8,9 \pm 1,6$	$1,0 \pm 0,3$
HCO ₃ ⁻	—	—	—	$58,2 \pm 3,4$
Органические анионы	459,7	322,1	187,8	329,8
рН	7,05	6,36	7,40	7,80
ТК	118,8	263,9	63,2	110,7
ТЩ	431,7	358,2	163,7	449,7

Ионный состав кала лосей (табл. 1) показывает, что значительное количество двухвалентных катионов кальция и магния с органическими анионами и фосфатами выводилось из организма. При этом сохранялась щелочная реакция водной вытяжки кала.

В условиях летнего питания лосей через почки выделялась щелочная моча, в которой титруемые щелочные эквиваленты преобладали над кислыми в 4,6 раза (табл. 1). В ионограмме мочи лосей (рис. 1) обращает внимание высокая концентрация магния и кальция, что связано, очевидно, с их содержанием в кормах. Среди анионов бикарбонаты составили 14% от суммы ионов, очень высока доля органических кислот (80%) и мало хлоридов (5,4%).

В крови лосей (рис. 2) при общей ионной концентрации 154,4 м-экв/л содержание всех ионов находилось в пределах нормы. Сумма буферных веществ — бикарбонатов, фосфатов, белков и органических кислот — достигает 51,5 м-экв/л, что составляет почти третью часть от количества анионов.

Отсюда видно, что в организме лосей при летнем содержании ионное равновесие имеет хорошо выраженный щелочной характер. Для них характерен высокий уровень обмена кальция и магния, что обусловлено химическим составом летних кормов.

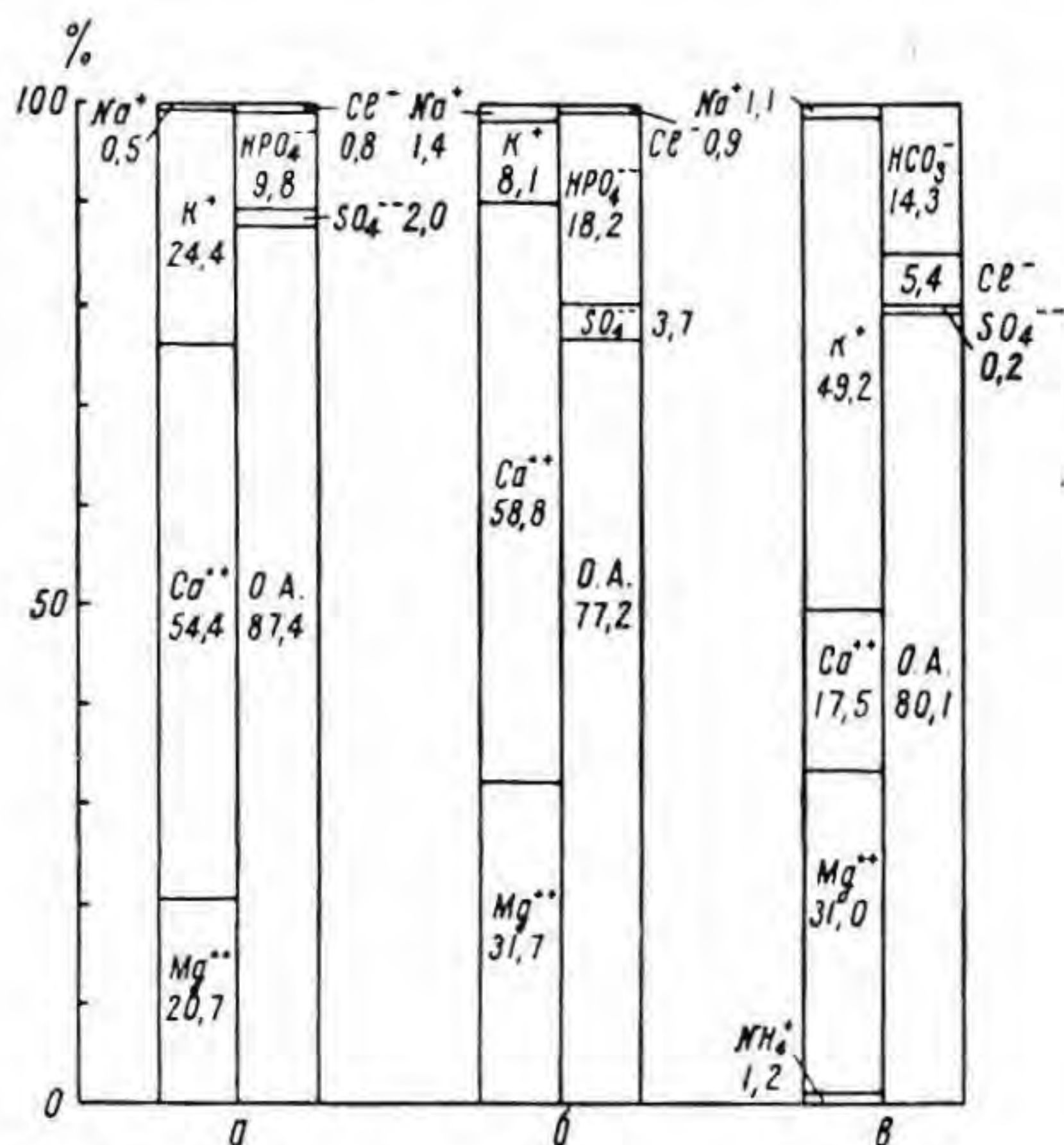
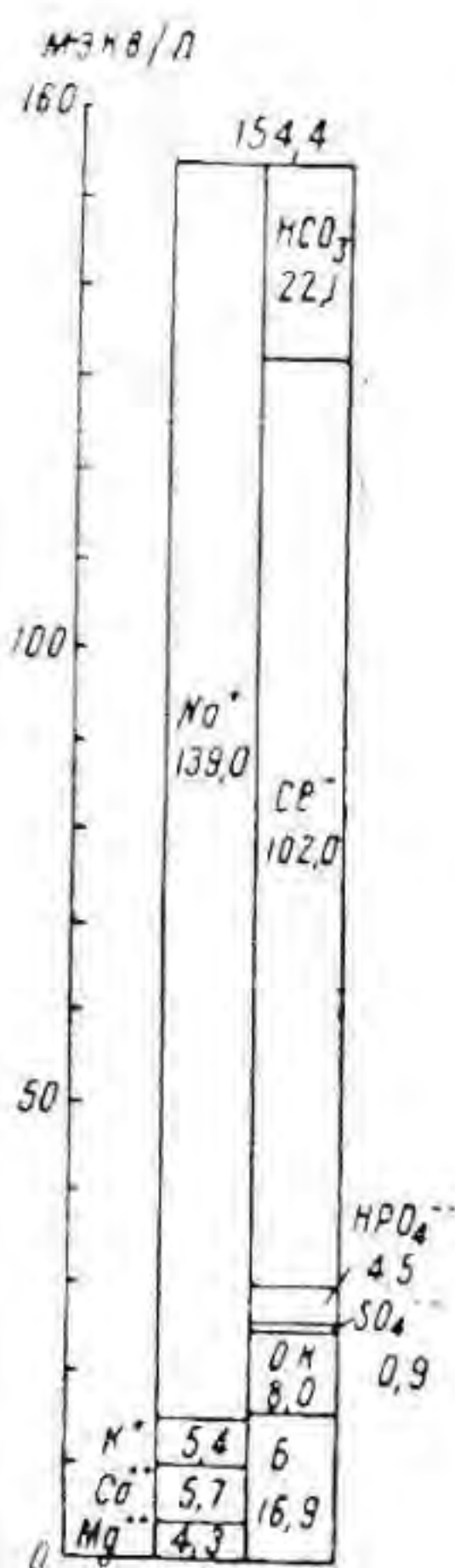


Рис. 1. Ионограммы рациона (а), кала (б) и мочи (в) лосей.
О. А.— органические анионы.



Р и с. 2. Ионограмма сыворотки крови лосей. О. К. — органические кислоты; Б. — белки.

Обеспеченность минеральными ионами.

С кормами летнего рациона лосей поступало только 51,9 м-экв натрия в сутки (табл. 2). В связи с незначительным его усвоением, через пищеварительный тракт выделялось почти 53% натрия от суточного поступления. Выводился натрий также через почки, поэтому его баланс отрицательный (—11,1 м-экв).

Калий, наоборот, поступал с растительными кормами в значительном количестве (табл. 2). Он хорошо усваивался. Несмотря на то, что 65% от поедаемого количества калия выделялось через почки, имеется возможность отложения 674 м-экв. в сутки. Это значит, что 30% калия от усвоенного откладывалось в теле животного.

Кальцием, как было уже отмечено, богаты листья древесных растений, поэтому они и являлись основным источником этого важного элемента. Коэффициент усвоения кальция у лосей очень высок, только 22% выделялось с калом и 15% — с мочой. От усвоенного кальция в теле животного откладывалось 87%, что является важным условием для накопления живого веса растущими лосями.

Показатели обмена магния (табл. 2) также отличались высокой усвояемостью в пищеварительном тракте (69,5%) и хорошим использованием его в организме (30%).

В суточном рационе лосей, как это видно в таблице 2, содержалось 9790,8 м-экв катионов, из которых на долю кальция приходилось 54%. Катионы выводились через органы пищеварения лосей только до 20%, остальные 80% усваивались в организме. Из усвоенного количества катионов 60% осталось в теле и 40% выводилось с мочой. Эти данные указывают на интенсивность обмена электролитов в организме растущих лосей. В балансе катионов остается неучтенным аммоний, который в незначительном количестве выделялся через почки.

Следует добавить, что эти процентные соотношения характерны и для анионов, так как мы исходили из эквивалентного равенства положительных и отрицательных ионов. Разницу между суммой катионов и суммой хлоридов, фосфатов и сульфатов составляли органические анионы (табл. 3), природа которых, к сожалению, до сих пор достаточно не изучена. К органическим анионам мочи отнесены бикарбонаты и органические кислоты. В кормах и кале, видимо, к ним следует относить белки и органические кислоты.

Показатели обмена катионов у лосей, м-экв

Показатели	Натрий	Калий	Кальций	Магний	Всего
Поступило с кормом в сутки	51,9	2408,8	3279,9	2059,2	9790,8
Выделено	63,0	1735,0	1711,4	1623,2	5132,6
В том числе: с калом	27,4	159,8	1158,4	626,0	1971,6
с мочой	35,6	1575,2	553,0	997,2	3161,0
Коэффициент усвоения, %	47,3	93,7	78,0	69,5	80,0
Отложено	—	673,8	3568,5	427,0	4658,2

В летнем рационе лосей содержалось 91 м-экв хлоридов (табл. 3), т. е. несколько больше, чем натрия, в основном за счет кипрея, в котором этого аниона больше почти в пять раз, чем в древесных листьях. Несмотря на хорошее усвоение баланс хлоридов отрицательный ($-99,1$ м-экв), так как они в значительном количестве выделялись через почки.

Фосфаты также хорошо усваивались в организме лосей. Усвоенная часть их полностью откладывалась в теле, так как фосфаты через почки не выводились.

Корма, особенно кипрей, достаточно богаты сульфатами, поэтому их суточное поступление достигало 192 м-экв (табл. 3). Из этого количества выносилось с калом около 38% и с мочой 4%. В организме лосей использовалось 93% от усвоенных сульфатов.

Отсюда видно, что с основными растительными кормами в организм лосей поступало достаточно много различных электролитов. В ходе обменных процессов одна часть выводилась из организма, а другая откладывалась в теле животных. Через пищеварительный тракт в основном выносились кальций, фосфаты и сульфаты, через почки — калий, натрий, магний и хлориды. Благодаря хорошему усвоению минеральных ионов (в среднем около 80%) в организме отложено 26,3 г калия, 71,4 г кальция, 5,1 г магния, 9,5 г фосфатов и 1,8 г сульфатов. В то же время потребности животных в таких важных элементах, как натрий и хлориды, не удовлетворялись, на что указывает их отрицательный баланс ($-0,3$ г и $-3,7$ г соответственно). Поэтому целесообразно в летний период давать лосям подкормку поваренной соли из расчета 3—5 г на 100 кг живого веса.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнительно-физиологическими исследованиями (Кочанов, 1968, 1970) установлено, что в организме жвачных животных, в том числе лосей, возникновение и регуляция щелочного характера

Показатели обмена анионов у лосей, м-экв

Показатели	Хлориды	Фосфаты	Сульфаты	Органические анионы
Поступило с кормом в сутки	91,2	987,4	192,0	8520,2
Выделено	190,3	355,0	80,3	4507,2
В том числе: с калом	17,7	355,0	72,4	1526,5
с мочой	172,6	0	7,9	2980,7
Коэффициент усвоения, %	80,6	64,0	62,3	62,4
Отложено	—	632,4	111,7	4013,0

ионного равновесия связаны с рубцовым пищеварением, в ходе которого создаются условия для образования углекислого газа — источника синтеза бикарбонатов в стенке преджелудков. Одним из условий нормального течения этого процесса является наличие в кормах необходимого количества калия (не менее 20% от суммы ионов в кормах рациона).

Результаты опытов показывают, что в летний период лоси получают такой рацион, в котором калий составляет 24% от общего количества катионов. Кроме того, в кормах рациона много органических анионов. Это значит, что катионы связаны в основном с органическими анионами, таким образом, условия летнего питания являются оптимальными для создания нормального (щелочного) характера обмена веществ в организме лосей. И действительно, ионный состав крови, мочи и кала подтверждает такое состояние обмена веществ.

В то же время у лосей выявлена одна особенность, которая, очевидно, характерна только жвачным животным в естественных условиях обитания. В ионограмме мочи лосей очень низка доля натрия, хлоридов и даже калия по сравнению с домашними жвачными. Низкое содержание этих ионов компенсируется увеличением катионов магния и кальция и органических анионов, поэтому общая ионная концентрация мочи остается высокой.

Такое состояние ионного равновесия, по-видимому, легко может изменяться в сторону кислотности в зависимости от условий питания. Это явление ранее отмечено у лосей годовалого возраста в условиях скудного питания в загоне (Кочанов, 1964).

Результаты обменных опытов дают более полное представление об обмене электролитов у лосей в связи с их минеральным питанием. В литературе неизвестны такого рода опыты с лосями, поэтому попробуем сравнить с аналогичными показателями у коров (Кочанов и др., 1972). В условиях Коми АССР растительные корма достаточно богаты основными минеральными элементами, поэтому вполне удовлетворительно обеспечивают потребности молочных коров в минеральных веществах, за исключением натрия и хлора. Этот основной вывод применим и в отношении лосей. Следует иметь

в виду, что в условиях выпаса они потребляют более разнообразные корма, чем в опыте. Более высокие коэффициенты переваримости кальция, магния и фосфора у лосей, видимо, связано с их интенсивным ростом. Отсюда видно, что такие опыты со взрослыми лосями были также весьма полезными.

Что касается некоторых показателей физиологического состояния животных, то удалось дополнить данные Е. П. Кнорре (1959), которым сделано очень много интересных и длительных наблюдений за лосями.

ВЫВОДЫ

1. В летнее время в организме лосей хорошо выражен щелочной характер ионного равновесия. Это обусловлено соотношением ионов в кормах, в которых доля калия составляет 24% от суммы катионов, органических анионов 87% от суммы катионов.

2. Рацион, состоящий из древесных листьев и кипрея, обеспечивает потребности организма лосей в таких минеральных ионах, как калий, кальций, магний, фосфаты и сульфаты. В качестве обязательной подкормки необходимо давать лосям поваренную соль из расчета 3—5 г на 100 кг живого веса.

ЛИТЕРАТУРА

- Кнорре Е. П. Экология лося.— Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 7, 1959.
- Кочанов Н. Е. Обмен веществ у лосей в летнее время.— Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 11, 1964.
- Кочанов Н. Е. Состояние кислотно-щелочного равновесия в организме лосей.— Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 12, 1967.
- Кочанов Н. Е. Сравнительно-физиологическая характеристика кислотно-щелочного равновесия в организме жвачных животных.— Диссертация, 1968.
- Кочанов Н. Е. Особенности кислотно-щелочного равновесия в организме жвачных животных.— Тезисы научн. сообщ. XI съезда Всесоюзн. физиол. общества им. И. П. Павлова, т. 2, 1970.
- Кочанов Н. Е., Иванова Г. М., Симанова Т. В., Чувьурова Н. И. Физиологические основы кормления молочного скота. Коми кн. изд-во, Сыктывкар, 1972.
- Кочанов Н. Е. Особенности обмена веществ в организме лося.— В сб.: Одомашнивание лоса. М., «Наука», 1973.

УСВОЕНИЕ ЛОСЯМИ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ ЛЕТНЕГО КОРМА

С начала одомашнивания европейского лося в Печоро-Илычском заповеднике изучается его биология (Кнорре, 1959; Иржак, 1964; Кочанов, 1964; Чермных, Роцевский, 1967; Саблина, 1970; Кожухов, 1973). Исследованиями установлено, что одной из биологических особенностей лося является его способность питаться преимущественно древесной и кустарниковой растительностью. Листья берез и других деревьев, по данным Е. К. Тимофеевой (1965), составляют 43% от всего зеленого корма лося. Из трав лоси предпочитают иван-чай (кипрей), осоку, лабазник и хвощи. Доля травянистых кормов в рационе не превышает 15% (Кнорре, 1959).

Большой интерес представляет изучение отдельных сторон обмена веществ в организме лося, как представителя жвачных животных, в естественных условиях. В связи с этим в настоящей работе представлены результаты исследования переваримости основных питательных веществ летнего корма и использования азота в организме лосей.

МЕТОДИКА

Обменные опыты проведены в Печоро-Илычском заповеднике в июле 1973 г. на трех годовалых лосях-бычках с живым весом 200—250 кг. Два лося являются полубратьями по отцу. Животных содержали в одиночных загонах в сарае. Утром и вечером перед кормлением проводили моцион. Кормление было двукратным, поение — вволю из ведра. В предварительный период установили суточное количество поедаемого лосями корма (листьев березы и других лиственных деревьев и свежескошенного кипрея). Корма заготавливали утром и хранили в закрытом проветриваемом помещении. В предварительный период учитывали поедаемость корма и его остатков, в учетный период — дополнительно количество выделяемого кала и мочи. Пробы корма, кала, мочи и крови отбирали по общепринятой методике. Кровь брали из яремной вены в конце учетного периода.

В кормах и кале после высушивания до воздушно-сухого состояния определяли содержание гигроскопической влажности, клетчатки — по Геннербергу и Штоману, жир — в аппарате Сокслета. Содержание сухого органического вещества и безазотистых экстрактивных веществ вычисляли расчетным путем по соответствующим формулам. Аммиак в моче определяли микродиффузным методом по Конвею, содержание общего белка в сыворотке крови — по Кьельдалю.

Количество питательных веществ в кормах, г/кг

Показатели	Листья ивы, березы (по 50%)	Листья ивы (60%) и др. деревьев (40%)	Кипрей
Сухое вещество	340,6	360,5	241,9
Органическое вещество	324,5	343,4	231,4
Сырой протеин	51,9	52,3	45,3
Сырой жир	15,7	11,4	10,3
Сырая клетчатка	61,3	60,4	37,0
Безазотистые экстрактивные веще- ства	195,6	219,3	138,8
Зола	16,1	17,1	10,5
Кормовые единицы, кг	0,3	0,3	0,2
Переваримый протеин, г	34,4	37,9	31,6

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Животные в первом периоде опыта получали листья в соотношении: 50% ивы и 50% березы, во втором — 60% ивы и 40% березы, осины, рябины (табл. 1). Вторым компонентом рациона лосей был кипрей, срезанный при заготовке его на уровне 20—25 см от земли.

В воздушно-сухом веществе в смеси листьев, состоящем наполовину из березы и ивы, содержание протеина было равно 14,19%, жира — 4,28% и клетчатки — 16,73%. При 60% листьев ивы в смеси — соответственно 13,50%, 2,93%, 15,70%. В кипрее — 17,41%, 4,00%, 14,30%. Полученные результаты исследования химического состава кормов лосей близки к данным Е. К. Тимофеевой (1965), которой в условиях Ленинградской области в сухом веществе листьев березы установлено содержание 14,3% протеина, 4—9% жира, кипрея до цветения — соответственно 15,5—26,6% и 2,3—4,8%.

По сравнению с данными, полученными А. М. Михайловым и Н. Н. Хостанцевой (1973), питательная ценность березового и ивового листа в наших условиях при такой же влажности несколько выше за счет большего содержания безазотистых экстрактивных веществ. В отличие от данных М. Ф. Томмэ (1964) в пробах листовенного корма в условиях Коми АССР несколько ниже содержание протеина и жира.

Количество питательных веществ в рационах лосей по периодам опыта дано в таблице 2. По насыщенности сухим веществом и переваримым протеином рационы лосей близки к рекомендуемым нормам для бычков крупного рогатого скота такого же живого веса (Дмитроченко и др., 1970). А. М. Михайлов (1973) для лосей с живым весом 400—500 кг в летний период при поедании 40 кг листа и травы питательную ценность кормов рациона определяет равной 10 кормовым единицам, зимой — 7.

Питательная ценность рационов лосей по периодам опыта

Показатели	Период опыта		Среднее
	первый	второй	
Съедено кормов в сутки, кг:			
листа	8,7	9,0	8,8
кипрея	13,3	14,5	13,9
Содержится в рационе, кг:			
сухого вещества	6,0	6,9	6,5
кормовых единиц	5,2	5,6	5,4
переваримого протеина, г	673	831	752
Содержится в сухом веществе кормов рациона, %:			
сырого протеина	17,0	16,8	16,9
сырой клетчатки	12,7	12,9	12,8

В сухом веществе кормов рациона понижено содержание клетчатки. Известно, что содержание клетчатки в кормах жвачных животных играет большую роль в переваривании питательных веществ. Оптимальным количеством клетчатки в сухом веществе корма является 22—25%, или в 1,5—2 раза клетчатка должна превышать содержание протеина. В наших исследованиях это отношение равно 1, а содержание клетчатки в сухом веществе корма не превышает 16%.

Показатели переваримости питательных веществ корма, установленные в обменных опытах на лосях, представлены в таблице 3. Коэффициенты переваримости питательных веществ корма у лосей в летний период по сравнению с таковыми крупного рогатого скота при кормлении одной травой несколько занижены. В условиях Крайнего и Печорского Севера, близких к условиям обитания ло-

Таблица 3

Переваримость питательных веществ корма лосями (n=6) в летний период

Показатели	Питательное вещество, г					
	сухое вещество	органическое вещество	протеин	жир	клетчатка	БЭВ
Получено с кормом	6465,2	6171,5	1090,8	262,7	830,2	3937,8
Содержится в 1 кг кала	242,9	233,0	40,8	18,7	77,5	96,0
Выделено с калом	2016,1	1933,9	338,6	155,2	643,3	796,8
Переварено	4449,1	4237,6	752,2	107,5	186,9	3191,0
Коэффициент переваримости, %	68,8	68,7	69,0	40,9	22,5	80,0
Допустимая ошибка	±1,3	±1,3	±1,8	±1,9	±3,4	±1,2

сей, коэффициенты переваримости органического вещества корма у коров составляют 73,8—74,6% за счет лучшего переваривания жира корма и клетчатки, коэффициенты переваримости которых соответственно равны 55—60% и 67,5—70,6% (Кочанов Н. Е., Иванова Г. М. и др., 1970).

Средний коэффициент переваримости клетчатки корма в рационах лосей составляет 38,9%, при минимальном показателе 26,6% у одного из лосей. Такое явление, по-видимому, может быть объяснимо повышенным содержанием лигнина в листьях (Хид, 1964), а также насыщенностью кормов безазотистыми экстрактивными веществами, что в свою очередь отрицательно сказывается на степень переваримости клетчатки, так как микрофлора рубца при этом более интенсивно использует легкопереваримые углеводы, чем клетчатку (Дмитроченко А. П., Пшеничный П. Д., 1964).

Обеспеченность потребности организма лосей в протеине определяли в обменных опытах по величине суточного баланса азота (табл. 4). При поступлении с кормами рациона в среднем 175,1 г

Таблица 4

Баланс азота у лосей в летний период, г

Показатели	Период		Среднее
	первый	второй	
Поступило азота с кормом	157,9	192,4	175,1
Выделено:			
с калом	53,3	52,7	63,0
с мочой	57,8	59,6	58,7
Баланс азота	+46,8	+80,1	+63,4
Коэффициент использования азота, %:			
от принятого с кормом	29,6	41,6	36,2
от усвоенного	44,7	57,3	51,9

азота в сутки отложение в теле составило 63,4 г, или 28,5 г/100 кг живого веса животных, что вполне нормально для растущих животных. Во второй период опыта в связи с большим поступлением азота с кормами наблюдалось более значительное отложение его (80,1 г в сутки, или 36 г/100 кг живого веса). В этот же период отмечено и лучшее использование азота организмом, как относительно от принятого с кормом, так и от усвоенного. Средний коэффициент использования азота лосями высокий (51,9%), что, по-видимому, обусловлено интенсивностью роста животных в этом возрасте.

Об обеспеченности организма протеином свидетельствует не только высокоположительный баланс азота, но и содержание общего белка в сыворотке крови лосей в пределах физиологической нормы (6,6—6,8 г/%). Невысокая концентрация аммиака в моче животных (6,2—9,1 мг%) также является показателем нормального состояния белкового обмена в организме лосей в летний период.

ВЫВОДЫ

1. В условиях Печорского Севера при поедании 9—10 кг листьев березы, ивы и других деревьев и 13—15 кг кипрея в сутки лоси с живым весом 200—250 кг полностью обеспечиваются питательными веществами.

2. переваримость основных питательных веществ и использование питательных веществ кормов растущим организмом лосей в летний период достаточно высокие. Коэффициент переваримости органического вещества корма составляет $68,7 \pm 1,3\%$, протеина $69,0 \pm 1,8\%$, коэффициент использования усвоенного азота — $51,9\%$ при суточном балансе азота $+63,4$ г.

ЛИТЕРАТУРА

- Дмитроченко А. П. и др. Методы нормирования кормления сельскохозяйственных животных. Л., «Колос», 1970.
- Дмитроченко А. П., Пшеничный П. Д. Кормление сельскохозяйственных животных. Л., «Колос», 1964.
- Иржак Л. И. Материалы к физиологии крови лося.— Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 11, 1964.
- Кнорре Е. П. Экология лося.— Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 7, 1959.
- Кожухов М. В. Итоги 20-летней экспериментальной работы по одомашниванию лося в Печоро-Илычском заповеднике.— В сб.: Одомашнивание лося. М., «Наука», 1973.
- Кочанов Н. Е. Обмен веществ у лосей в летнее время.— Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 11, 1964.
- Кочанов Н. Е., Иванова Г. М. и др. Физиология кормления молочного скота в условиях Печорского Севера.— В сб.: Наука — народному хозяйству. Сыктывкар, 1970.
- Кочанов Н. Е., Иванова Г. М. Биохимическая оценка кормления высокопродуктивных коров в Заполярье.— В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Коми кн. изд-во, 1970.
- Михайлов А. М., Костанцева Н. Н. Корма леса и пути их рационального использования в сельскохозяйственном производстве.— В сб.: Одомашнивание лося. М., «Наука», 1973.
- Михайлов А. М. Основные задачи и первые итоги экспериментальных работ по одомашниванию лося на Костромской с.-х. опытной станции.— В сб.: Одомашнивание лося. М., «Наука», 1973.
- Саблина Т. Б. Эволюция пищеварительной системы оленей. М., «Наука», 1973.
- Тимофеева Е. К. Питание и лесохозяйственное значение лося на северо-востоке Ленинградской области.— В сб.: Биология и промысел лося, № 2, 1965.
- Томмэ М. Ф. Корма СССР. М., «Колос», 1964.
- Хид М. Роль рубца в переваривании целлюлозы.— В кн.: Физиологические основы рационального кормления жвачных животных. М., «Колос», 1964.
- Черных Н. А., Рощевский М. П. Газоэнергетический обмен у лосей зимой.— Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 12, 1967.

ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ОРГАНИЗМА ЛОСЕЙ МИКРОЭЛЕМЕНТАМИ В ЛЕТНЕЕ ВРЕМЯ

Многими отечественными и зарубежными исследователями в настоящее время проявляется большой интерес к изучению факторов, влияющих на обмен биоэлементов в организме разных видов животных. Вопросы обмена микроэлементов в организме лосей мало изучены. В связи с этим целью наших исследований было выяснение обеспеченности, усвоения и использования в организме лосей марганца, кобальта, меди и цинка летом.

МЕТОДИКА

Исследования проводили на лосеферме Печоро-Илычского государственного заповедника в июле месяце 1973 года. Для постановки обменных опытов были подобраны три годовалых лося-бычка с живым весом 200—250 кг. Животные получали около 14 кг кипрея и 8,8 кг листьев (60% — ива, 40% — береза, осина, рябина). Кормление двукратное, поение — вволю из ведра. Проводили индивидуальный учет задаваемого корма и его остатков, выделяемого кала и мочи. Пробы кормов, кала, крови и мочи брали по общепринятой методике.

Микроэлементы определяли спектрохимическим методом, предложенным Т. В. Самохиным (1968). Съемка велась на кварцевом спектрографе ИСП-30, расшифровка спектрограмм — с помощью микрофотометра МФ-4.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Более богата марганцем и медью смесь из листьев ивы, березы, осины и рябины, а кобальтом и цинком — листья ивы и березы. В кипрее меньше содержалось марганца на 4—5 мг, кобальта в два раза и цинка на 4 мг, чем в смеси из листьев (табл. 1).

Таблица 1

Содержание микроэлементов в килограмме натурального корма, мг

Корм	Марганец	Кобальт	Медь	Цинк
Кипрей (иван-чай) . . .	$10,4 \pm 2,4$	$0,3 \pm 0,01$	$4,1 \pm 0,7$	$36,6 \pm 1,8$
Листья березы и ивы (по 50%)	$15,5 \pm 3,8$	$0,4 \pm 0,02$	$5,6 \pm 0,8$	$40,8 \pm 2,6$
Листья ивы (60%), березы, осины, рябины (40%) .	$16,7 \pm 2,2$	$0,6 \pm 0,01$	$5,8 \pm 1,1$	$33,5 \pm 3,7$

При таком содержании микроэлементов в кормах с суточным рационом лоси получали 292 мг марганца, степень усвоения которого составила 40% ($P < 0,01$) с индивидуальными колебаниями от 23% до 56% (табл. 2). Через почки выводилось 0,9 мг, остальное количество задерживалось в тканях тела.

Таблица 2

Суточный баланс микроэлементов у лосей, мг

Показатели	Марганец	Кобальт	Медь	Цинк
Получено с кормом . . .	$291,8 \pm 18,9$	$9,5 \pm 0,1$	$108,0 \pm 2,2$	$808,8 \pm 20,6$
Выделено с калом . . .	$162,4 \pm 2,4$	$7,6 \pm 0,3$	$55,8 \pm 1,1$	$497,9 \pm 9,7$
с мочой . . .	$0,89 \pm 0,1$	$0,15 \pm 0,04$	$1,74 \pm 0,2$	$41,8 \pm 1,0$
Отложено . . .	$128,4 \pm 3,0$	$1,8 \pm 0,1$	$50,5 \pm 1,2$	$269,1 \pm 3,4$
Усвоено, % . . .	40,3	58,7	47,9	38,4
Использовано:				
от принятого, % . . .	43,5	37,6	46,4	34,1
от усвоенного, % . . .	98,7	49,0	95,9	68,1

Суточное поступление кобальта составило 9,5 мг. При этом усваивалось этого элемента 59% и использовалось 49%.

Меди животные получали ежедневно до 108 мг. Степень усвоения ее несколько ниже, чем кобальта. Усвоенная часть меди использовалась на 96% и откладывалась в тканях тела в количестве 50 мг в сутки.

Около 39% соединений цинка поступало в доступной для усвоения форме, остальное количество выводилось с калом. Из усвоенного цинка откладывалось в теле от 267 мг до 529 мг.

Таким образом, обмен марганца, кобальта, меди и цинка в организме лосей протекал с положительным балансом.

С положительным балансом микроэлементов согласуются данные содержания их в крови животных. Так, концентрация марганца колебалась от 87 мкг% до 118 мкг%, кобальта — от 6 мкг% до 10 мкг%, меди — от 149 мкг% до 183 мкг% и цинка — от 345 мкг% до 595 мкг%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исходя из классификации А. П. Виноградова (1952, 1957), береза и ива по отношению к мезофитным растениям относятся к селективным концентраторам марганца. Они накапливают большое количество этого микроэлемента в различных географических зонах.

Низкое количество микроэлементов в исследуемых кормах обусловлено, видимо, вымыванием и выщелачиванием их под действием атмосферных осадков, обильно выпадающих в этот период. Содержание марганца, меди и других элементов в растениях после выпадения осадков уменьшается на 50—80% (Холодный, 1957).

Данные о потребности животных в микроэлементах очень разноречивы. Д. В. Елпатьевский (1962), обобщив литературные материалы, показал, что потребность животных в марганце колеблется в широких пределах, от 2 до 200 мг на килограмм сухого вещества корма. Кобальта рекомендуют от 100 мкг до нескольких миллиграммов (Дэвис, 1962), цинка — от 3 до 100 мг на 1 кг сухого вещества (Бессон, 1967). Потребность меди решением 28 ежегодного совещания Комитета американских специалистов определена в 5—10 мг на 1 кг сухого вещества рациона (Кирхгесснер, 1965).

По нашим данным, лоси заповедника потребляли в сутки на 1 кг сухого вещества рациона 44 мг марганца, кобальта — 1,4 мг, меди — 16,4 и цинка — 122,5 мг. Если сравнить с нормами, предложенными А. П. Дмитроченко и др. (1966) для коров северо-западной зоны, то оказывается лоси потребляли марганца в пределах средних границ норм, потребление меди — на 6 мг, кобальта и цинка в два-три раза превышало оптимальные нормы для коров.

Повышенному потреблению меди и кобальта соответствовало достоверно высокое усвоение их организмом лосей ($P < 0,01$). Утверждение А. О. Войнара (1953) о том, что три четверти меди проходит, не всасываясь, через пищеварительный тракт, в наших опытах не подтвердилось.

Критерием хорошо сбалансированного кормления и обеспеченности организма животных микроэлементами является достаточное содержание их в крови. Исследования многих ученых показали, что меди в крови, в зависимости от вида животного, должно быть 100—200 мкг%, кобальта — 0,17—1,48 мкг%, цинка — 0,5—0,7 мкг%, марганца — 115 мкг% (Капланский, 1938, Войнар, 1953). Сравнивая результаты наших исследований с литературными данными, можно сделать вывод, что содержание марганца, кобальта, меди и цинка в крови лосей в пределах физиологической нормы.

Нами выявлена прямая положительная корреляционная зависимость между потреблением животными марганца с кормами рациона и уровнем его в крови ($r = +0,592$ при $P < 0,01$) и весьма слабую связь между поступлением кобальта и содержанием его в крови ($r = +0,173$ при $P < 0,05$).

Статистический анализ данных потребления меди с кормами суточного рациона и концентрацией ее в крови лосей показал весьма существенную отрицательную коррелятивную зависимость ($r = -0,734$ при $P < 0,01$). Это, очевидно, связано с наличием в кормах рациона каких-то антагонистических факторов, препятствующих использованию ее организмом животного.

ВЫВОДЫ

1. Потребности организма годовалых лосей летом полностью обеспечиваются при содержании 44 мг марганца, 1,4 мг — кобальта, 16,4 мг меди и 122,5 мг цинка на 1 кг сухого вещества рациона. Усвоение марганца достигает 40%, кобальта — 58%, меди — 48% и цинка 38%.

2. Колебание концентрации марганца в крови от 87 до 118 мкг%, кобальта — от 6 до 10 мкг%, меди — от 149 до 183 мкг% и цинка от 345 до 595 мкг% можно считать физиологической нормой для годовалых лосей.

ЛИТЕРАТУРА

- Бессон В. Нормы потребности животных в микроэлементах. Сельское хозяйство за рубежом.—«Животноводство», 1967, № 3.
- Виноградов А. П. Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и средой.— В кн.: Микроэлементы в жизни растений и животных. М., изд-во АН СССР, 1952.
- Виноградов А. П. Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. М., изд-во АН СССР, 1957.
- Войнар А. О. Биохимическая роль микроэлементов в организме животных и человека. М., «Советская наука», 1953.
- Дмитроченко А. П., Олль Ю. К., Мороз З. М., Бессонов Е. Ф. Микроэлементы в кормлении крупного рогатого скота в условиях северо-западной зоны.— В кн.: Химия в животноводстве. Л., «Колос», 1966.
- Дэвис Дж. Роль кобальта в обмене веществ и практическое использование его в питании животных.— В кн.: Микроэлементы. М., «Иностранная литература», 1962.
- Елпатьевский Д. В. Нормирование скармливания микроэлементов для сельскохозяйственных животных.— Тр. Саратовского зоовет. ин-та, т. 2, 1962.
- Капланский С. Я. Минеральный обмен. Наркомздрав СССР. М.—Л., «Медгиз», 1938.
- Кирхгесснер М. Минеральные и биологические активные вещества в питании сельскохозяйственных животных. Сельское хозяйство за рубежом.—«Животноводство», 1965, № 6.
- Самохин В. Т. Спектрохимическое определение меди, цинка, марганца и кобальта в биологических объектах и кормах.— Тезисы научных докладов межвузовского симпозиума. Изд-во МГУ, 1968.
- Холодный Н. Г. К познанию снижения урожая культур, обусловленное дождливой погодой.— Избранные труды, Киев, АН УССР, т. 3, 1957.

СОДЕРЖАНИЕ МАРГАНЦА, КОБАЛЬТА И МЕДИ В КОРМАХ И КРОВИ ЛОСЕЙ

В связи с недостаточной изученностью состояния обмена веществ в организме лосей на опытной лосеферме Печоро-Илычского государственного заповедника проведены исследования содержания микроэлементов марганца, кобальта и меди в крови и некоторых кормах. В июне 1965 г. взяты пробы крови из яремной вены от 8 лосей месячного возраста и 4 взрослых лосих, а в декабре — от 3 лосей шестимесячного возраста и 6 взрослых самок.

Определение микроэлементов в пробах крови и кормов проводилось путем количественного спектрального эмиссионного анализа, после предварительной реакции обогащения, предложенной В. Т. Самохиным (1960). Съемка велась на кварцевом спектрографе ИСП-30. Спектрограммы расшифровывались с помощью микрофотометра МФ-4.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Корма. Высоким содержанием марганца отличаются листья березовые и лабазник, собранные в июне по месту пастбы лосей (табл. 1). В то же время в кипрее — любимом корме лосей, марганца содержится меньше в два с лишним раза, а в раковой шейке — в семь раз. Кобальтом растения насыщены слабо (0,01—0,08 мг), но и этим элементом богаты такие корма, как раковая шейка и ягель. Концентрация меди в кормах лосей составляет от 10 до 20 мг/кг.

Отсюда видно, что в естественных кормах лосей, несмотря на значительные колебания отдельных микроэлементов, содержатся все физиологически необходимые вещества на достаточно высоком уровне.

Таблица 1

Содержание микроэлементов в килограмме натурального корма, мг

Корм	Марганец	Кобальт	Медь
Кипрей (иван-чай)	20,6	0,08	19,2
Раковая шейка	7,8	0,19	9,1
Лабазник (таволга)	52,7	0,01	9,8
Листья березовые	53,3	0,03	23,8
Ветки ивовые	39,9	0,03	17,1
Ягель	37,3	0,32	17,9

Кровь. Лосятам месячного возраста в летнее время выпаивалось лосиное молоко пять раз в сутки, за исключением Настика и Гранки, которые получали коровье молоко. Кроме того, они на пастбище поедали от 1,5 до 3 кг листьев и травы.

Концентрация марганца цельной крови лосят колеблется в пределах от 80 до 131 мкг%, кобальта — от 5,3 до 8,5 мкг% и меди — от 79 до 184 мкг%. Более значительны колебания по показателям марганца и меди, но тем не менее средние величины концентрации микроэлементов крови (табл. 2) статистически достоверны ($P < 0,05$).

В зимний период лосята шестимесячного возраста выпасались в загоне, получая дополнительно около 6 кг картофеля, березовые и сосновые ветки. Содержание микроэлементов крови этих животных значительно выше, чем у телят месячного возраста в летнее время. Это различие статистически также достоверно, особенно по содержанию марганца ($P < 0,02$).

От взрослых лосих летом надаивали от 2 до 4 кг молока. Паслись они в загоне, получая дополнительно траву и березовые листья летом и молодые ветки зимой.

Таблица 2

Концентрация микроэлементов в крови лосей, мкг%

Возраст	Время	Марганец	Кобальт	Медь
Лосята 1 мес.	Июнь	99,2±6,1	6,7±0,4	140,1±19,9
„ 6 мес.	Декабрь	163,0±17,9	7,9±0,7	228,7±38,2
Самки взрослые	Июнь	101,0±12,1	6,5±0,5	215,5±32,0
„ „	Декабрь	111,0±15,0	6,4±0,8	144,8±13,9

Концентрация марганца и кобальта в крови взрослых самок в летнее и зимнее время подвержена близким колебаниям, поэтому и по среднему содержанию этих микроэлементов различия мало достоверны (табл. 2). Совершенно иная картина наблюдается по содержанию меди в крови лосих: в летний период концентрация меди находится в пределах от 123 до 259 мкг%, а в зимнее время — от 102 до 165 мкг%. Поэтому различия средних показателей концентрации меди высокодостоверны.

Отсюда видно, что в концентрации микроэлементов крови сезонные изменения более выражены у молодых животных.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наличие марганца в тканях и органах животного организма впервые было установлено в 1913 г. (Капланский, 1938). Среднее содержание марганца в цельной крови лосей по нашим данным в

два раза больше, чем у коров (50—70 мкг% по Берзиню и Самохину, 1968). С возрастом, по мнению А. О. Войнара (1953), количество марганца в организме увеличивается, особенно в период полового созревания. Этот вывод исследованиями подтвердить не удалось, но нами отмечены хорошо выраженные сезонные изменения.

Такой биоэлемент, как кобальт, достигает, по данным С. Я. Капланского (1938), в среднем лишь до 0,1 мг на 1 кг веса. Концентрация кобальта выявлена в крови лосей разного возраста в пределах от 5 до 9 мкг%, что также выше, чем в крови крупного рогатого скота.

Выявлены некоторые сезонные и возрастные отличия по содержанию меди в крови лосей, которые вполне соответствуют литературным данным. Кроме того, цельная кровь лосей насыщена медью два с лишним раза больше, чем у коров (Берзинь и Самохин, 1968).

Таким образом, полученные данные позволили представить некоторые особенности обмена микроэлементов в организме лосей в зависимости от возраста и сезонных условий питания.

ЛИТЕРАТУРА

- Берзинь Я. М., Самохин В. Т. Микроэлементы в животноводстве. М., «Знание», 1968.
Войнар А. О. Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека. М., «Советская наука», 1953.
Капланский С. Я. Минеральный обмен. М.—Л., Медгиз, 1938.
Самохин В. Т. К методике спектрального анализа некоторых микроэлементов в крови сельскохозяйственных животных.— Тр. Моск. вет. акад., 26, 1960.

КРИВЫЕ ДИССОЦИАЦИИ ОКСИГЕМОГЛОБИНА СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ

Северный олень, также как и лось, является одним из наиболее крупных и многочисленных видов животных лесной и тундровой зоны Коми АССР, имеющих важное народнохозяйственное значение. Этот вид является также очень интересным объектом для физиологических исследований в связи с особенностями его экологии. Экологические особенности не могли не повлиять на формирование отдельных функциональных систем организма и дыхательную функцию крови в частности. В настоящее время характер формирования дыхательной функции крови северного оленя изучен достаточно подробно (Иржак, 1973; Иржак, Качмарчик, Монгалев, 1973; Монгалев, 1974), чего нельзя сказать о функциональных свойствах гемоглобина этих животных. Нам удалось найти лишь одну работу (Антелидзе, Барбашова, 1938) с определением кислородосвязующих свойств гемоглобина северного оленя. Мы попытались дополнить имеющиеся данные о сродстве гемоглобина северных оленей к кислороду, используя свежие образцы крови, взятые у оленей в вольере, и образцы крови, взятой в условиях стада, и доставленные в лабораторию через трое суток.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В эксперименте использованы образцы крови 12 оленей, возраст оленей — от 8 месяцев до 8 лет, вес — от 70 до 80 кг.

Кровь семи из них обрабатывали после трехсуточной транспортировки из стада в лабораторию, кровь пяти остальных обрабатывали через 1—1,5 часа после взятия в вольере пункцией яремной вены. Перед взятием крови олени находились в вольере около недели после доставки из стада. Эритроциты трижды отмывали физиологическим раствором, часть из них ставили на хранение в течение 10 суток при 4°С, остальные использовались для получения гемолизатов.

Для построения кривых диссоциации оксигемоглобина (K_{DHbO_2}) применяли спектрофотометрический метод, описанный Росси-Фанелли и Антонини (Rossi-Fanelli, Antonini, 1958), с некоторыми изменениями: а) использовали сатуратор с плоской кюветой емкостью 1,2 мл; б) насыщение растворов гемоглобина газовой смесью (воздух) проводили путем подключения сатуратора к системе вакуум — насос — вакуумметр.

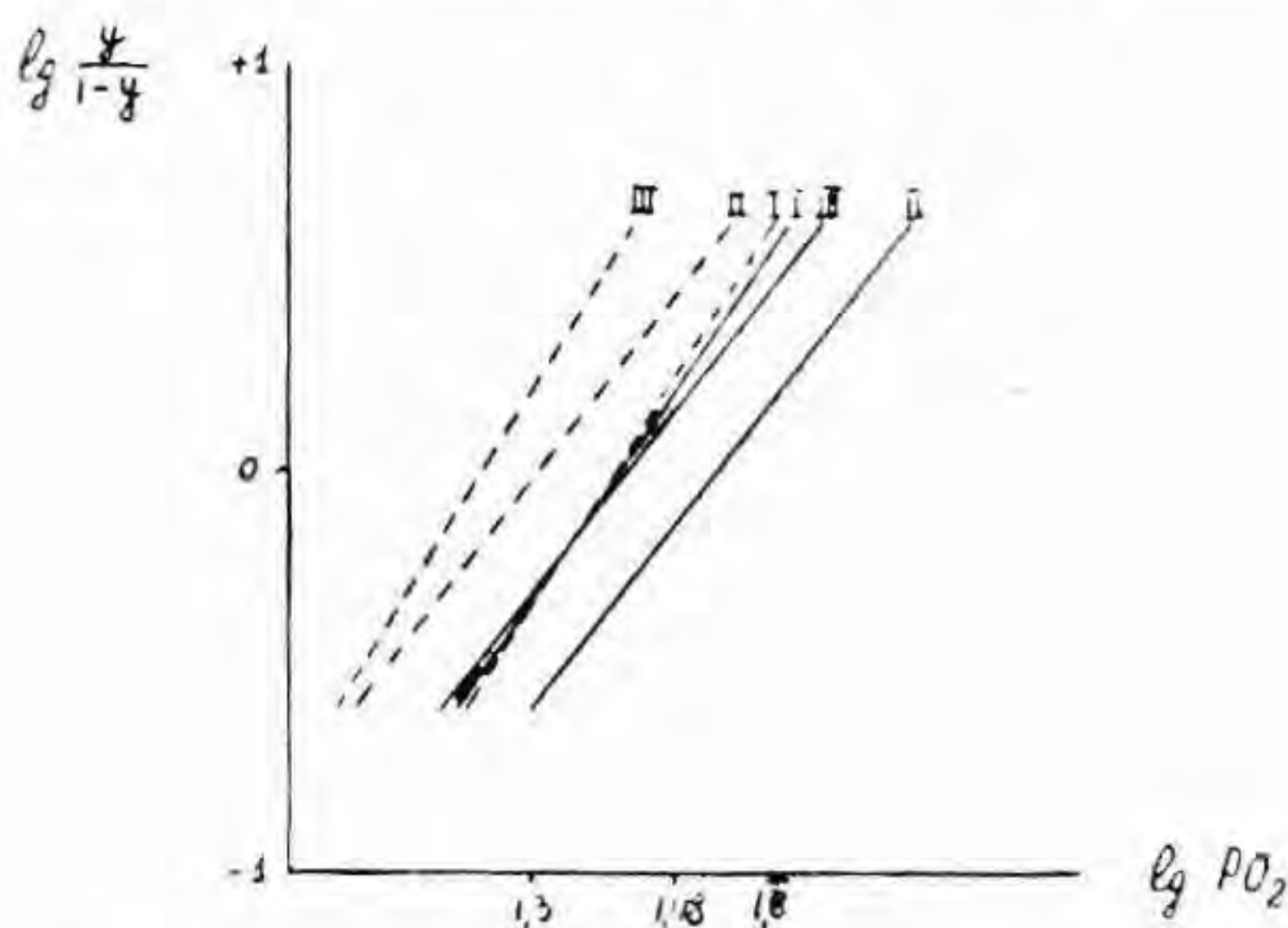
Условия получения K_{DHbO_2} : растворы гемоглобина готовили на К-фосфатном буферном растворе рН 6,8 и 7,2; сатурирование велось в течение 10 минут в сатураторе емкостью 55 мл при температуре 37°С. Концентрацию гемоглобина в кювете определяли циан-

метгемоглобиновым методом (Кушаковский, 1968), она составляла $8,0-16,5 \cdot 10^{-5} \text{М}$. Для построения КДНвО₂ использовали не менее 6 точек, снятых при длине волны 660 нм (Моо et al., 1969) на спектрофотометре СФ-4А. Напряжение углекислого газа в кювете при дезоксигенации гемоглобина поддерживали на уровне 40 мм рт. ст. Ошибка метода составляла ± 2 мм рт. ст. Константу Хилла (n) рассчитывали по формуле $y = Kx^n / 1 + Kx^n \cdot \text{КДНвО}_2$ северных оленей сравнивали с КДНвО₂ кроликов (n=11) и золотистых хомяков (n=7), кровь которых обрабатывали теми же способами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кривые диссоциации оксигемоглобина северного оленя (см. рис.) при рН 7,2 и температуре 37°С свидетельствуют о значительном сродстве к кислороду, близком к сродству гемоглобина к кислороду у человека. Однако значение P_{50} (напряжение кислорода при котором гемоглобин насыщен им на 50%) при этих условиях не соответствует P_{50} , полученным Антелидзе и Барбашовой (1938). К сожалению, авторы не привели значения рН, при котором были получены КДНвО₂ в их эксперименте. Только кривые диссоциации, полученные нами при рН 6,8, оказались идентичными кривым этих исследователей (P_{50} соответствовало 33,9 мм рт. ст.).

КДНвО₂, полученные из свежеприготовленных и хранившихся образцов эритроцитов, одинаковы: значения Р₅₀ равны 26,6 и 25,9 мм рт. ст., соответственно. Разница в КДНвО₂ северных оленей, полученных из образцов крови после длительной транспортировки и из свежих образцов, отсутствовала (Р₅₀ после транспортировки



Диссоциация оксигемоглобина до хранения (сплошная линия) и после хранения (пунктирная линия) эритроцитов при рН 7,2 и температуре 37° С.

равно 26,3 мм рт. ст.). Эти факты заслуживают особого внимания, поскольку известно (Oski et al., 1972; Paniker, Beutler, 1970), что при хранении в эритроцитах с большим содержанием органических фосфатов, особенно 2,3-дифосфоглицерата (ДФГ), происходит убыль этого вещества; согласно современным представлениям, снижение ДФГ в эритроцитах значительно увеличивает сродство гемоглобина к кислороду (Benesch, Benesch, 1967; Chanutin, Curnish, 1967).

Исходя из полученных результатов, можно предположить, что кровь северных оленей бедна ДФГ. В этом отношении северный олень отличается от такого вида, как кролик, эритроциты которого богаты ДФГ. Хранение эритроцитов кроликов и золотистых хомяков вызывает значительное смещение КДНвО₂ в сторону более высокого сродства гемоглобина к кислороду (P_{50} до хранения — 35,4 и 27,6 мм рт. ст. и после хранения — 20,6 и 17,2 мм рт. ст., соответственно). По-видимому, хомяки, как и кролики, в крови которых найдено значительное (до 10 мм/л эритроцитов) содержание ДФГ (Випп, 1971), обладают высокой концентрацией ДФГ, в отличие от северных оленей. Еще одним доказательством нашего предположения о низком содержании ДФГ в эритроцитах северного оленя могут служить неизменные кооперативные свойства гемоглобина оленей до и после хранения эритроцитов (константа Хилла соответствовала 2,33 и 2,40). В то же время константа Хилла, а вместе с тем и кооперативные свойства гемоглобинов кроликов и хомяков существенно менялись (2,30 и 2,49 до хранения и 2,70 и 2,89 после хранения, соответственно).

Сродство гемоглобина к кислороду зависело от температуры и рН. Температурный коэффициент ($\Delta \lg P_{50} / \Delta T$) при перепаде температур от 20 до 37°С для оленей более выражен при рН 6,8 и равен 0,015, для хомяков и кроликов — при рН 7,2 соответствовал 0,011 и 0,014. Зависимость от рН у всех животных более выражена при 37°С, где эффект Бора ($\Delta \lg P_{50} / \Delta \text{pH}$) для оленей был равен 0,26, для кроликов — 0,23 и для хомяков — 0,22.

Таким образом, гемоглобин северного оленя характеризуется довольно высоким сродством к кислороду и невысоким температурным коэффициентом (по крайней мере, мало отличается от коэффициента мелких видов животных). Последнее представляет большой интерес, поскольку гемоглобин северного оленя, циркулируя с кровью от поверхностных слоев тела в области конечностей и до глубины тела, встречается с гораздо большим перепадом температур, чем гемоглобин мелкого животного, поэтому следовало ожидать значительно большей зависимости свойств гемоглобина северного оленя от температуры.

ЛИТЕРАТУРА

Антелидзе В. Ф., Барбашева З. И. Сравнительно-физиологическая характеристика дыхательной функции крови животных. — Физиол. ж. СССР, т. 25, № 4, 1938.

- Иржаков Л. И. Типы гемоглобина в онтогенезе северного оленя *Rangifer tarandus*.— Журнал эволюционной биохимии и физиологии, т. 42, № 4, 1973.
- Иржаков Л. И., Качмарчик Э. В., Монгалев Н. П. Гемоглобин и эритроциты северного оленя в период новорожденности.— Научные доклады Высшей школы. Биологические науки. № 5, 1973.
- Кушаковский М. С. Клинические формы повреждения гемоглобина. Л., «Медицина», 1968.
- Монгалев Н. П. Эритроидные клетки эмбрионов северного оленя в печеночный период кроветворения.— Тр. Коми филиала АН СССР, т. 27, 1974.
- Benesch R., Benesch E. The effect of organic phosphates from the human erythrocyte on the allosteric properties of hemoglobin.—«Biochem. Biophys. Res. Commun», v. 26, No 2, 1967.
- Bunn F. H. Differences in the interaction of 2,3-diphosphoglycerate with certain mammalian hemoglobins.—«Science», v. 172, No 3987, 1971.
- Chanutin A., Curnish R. R. Effect of organic and inorganic phosphates on the oxygen equilibrium of human erythrocytes.—«Arch. Biochem. Biophys.», v. 121, No 1, 1967.
- Moog G. A., Assendelit O. W., van Zijlstra W. G. Wavelength dependency of the spectrophotometric determination of blood oxygen saturation.—«Clin. chim. acta», v. 26, No 1, 1969.
- Oski F. A., Sugerman H. J., Miller L. D. Experimentally induced alteration in the affinity of hemoglobin for oxygen. 1. In vitro restoration of erythrocyte 2,3-diphosphoglycerate and its relationship to erythrocyte purine nucleoside phosphorylase activity in a variety of species.—«Blood», v. 39, No 4, 1972.
- Paniker N. V., Beutler E. Effect of normal metabolites on the oxygen-hemoglobin equilibrium.—«Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.», v. 135, No 2, 1970.
- Rossi-Fanelli A., Antonini E. Studies on the oxygen and carbon monoxide equilibria of human myoglobin.—«Arch. Biochem. Biophys.», No 77, 1958.

ИЗМЕНЕНИЕ ЖИРНОСТИ МОЛОКА ЛОСИХ В ТЕЧЕНИЕ ЛАКТАЦИИ

Исследованием состава лосиного молока занимался ряд авторов. Определяли жирность молока в различные периоды лактации (Е. П. и Е. К. Кнорре, 1951), содержание сахара, белка, кальция, фосфора, золы, сухих веществ (Иванова Г. М., 1964), диаметр жировых шариков (Анги, 1967), исследовали образцы жира лосиного молока в виде сливочного и топленого масел (Шергин, 1963; Кнорре, 1961; лаборатория кафедры «Молочное дело» Московской ветеринарной академии).

Все анализы лосиного молока проводили на материале опытной лосефермы Печоро-Илычского государственного заповедника.

Исследования лосиного молока на жир в течение всей лактации проведены Е. П. Кнорре и Е. К. Кнорре на одной лосихе в 1951 г.

Нами собран более обширный материал по этому вопросу. Материал собран при разработке темы: «Содержание, разведение и селекция лосей в питомнике» под руководством старшего научного сотрудника М. В. Кожухова.

Методика. С 1961 по 1968 гг. было проведено 530 анализов лосиного молока на жир. За этот период раздою подвергнуты десять лосих, от которых и были взяты пробы для анализов. Наибольшее количество проб для анализов взято от пяти лосих, характеристика которых дана в таблице 1.

Определение жира проводили по общепринятой методике, в сливочных бутерометрах (Инихов, 1949).

Первое исследование лосиного молока проводили сразу же после отела лосих, в большинстве случаев до сосания матери лосенком. Затем (с 1966 г.) в течение 9—15 дней пробы на анализ брали, по возможности, из каждого удоя (дойка пятикратная с интервалами в четыре часа), а после этого брали среднесуточные пробы дважды в месяц до конца лактации.

Корма. В конце мая, начале июня в рацион дойных лосих входили следующие корма: картофель, осинová кора, ячмень или комбикорм, ветки березовые и березовые веники прошлогодней заготовки; из трав: таволга, калужница и смесь трав с мокрых полей. На ночь лосих выпускали в загон, где они могли пастись. Основные корма в загоне: ветки и листья берез, осин, таволга.

В летний период (конец июня, июль, август) лосихи питались в основном зелеными кормами: ветками и листьями берез, осин, ив; из трав: иван-чаем, таволгой. Поедали в загоне появившиеся грибы (подосиновики, подберезовики). С конца августа начиналась подкормка лосих кузиковой (лист), подсолнечником; в сентябре — картофелем. С опаданием листа на деревьях лосихам начинали давать березовые веники и лист садовой клубники. Не все корма

Таблица 1

Характеристика дойных лосих

Кличка	Год	Возраст	Лактация по счету	Удой за лактацию, л	Средний процент жира за лактацию	Примечание
Веста	1958	7	4	64	7,95	Доилась 1,5 мес.
	1959	8	5	139	—	
	1960	9	6	116	7,32	
	1961	10	7	170	7,91	
	1962	11	8	169	7,63	
	1963	12	9	110	7,87	
	1965	14	10	27	—	
Венера	1960	3	1	279	8,58	
	1961	4	2	276	—	
	1962	5	3	357	8,67	
	1963	6	4	228	8,52	
	1965	8	5	355	8,70	
	1968	11	6	276	8,37	
Бета	1961	9	6	321	7,69	
	1962	10	7	407	7,40	
	1963	11	8	394	7,49	
	1965	13	9	268	7,50	
	1966	14	10	154	7,47	
	1967	15	11	48	—	
						Доилась 21 день
Былинка	1963	3	1	199	9,01	
	1965	5	2	265	9,7	
	1966	6	3	314	9,12	
	1967	7	4	403	7,58	
	1968	8	5	182	8,07	
Бука	1965	4	1	73	8,8	
	1966	5	2	141	9,07	
	1967	6	3	117	8,3	
	1968	7	4	118	9,07	

поедались лосихами полностью. Картофель, комбикорм, кузукику лосихи охотно поедали, другие корма съедались иногда только частично. Не съеденный лосихами корм не был учтен.

Лактация дойных лосих на опытной лосеферме продолжалась от 47 до 183 дней. Удои, в зависимости от возраста, индивидуальных качеств лосих и количества лактаций, колебались в пределах от 25 до 429 л (Е. П. Кнорре, 1961).

Молозивный период продолжается примерно десять дней, точные границы его пока не установлены. Молозиво лосих отличается желтым цветом и густой консистенцией, особенно в первые сутки после отела. Взятое в первые часы после отела молозиво имеет высокую жирность. Так, у лосих Беты (1966 г.), Былинки (1968 г.)

через два часа после отела жирность молозива была 10%, а у Буки через тот же промежуток времени поднималась до 16% (1966 г.). Высокая жирность молозива в первые часы после отела наблюдалась также у лосих Венеры (14%, 1968 г.), Бирки (15%, 1966 г.), Вербы (15%, 1962).

В течение первых суток жирность молозива резко падает. Если через два часа после отела у лосихи Беты она, как указывалось, была 10%, то к концу первых суток снизилась до 8%, а у Буки с 16 до 7%. То же самое наблюдалось и у других лосих, хотя в некоторые годы спад у одной и той же лосихи может быть и не такой резкий. У лосихи Былинки в 1967 г. жирность молозива в течение суток снизилась на 1%, а в 1968 г. через 18 часов на 2% ниже первоначальной (табл. 2).

Вероятно, что молозиво некоторых лосих было высосано телятами до отъема. Например, лосиху Былинку нашли в загоне примерно через 15 часов после отела.

Среднесуточная жирность молозива в течение 8—10 суток у лосих снизилась на 1—4,2% в абсолютных цифрах и снижение продолжается у некоторых лосих, видимо, до половины-конца первого месяца лактации. Большое содержание жира в молозиве в первые сутки после отела (до 14%), а затем снижение жирности до 6% в течение недели отмечают Е. П. и Е. К. Кнорре у лосихи Малютки в 1951 г.

Жирность молозива по дойкам распределяется следующим образом. Чаще всего наибольшую жирность наблюдали во вторую, третью и четвертую дойки; единичные случаи — в первую и пятую. Скорее всего в первую дойку у некоторых лосих жирность занижена, поскольку удои после ночной пастбы в загонах, с промежуток времени между дойками в 8 часов, более высокие. При этом не всегда удавалась провести массаж вымени и додой, так как на дойку лосихи затрачивалось больше времени и она не стояла спокойно до конца. К тому же доить лосих в молозивный период сложнее из-за густой консистенции молозива.

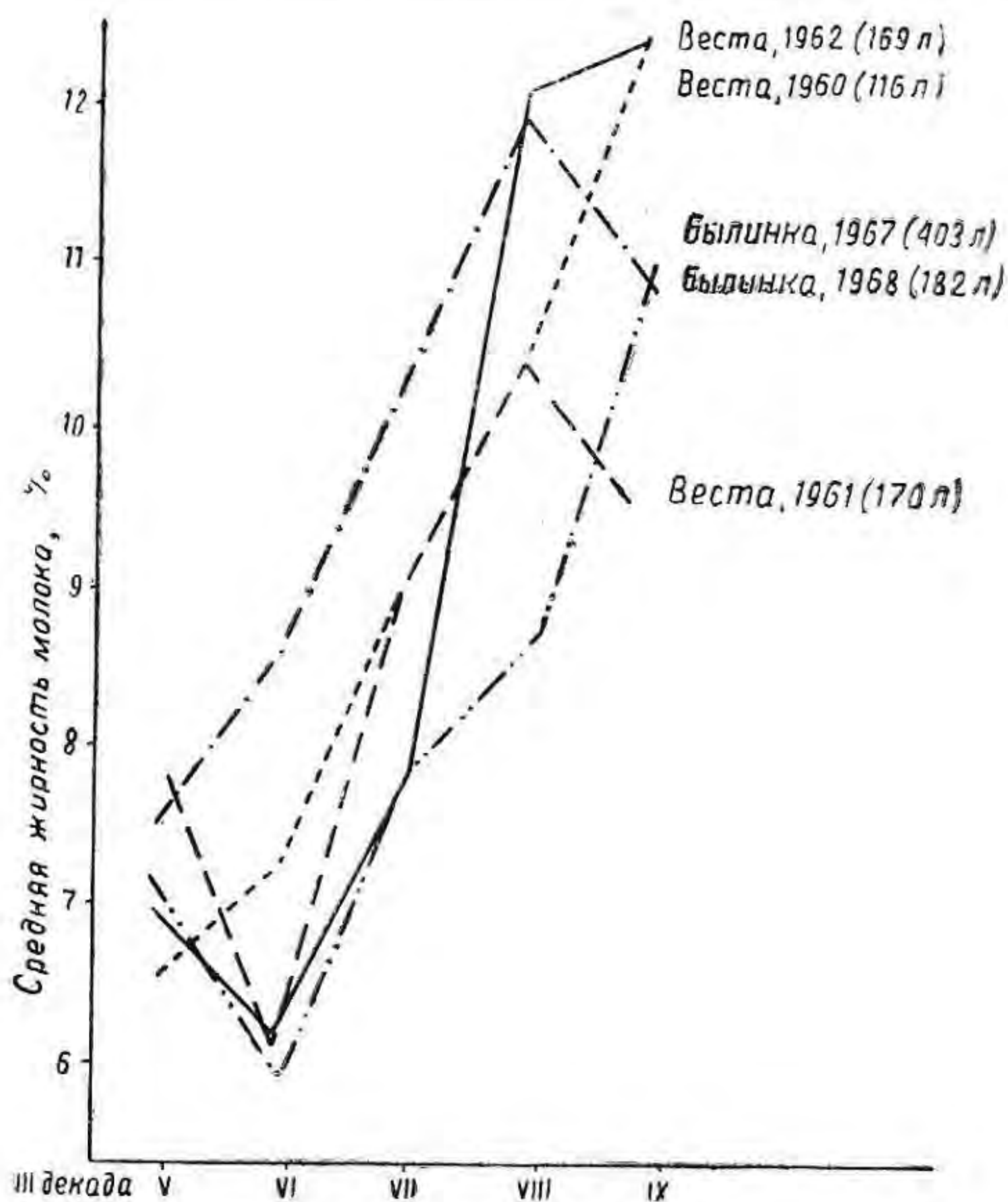
Молоко лосих белого цвета, однородной консистенции, плотность его 1,0429, кислотность 35 Т (Е. П. Кнорре, 1961). Среднесуточная жирность молока у лосих снижалась до середины — конца первого месяца лактации. Так, у лосихи Былинки в 1966, 1967 гг. снижение жирности соответственно до 5 и 5,5% было на 15-е сутки после отела, удои за лактацию соответственно 314 и 403 л. В 1968 г. у нее самое низкое значение жирности было в молозивный период на 3—5-е сутки, а с 6 суток началось увеличение жирности; удои за лактацию составлял 182 л.

У лосихи Весты в 1961, 1962 гг. 6%-ная жирность молока была на 30-й и 34-й день после отела; на 46-й и 48-й день жирность увеличилась соответственно до 8,5 и 7,8%; удои за лактацию 170 и 169 л. В 1963 г. — самое низкое значение жирности молока — 5% — было на 19-й и 20-й день; на 35-й день она увеличилась до 7,5%; удои за лактацию — 110 л. В 1965 г. на 20-й день жирность молока

была 10,5%, а на 31-й день — 12,5%; удой за лактацию — 27 л (табл. 3).

Предполагается прямая зависимость между удоем за лактацию и продолжительностью снижения жирности молока.

Изменение жирности молока по месяцам происходило с нарастанием к концу лактации. Отел лосих происходит в основном в третью декаду мая. За счет высокой жирности молозива в первые сутки высокая жирность и за последнюю декаду. В июне средняя жирность молока самая низкая (первый месяц лактации), а затем идет нарастание. В сентябре, октябре с опаданием листьев на деревьях лосихам давали увеличенные нормы картофеля, куузику или кормовой капусты, отсюда, видимо, и некоторое снижение жирности молока (см. рис.). Например, в 1965 г. у лосихи Былинки жирность молока 7 сентября была 13,5% (в рационе: стебли подсолнечника, начинали давать куузику, в основном лист). 7 октября при рационе



Изменение средней жирности молока лосих по месяцам.

до 24 кг куузики жирность молока упала до 10,5%. Предположение о том, что дача лосям больших количеств обычных кормов, в частности картофеля, ведет к снижению жирности молока — высказывал Е. П. Кнорре (1961).

К концу лактации жирность молока может увеличиваться до 10—16% (Веста — 15%; Вербя — 16%, Венера — 14,5% в 1962 г. из последнего удоя).

Т а б л и ц а 3

Изменение жирности молока лосих во время лактации

Год	Кличка	На какие сутки	Жир, %	Средний удой за лактацию, л
1961	Веста	1 30 46	8,0 6,0 8,5	170
1962		1 18 34 48	7,0 6,2 6,0 7,8	169
1963		19—20 35	5,0 7,5	110
1965		0,5 20 31	6,5 10,5 12,5	27
1962	Бета	1 14 30	8,5 6,2 7,5	407
1963		9 17 31	6,5 6,5 7,0	394
1966		1 6 9 39	10,0 5,1 5,7 7,5	154
1966	Бука	1 13 67	10,8 6,0 12,0	141
1967		1 8 14 43	8,2 6,6 7 10	117
1966	Былинка	1 15 43	8,5 5 9	314
1967		1 15 46	8,1 5,5 7,5	403
1968		1 5 8	9 6,7 7	182

Год	Кличка	На какие сутки	Жир, %	Средний удой за лактацию, л
		10 39	8 9	
1962	Венера	Неск. час. 18	11,5 6,1	357
		34	7,2	
1965		1	8,5	355
		9	6,5	
		13	6,5	
		44	7	
		57	8	
1968		1	10,5	276
		10	6,3	
		14	7,8	
		31	8	

Средняя жирность молока за лактацию у наших лосих колебалась от 7,3 до 9,12%. У одной и той же лосихи изменения средней жирности молока за лактацию по годам составляют 0,4% (у коров до 0,5%). Исключение составила лосиха Былинка, у которой размах колебаний достиг 2,12%.

В литературе имеются сведения о снижении жирности молока у большинства пород крупного рогатого скота в связи с последующим отелом. Содержание жира в молоке падает с каждым отелом на 0,017. У лосих такого последовательного снижения жирности молока по отелам не наблюдалось. Жирность молока у лосих с каждым последующим отелом меняется в большую или меньшую сторону в пределах от 0,03% до 1,54% (в абсолютных цифрах). Разница в содержании жира между первым и последним отелами у четырех (из пяти) лосих была отрицательной, т. е. наблюдалось снижение жирности молока (табл. 4).

Таблица 4

Изменение жирности молока лосих в зависимости от отела

Кличка	Отел по счету	Средняя жир- ность молока за лактацию, %	Разница в содержании жира	
			между отелами	в абсолютных цифрах, %
Веста	4	7,95		
	5	—		
	6	7,32		
	7	7,91		
	8	7,63		
	9	7,87	4 и 9	—0,08

Продолжение таблицы 4

Кличка	Отел по счету	Средняя жирность молока за лактацию, %	Разница в содержании жира	
			между отелами	в абсолютных цифрах, %
Венера	1	8,58		
	2	—		
	3	8,67		
	4	8,52		
	5	8,70		
	6	8,37	1 и 6	—0,21
Бета	6	7,69		
	7	7,40		
	8	7,49		
	9	7,50		
	10	7,47	6 и 10	—0,22
Былинка	1	9,01		
	2	9,07		
	3	9,12		
	4	7,58		
	5	8,07	1 и 5	—0,94
Бука	1	8,80		
	2	9,07		
	3	8,30		
	4	9,07	1 и 4	+0,24

В животноводстве колебания в содержании жира часто связывают с изменением удоев, полагая, что увеличение его вызывает понижение жирности и наоборот. Есть и противоположные мнения.

У наших лосих четкой зависимости между удоем и процентом жира за лактацию не наблюдается.

Например:

У Веныры	в 1960 г.	удой за лактацию	279 л.	Средн. жир. %	8,58
	1962		375		8,67
	1963		228		8,52
У Беты	1961		321		7,69
	1962		407		7,40
	1966		154		7,47

Резкое снижение средней жирности молока за лактацию у лосихи Былинка в 1967—1968 гг. объяснить только увеличением удоев молока (в 1967 у нее максимальный удой 403 л) нельзя, так как на следующий год при удое 182 л жирность молока повысилась только на 0,5%. Такие резкие колебания жирности можно объяснить кормовым фактором (с 1967 г. в рацион дойным лосихам ввели комбикорм, а ряд авторов отмечают снижение жирности молока

с вводом в рацион коровам концентратов), а так же тем, что эта лосиха в течение последних лет страдала острой формой остеомаляции, с трудом передвигалась по глубокому снегу и упитанность ее к весне была низкой.

ВЫВОДЫ

1. Молозиво лосих в первые часы после отела отличается высокой жирностью, достигающей у некоторых лосих до 16%, которая в течение первых суток резко падает; в последние дни снижение идет более медленно и занимает у разных лосих различный период времени.

2. Среднесуточная жирность молока в начале послемолозивного периода (до 15-го дня) у лосих снижалась до 5%.

3. К концу лактации жирность молока увеличивается, у наших лосих она доходила до 10—16%. Средняя жирность молока за лактацию колебалась от 7,3 до 9,12%.

ЛИТЕРАТУРА

- А н г и Ч. Исследование молочной продуктивности лося.— Тр. Печоро-Ильчского заповедника, вып. 12, 1967.
- И в а н о в а Г. Химический состав и питательность молока лосих.— Тр. Печоро-Ильчского заповедника, вып. 11, 1964.
- И н и х о в Г. Химический анализ молочных продуктов, 1949.
- К н о р р е Е. П. Итоги и перспективы одомашнивания лося.— Тр. Печоро-Ильчского заповедника, вып. 9, 1961.
- Ц и б и з о в Н., Т а м а р ч е н к о М., Ф и н к е л ь С., Л е б е д е в Д. Способы учета жирномолочности коров.— Сборник докладов на второй Всесоюзной конференции по молочному делу. 1966.
- Новое в повышении продуктивности молочного скота. Обзор литературы, М., 1969.

О ХИМИЧЕСКОМ СОСТАВЕ МЯСА ЛОСЕЙ ПЕЧОРСКОЙ ТАЙГИ

Совокупность живых организмов различных видов представляет особое «живое вещество», роль которого в биосфере огромна (Вернадский, 1960).

При изучении роли млекопитающих в круговороте веществ необходимо знать химический состав их организмов. Получение количественных данных о химическом составе животных, обитающих в различных геохимических провинциях, позволит подойти к оценке роли тех или иных видов млекопитающих в круговороте веществ в биосфере. Поэтому данные о химическом составе организмов из разных геохимических провинций представляют существенный интерес.

Лось распространен на огромных территориях Евразии и Северной Америки, в связи с чем конкретные данные о химическом составе тканей лосей из разных мест обитания крайне важны. В этом отношении настоящая работа преследует цель дать конкретные сведения о химическом составе мяса лосей, обитающих в печорской тайге (р. Вогулка).

В литературе имеются данные об аминокислотном составе, содержании витаминов, жира, белков, минеральных веществ и некоторых микроэлементов в мясе лосей, добытых в центральных областях европейской части СССР — Тульской, Московской, Ленинградской (Житенко, 1964, 1965, 1973). Упомянутый автор, на основе данных о химическом составе и калорийности дает оценку питательной ценности мяса лосей. Кроме того, в литературе имеются сведения о состоянии кислотно-щелочного равновесия в организме лосей и их обмене веществ (Кочанов, 1967, 1973). Накопление подобных данных необходимо для показания химии организма лосей в различных условиях.

Полученные данные о химическом составе мяса лосей представлены в таблице. Все лоси были отстреляны в один день. Животные при отстреле не были затнаны, поэтому химический состав и калорийность соответствуют состоянию нормального животного.

Насколько можно судить по результатам анализов химического состава мяса исследованных лосей (см. табл.), такие элементы как углерод, кислород, азот, водород преобладают в количественном отношении. Эти элементы имеют большое биологическое значение, так как являются основой для построения любого организма.

По преобладанию они располагаются в следующем порядке: $C > O > N > H > P$, а минеральные элементы имеют следующий порядок распределения $K > Na > Ca > Mg > Al > Fe, S$.

Нам трудно судить, насколько приводимые данные о химическом составе мяса лосей печорской тайги отражают геохимические условия существования местной популяции, так как аналогичных анализов в литературе нет. Можно полагать, что содержание в ор-

Химический состав и калорийность мяса лосей печорской тайги

Дата отлова	Возраст, пол	Упитанность животного	Анализируемый образец мяса	% на абсолютно сухое вещество													
				Зольность	C	H	Общий азот	O	P	Fe	Ca	Al	S	Mg	K	Na	Кал/г
14.1.74 5,5 года самка			Высшая область бедра*	2,70	55,54	7,53	11,30	25,46	0,61	0,01	0,07	0,03	Следы	0,06	0,62	0,18	5815
			задней ноги	1,73	63,59	10,13	8,15	17,99	0,40	0,01	0,04	0,03	Следы	0,03	0,29	0,15	7489
			Область спины**														
			Предплечье*** не-редней ноги	2,15	53,18	8,58	6,07	32,04	0,49	0,01	0,08	0,03	Следы	0,03	0,49	0,19	5701
			Межреберная часть грудной области	2,87	58,10	9,07	9,78	22,75	0,57	0,03	0,09	0,04	0,02	0,06	0,64	0,13	6493
14.1.74 2,5 года самка			Средняя область бедра	3,34	54,16	7,80	9,01	28,71	0,40	0,01	0,06	0,05	0,02	0,10	0,73	0,20	5548
			задней ноги	8,15	50,46	7,91	10,38	30,29	1,81	0,02	0,66	0,08	0,04	0,06	0,63	0,38	5037
			Область спины														
			Предплечье передней ноги	4,80	60,31	8,73	9,60	20,87	1,02	0,02	0,14	0,06	0,01	0,07	1,19	0,41	6416
			Межреберная часть грудной области	3,53	56,57	7,60	10,42	25,02	0,78	0,03	0,08	0,05	0,01	0,08	0,72	0,19	5825
14.1.74 8 мес. самец			Ниже область бедра	3,35	52,58	7,99	11,86	26,85	0,68	0,04	0,10	0,06	0,01	0,01	0,83	0,19	5638
			задней ноги	2,54	61,23	8,85	9,04	20,65	0,51	0,02	0,06	0,04	Следы	0,05	0,67	0,19	6704
			Область спины														
			Предплечье передней ноги	3,51	55,01	7,16	9,24	28,26	0,73	0,07	0,13	0,05	Следы	0,10	0,86	0,22	5530
Среднее значение				3,52	56,46	8,30	9,53	25,35	0,73	0,02	0,14	0,05	0,02	0,06	0,76	0,22	6017,8

Примечание. *Четырехглавый мускул бедра;
 Длиннейший мускул спины; *Трехглавый мускул плеча;
 ***Межреберные мышцы из области средней трети грудной клетки.

организме микро- и макроэлементов является своеобразным показателем той или иной популяции и ее исторической связи с данной геохимической провинцией.

Дальнейшие исследования химического состава различных тканей лосей позволит подойти к анализу этих связей.

Из приведенной таблицы видно, что калорийность мяса лосей различной упитанности имеет близкие значения, хотя калорийность мяса лоса высшей упитанности несколько больше.

Приведенные результаты о химическом составе и калорийности мяса лосей следует рассматривать как предварительные. Исследования в этом плане будут продолжены, в частности планируется исследование ряда млекопитающих из различных биогеоценозов пещерской тайги.

ЛИТЕРАТУРА

- Вернадский В. И. Биосфера.— Избранные труды, том 5, Изд-во АН СССР, 1960.
- Житенко П. В. Товарная характеристика, морфология и химический состав мяса лоса.— В сб.: Биология и промысел лоса. М., № 1, 1964.
- Житенко П. В. Аминокислотный состав мяса лосей.— В сб.: Биология и промысел лоса. М., № 2, 1965.
- Житенко П. В. Пищевая ценность мяса лоса.— В сб.: Одомашнивание лоса. М., 1973.
- Кочанов Н. Е. Состояние кислотно-щелочного равновесия в организме лосей.— Тр. Печоро-Илычского заповедника, вып. 12, 1967.
- Кочанов Н. Е. Особенности обмена веществ в организме лоса.— В сб.: Одомашнивание лоса. М., 1973.

Раздел III

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РАБОТЫ И КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

С. М. Сокольский

РЕЗУЛЬТАТЫ ТРОПЛЕНИЯ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ

Если в 1959 г. северных оленей тропили с целью изучения миграций, то в 1967—1970 гг. наблюдали за стадами, которые держались более или менее оседло в боровом участке заповедника или на прилегающей территории гослесфонда. Нужно было определить суточные перемещения стад, поведение и питание оленей в наиболее трудный для животных период глубокоснежья. Очень важно было определить величину участка, используемого тем или иным стадом в течение зимы, и установить, какие главные внешние причины влияют на его размеры. Насколько влияет на перемещение оленей встреча с человеком, преследование хищниками? Какую площадь ягельников разрывает в сутки олень при глубине снега 70—100 см? Сколько в среднем съедает в сутки ягеля? Требовалось установить половой и возрастной состав стад.

МЕТОДИКА

По следам (иногда — после разведки с самолета) находили стадо и, соблюдая максимальную осторожность, приближались к оленям. Чтоб не спугнуть зверей, тщательно просматривали в бинокль местность в направлении следов оленей. Обнаружив стадо, подсчитывали оленей, стараясь возможно точнее определить пол и примерный возраст животных по внешним признакам: размерам, наличию и форме рогов. Животных распределяли по группам: взрослые быки, важенки, полуторагодовалые олени, телята. Подсчет старались делать несколько раз при каждом новом наблюдении.

Если олени начинали беспокоиться, то наблюдатель или наблюдатели осторожно возвращались по своему следу, заметив время и место, где находились животные.

Примерно через сутки наблюдатель по своей лыжне доходил до места, где он накануне оставил оленей и, двигаясь дальше, старался возможно раньше обнаружить зверей в бинокль. Место за-

мечал и на следующий день опять тропил оленей до места их нахождения. Затем наблюдатель вдвоем с помощником измеряли с помощью деревянного шестика примерную площадь пастбища, раскопанную оленями, и глубину снегового покрова. Выбирали и отмечали в натуре (обычно с помощью затесок на деревьях) удобные места для последующего измерения площади потравленных ягельников после полного таяния снега. Эти модельные площадки представляли собою сплошь изрытые и истоптанные животными участки. Их условно принимали за площади сплошного выпаса. Летом, накладывая деревянную рамку 25×25 или 30×30 см на выведенные места модельного участка, определяли площадь, на которой олени поедали ягель. Выведенные места хорошо отличались от нетронутых участков ягельника меньшей высотой ягеля, частично съеденного оленями, нарушением пласта лишайников. Затем суммировали число площадок, где ягель был частично съеден. Отношение площади, где ягель был съеден, к площади модельного участка принимали за процент использования разрытой и истоптанной территории.

Далее определяли долю верхней съеденной оленями части пласта лишайников. Для этого брали 15 парных проб. Клали рамку на выведенный оленями пласт и тщательно собирали с этой площадки остатки лишайников, заворачивали в бумагу и этикетировали. Переносили рамку на соседний нетронутый пласт лишайников и также собирали все лишайники с этой площадки. При этом полагали, что масса ягеля до поедания оленем на обеих площадках была равной. Парные пробы, во избежание путаницы, обозначали одной цифрой, например, 2—2а. Затем пробы доводили при комнатной температуре (около $+20^{\circ}\text{C}$) до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Разница в весе между массой лишайника на нетронутой и на выведенной площадках, очевидно, составляла массу съеденных лишайников. Видовой состав лишайников определяли с помощью коллекции лишайников, собранных В. С. Говорухиным (хранится в Печоро-Илычском заповеднике); обилие различных видов лишайников в каждой пробе определялось на глаз. Как правило, большую часть пробы по массе занимали один-два вида.

Зная площадь, разрытую оленями, число оленей в наблюдаемом стаде и процент использования площади, можно было определить среднюю площадь выпаса на одного оленя и массу лишайников, съеденных им в течение суток.

Во время обмера площади, разрытой оленями, измеряли также высоту снежного покрова. Обычно делали несколько десятков измерений.

РЕЗУЛЬТАТЫ ТРОПЛЕНИЯ

22 февраля 1967 г. взят след стада из 10 оленей. Звери прошли с юга на север через границу 10—11 квартала Якшинского лесничества к р. Малая Гаревка. 22 февраля олени пересекли Малую

Гаревку и паслись в борах-беломошниках между II и III внутри-квартальными визирами 5 квартала. 23 февраля здесь обнаружены копки 1-2-дневной давности. Средняя глубина снега 62 см (55—69 см), $n=25$.

23 февраля олени обнаружены в 200 м к северу от р. Малая Гаревка. Спугнутые, они ушли к северу.

24 февраля олени передвинулись к северу примерно на 5 км. Обнаружены в 15 часов на борах-беломошниках к югу от р. Большая Гаревка у II визира 5 квартала. Здесь же замечено несколько копок и лежек. Судя по количеству лежек, оленей было 10-11.

Так как олени лежали в небольшой низине, то при подходе, не заметив, их опять спугнули. Вечером того же дня олени перешли через северный край Гусиногo болота. Тропление продолжили 28 февраля. За это время олени передвинулись к северу и в течение 25—28 февраля паслись на борах у границы 4-5 кварталов и I визира 5 квартала. Здесь обнаружены копки давностью от 1 до 3 суток. Олени обнаружены во второй половине дня. Позднее в тот же день олени прошли на восток через границу 4-5 кварталов. В стаде, которое наблюдали на чистом месте во время прохода через Гусиное болото, 7 важенок с рогами, молодой бычок с рогами-спичками (видимо, в возрасте около 2-х лет) и 2 теленка, один почти белый. При переходе через болото олени шли цепочкой след в след; телята шли позади.

Измерение площади копок в 1967 г. не проводили.

В течение 7 суток проследили путь стада. Олени, будучи трижды спугнуты, прошли около 20 км. Заметив наблюдателя, олени каждый раз проходили расстояние около 5 км. Если же они не замечали человека, то проходили в сутки 300—500 м.

1968 г. 4 февраля стадо оленей обнаружили на болоте в юго-западном углу 10 квартала. В стаде насчитали около 30 животных. Заметив наблюдателей, которые вышли к ним случайно, олени бросились к северу и, пройдя 3 км, заночевали на гари 1967 г., затем перешли к югу от болота на 1 км. 7 февраля олени паслись в юго-западной части 9 квартала. Питались ягелем. Заходили они и в ельник сфагновый, где мы насчитали около 40 копок. Возможно, олени поедали побеги черники и мох, а также остатки сухих травянистых растений.

Промеры глубины копок в 9 квартале. Бор-беломошник. Средняя — 73,5 см (61—94,5 см), $n=21$.

9 февраля в 11 часов оленей заметили в 250 м в редком сосняке-беломошнике. Часть оленей отдыхала, некоторые копали ягель. Тропление прекратили, стали обмерять площадь копок за предыдущие дни. За 5 суток олени переместились на 6—6,5 км, причем наибольшее расстояние — 3 км — прошли в тот день, когда их спугнули. В остальные дни олени проходили в сутки менее 1 км. В течение пяти неполных суток олени разрыли и истоптали площадь 6831 м², или по 44 м² на оленя в сутки.

Визуальный подсчет оленей при второй встрече: не менее

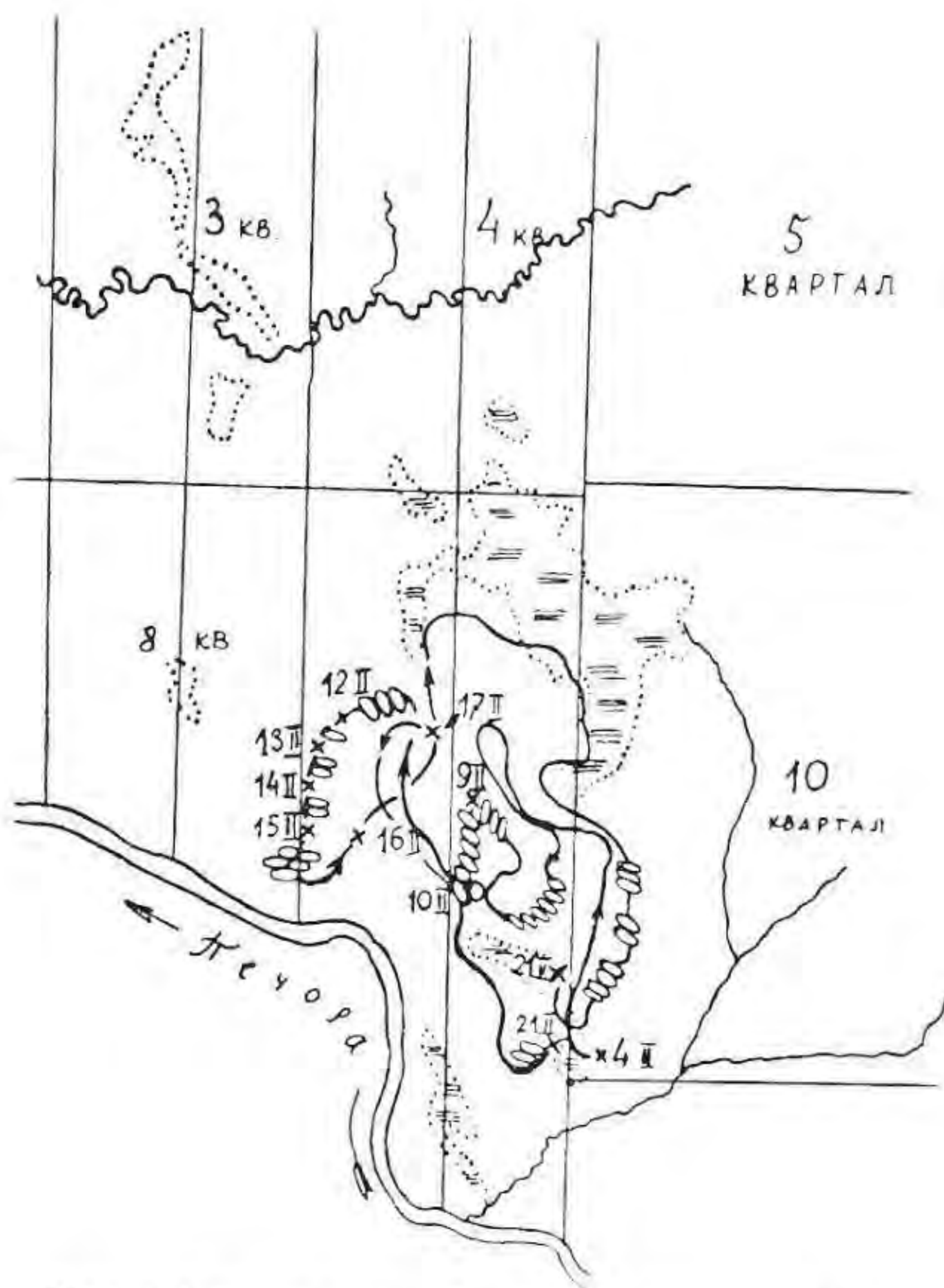


Рис. 1. Путь стада оленей с 4 по 21 февраля 1968 г.
⊗ — места копок и лёжек.

5 взрослых быков, 6 важенков с рогами, 6 телят. Остальные 10 оленей полуторагодовалые и не определенного пола и возраста. Оленей насчитано меньше, чем при первой встрече, некоторые животные лежали, углубившись в снег, и не были видны.

10 февраля. Ветер западный и юго-западный до сильного. Погода изменилась с ясной и морозной на ветреную, с температурой воздуха $12-15^{\circ}\text{C}$. От места, где их наблюдали 9 февраля, олени прошли на юг 500 м и в 11 часов дня стояли на краю болота в сосняке. С 9 по 10 февраля олени раскопали 950 м^2 ягельников, или $30,6\text{ м}^2$ на оленя в сутки.

12 февраля. Утром и днем снегопад, -8°C . Ветер западный умеренный до сильного. В течение двух суток олени переместились на небольшое болотце. В 16 часов 30 минут в пасмурную погоду

20 оленей лежали, остальные кормились. Олени почуяли нас и тронулись с места, быстро удаляясь на запад.

Измерения глубины копок: средняя 75 см (62—93 см), $n=40$. С 10 по 12 февраля олени раскопали 1443 м² ягельников, или 23 м² на оленя в сутки.

13 февраля. Утром слабый северо-западный ветер. Временами снег, -10° — -12° С. С 16 часов 30 минут 12 февраля до 11 часов 13 февраля олени передвинулись на 400 м к западу. Часть оленей отдыхала, часть паслась в сосняке.

14 февраля. Утром снег, ветер северо-западный и западный умеренный до сильного. Измерение площади, разрытой оленями 13 февраля, — 1094 м², или 35 м² на оленя в сутки. Средняя глубина снега в местах копок — 78,5 см (65—91 см), $n=18$. За сутки олени передвинулись на юг на 400 м.

15 февраля. С 11 часов 14 февраля до 15 часов 30 минут 15 февраля стадо переместилось на юг на 350 м. Измерение глубины копок: средняя 71,5 см (66—84 см), $n=13$.

В 15 часов 30 минут оленей увидели за 250 м к югу в сосняке-беломошнике довольно крупном. Почти все олени в это время копали ягель. На глаз насчитали 28 оленей. Расстояние между крайними животными не превышало 150 м. Два теленка в середине стада бегали друг за другом — играли. Одна важенка вышла из лунки, ее место тотчас же занял другой олень. Один теленок был вместе с важенкой в одной лунке. Вместе с В. С. Скорняковым, помощником по троплению, мы наблюдали за оленями до 16 часов, затем отошли по своей лыжне назад.

16 февраля. Утром и днем ясно, -17 — -18° С. Ветер западный, слабый. В 16 часов 10 минут оленей заметили в 500—600 м к югу от места их нахождения 15 февраля.

17 февраля. Возвращаясь на центральную усадьбу заповедника, мы внезапно вышли на стадо, которое сделало крюк и подошло прямо к нашей лыжне. Олени разбились на две группы. Впоследствии выяснилось, что в I группе 10 голов (7 больших быков, сбросивших рога, 1 полуторогодовалый бычок с маленькими рожками и 2 важенки). Во второй группе 12 важенок, 3 быка, 6 телят.

Измерение глубины копок за 16—17 февраля: средняя — 76,5 см (64,5—94,0 см), $n=42$.

С 13 по 17 февраля олени раскопали в общей сложности около 3856 м² ягельников, или по 31 м² на одного оленя в сутки.

В период с 17 до 21 февраля эти два стада переместились на 4—4,5 км к югу, и, хотя шли отдельно, оказались не более чем в километре друг от друга. После встречи с нами оба стада прошли, не останавливаясь, около 3 км и только после этого начали кормиться. За это время они раскопали 2157 м² пастбищ, или по 17,4 м² на оленя в сутки.

22 февраля тропление прекратили, однако, в течение марта за оленями следили, периодически посещая боровой участок заповедника. В течение марта два стада разбились на еще более мелкие

группы по 4-5 голов, причиной было появление 3 волков, которые охотились за оленями.

В начале марта два волка задавили оленя в 9 квартале (пол не установлен) и важенку в восточной части 10 квартала.

22 марта маленькое стадо в 5 голов находилось на границе 4 и 5 кварталов.

23 марта один волк гнался за пятью оленями по льду Печоры на протяжении 4 км; в устье р. Большая Гаревка 4 оленя отскочили в сторону, а волк продолжал преследовать одного оленя. Пробежав по льду 2 км, олень выскочил на берег, но провалился в подтаявший на солнечной стороне глубокий снег. Этого было достаточно, чтобы волк тут же настиг животное и задавил его. Труп обнаружили не позднее, чем через 12 часов после гибели оленя. Это была стельная важенка, волк распорол брюхо, съел печень, извлек эмбриона и также съел его; язык, легкие, сердце были целы.

31 марта уже по насту 3 волка задавили одного быка, по-видимому, из той же группы на границе 8 и 9 кварталов.

Таким образом, в течение марта 4 оленя из стада, за которым вели наблюдение, стали жертвой волков.

В течение 17 дней наблюдений олени проделали путь около 14 км, от 0,3 до 3 км в сутки, в среднем 0,8 км в сутки. При этом иногда беспокоили оленей только мы; хищников вблизи стада в это время не было.

В этот период олени не выходили за пределы прямоугольника или точнее эллипса с длиной большой оси 4,5 км, малой — 3 км. Примерная площадь этого участка не превышала 12 км².

В марте, с появлением волков площадь обитания мелких стад, образовавшихся из большого, составила уже не менее 25 км².

1969 год. В феврале 2 стада оленей общей численностью около 30 голов заметили с самолета в нижнем течении р. Большая Андюга вне территории заповедника, куда мы вместе с И. Е. Пашиным прибыли. 5 апреля в 9 часов 30 минут стадо из 18 голов обнаружили в 40 квартале Усть-Уньинского лесничества, в 700 м к западу от р. Большая Андюга. Все животные копали ягель.

6 апреля. Утро, —5°С, снег, ветер западный и северо-западный, сильный. Животные находились почти в том же месте, что и накануне, переместились к югу на 100 м. Во время наблюдения олени начали передвигаться на юго-восток и ушли из пределов видимости, что дало возможность измерить площадь, разрытую в течение суток. Она оказалась равной 554 м², в том числе 116 м² олени разрыли по старым копкам. Высота снегового покрова от 90 до 107 см ($n=24$), средняя — 99,7 см.

В 300 м к западу от стада нашли оленя более суток тому назад загрызенного росмахой. Стала понятна причина беспокойства животных, которые, не видя нас, были постоянно настороже и передвигались с места на место. Пол и возраст погибшего оленя определить не удалось, так как туловище было растерзано, а го-

лову росомаха отгрызла и утащила, спрятав так, что мы не могли ее найти, хотя прошли по следам хищника около 3 км.

Погибший олень находился возле копки, вырытой им же. Он держался на краю стада и занятый раскопкой ягеля не заметил, как росомаха подкралась к нему. Из наших наблюдений в 1966 г.: к оленю, занятому раскопкой ягеля в глубоком снегу, можно подбежать на лыжах вплотную, на 10—15 м. Нужно только выбрать момент, когда он опустит голову в лунку.

В следующий раз к наблюдаемому стаду смогли подойти 9 апреля во второй половине дня. В период с 6 по 9 апреля олени переместились на 1,5 км. Животные насторожены, без видимой причины передвигались с места на место. Как только мы увидели оленей, сразу же отошли назад, чтобы не беспокоить их. Росомаха, судя по следам, ходит вокруг стада, приближаясь к нему на 200—300 м. Остатки оленя она разгрызла на части и по своему обыкновению тщательно спрятала.

10 апреля. Ночью и утром снег, пурга, утром заморозило. Образовался слабый наст. Олени ушли с боровой террасы в долину р. Большая Андюга. Наст держит оленей, если они передвигаются шагом. Животные бродили по приречному ельнику, питаюсь древесными лишайниками. Раскопку ягеля полностью прекратили: мешает наст. В 10 часов оленей заметили на льду Андюги, где они отдыхали. Всего в стаде 32 оленя, вероятно, объединились два стада. В этом объединенном стаде 15 важенок, 8 взрослых быков, остальные — телята и двухлетки. Вспугнутые нами олени ушли на север.

В течение пяти суток наблюдаемое стадо передвинулось не более чем на 3 км. Площадь обитания обоих стад, судя по старым следам и наблюдениям с самолета, не превышала 10 км² в течение трех месяцев.

1970 год. В феврале 1970 года наблюдали за маленьким — 8 голов — стадом. Проследили путь оленей за 7 суток, с 13 по 20 февраля. В это время олени паслись у южной оконечности Гусиного болота, проделав путь около 2 км. 17 февраля в мягкую погоду (-6°C) в 10 часов я увидел оленей на краю болота. Звери не увидели, но почуяли меня, так как быстрым шагом пошли на северо-запад.

18 февраля. Тепло, слабый снег. Ночью выпало 10—12 см снега. Олени прошли на север около 900 м, и остановились в сосняке-беломошнике, где я их увидел в 11 часов дня. В стаде все олени с рогами, в том числе 5 важенок и 3 оленя по второму году каждый. Телят нет.

19 февраля. Утром ясно, -6°C . Ветер южный, мгла. Олени перешли на 200 м к северу вдоль кромки болота. В 14 часов я спугнул их, ушли на север. За сутки с 18 по 19 февраля раскопали 244 м² ягельников, или по 28,2 м² на одного оленя. Высота снегового покрова в местах копок от 79,5 до 101,0 см; средняя — 90,5 см, $n=11$.

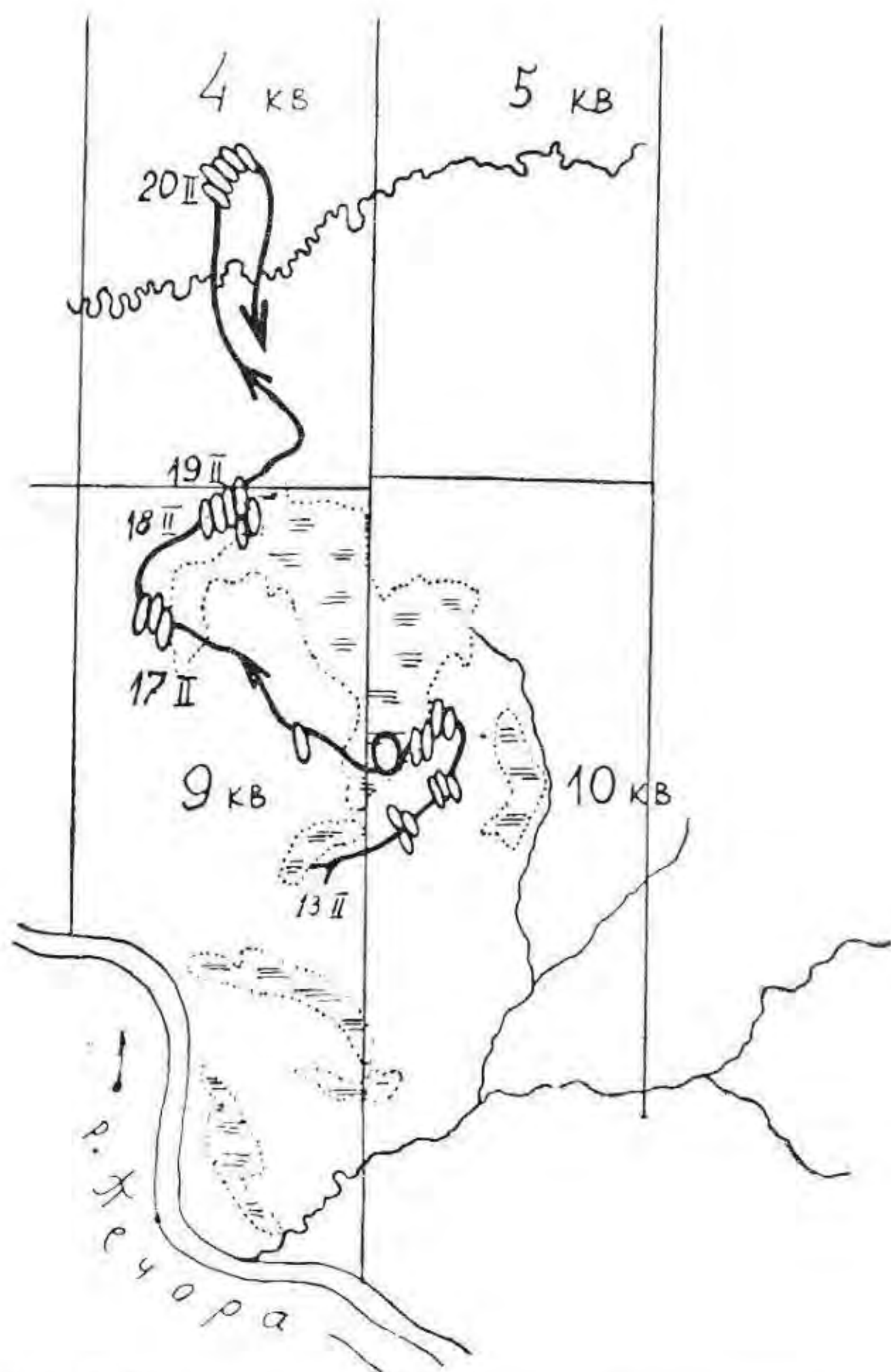


Рис. 2. Путь стада оленей с 13 по 20 февраля 1970 г.

20 февраля. Ясно, -8°C . Олени прошли на север около 2 км, остановились на правом берегу р. Большая Гаревка в 4 квартале. Здесь они копали в сфагновом сосняке с примесью ягеля. Спугнутые ушли на юг. В течение суток с 19 по 20 февраля олени раскопали 122 м^2 пастбищ, или $15,2\text{ м}^2$ на оленя.

В течение января — марта наблюдаемое стадо не выходило за пределы 1—10 кварталов Якшинского лесничества, причем большую часть времени проводили на площади 15 км^2 .

Ниже приведены данные о площади выпаса, высоте снегового покрова, объединенные за ряд лет.

Высота снегового покрова, площадь, разрытая оленями

Год, месяц наблюдения	Высота снегового покрова, см			Число оленей	Площадь, разры- тая оленями, м ²	
	сред- няя	предел	n		Всего	На оленя
1967,22—28.II	62,0	55—69	25	10	Не измеряли	
1968,4—21.II	74,8	61,0—94,5	169	31	16331	30,9
1969,5—6.IV	99,7	90—107	24	18	554	30,0
1970,18—20.II	90,5	79,5—101,0	11	8	366	23,0
В среднем по всем измерениям						27,4

По данным А. Н. Сегалю (1962) за 30 часов пастбы взрослый домашний бык раскопал около 70, важенка — 65 м² пастбищ при высоте снегового покрова 80—85 см. В пересчете на сутки это составит соответственно 56 и 52 м². Наши цифры в общем несколько ниже. Это можно объяснить тем, что наши цифры усреднены, общую площадь, раскопанную всеми оленями, делили на количество животных без различия пола и возраста. Поэтому площадь, приходящаяся на 1 взрослого оленя, занижена за счет телят и оленей двухлетнего возраста. Это в такой же мере относится ко всем последующим расчетам, где все данные относятся к некоему «среднему» оленю.

Дальнейшие наблюдения за местами пастбы северных оленей после полного таяния снега показали, что олени непосредственно пасутся примерно на $\frac{1}{4}$ всей изрытой и истоптанной площади. Дело в том, что при пастбе олень откидывает снег назад и утаптывает его. Открытой остается только передняя часть лунки, откуда олень отгребает снег. В снежный период определить точно, на какой площади олень поедает ягель, невозможно. Поэтому приходилось прибегать к косвенному методу: измерять всю площадь изрытую и истоптанную оленями, а затем летом точно определять площадь потравленного пастбища.

В 1968 г. во время измерения площади, изрытой оленями, отметили в природе площадки размером от 2 до 26 м². Зимой они представляли собой сплошь изрытые и истоптанные участки. Летом на этих площадках подсчитывали с помощью рамки размером 29×29 см (0,0841 м²) площадь, где олени поедали ягель.

В 1969 г. в бассейне р. Большая Андюга заложены 4 аналогичных площадки.

Вероятно, в первые две пробы попало больше истоптанной, чем изрытой, площади, поэтому процент использования площади так низок. Напротив, на 3 и 4 площадках он самый высокий. Если сложить проценты и вычислить среднюю простым делением, получим среднее значение 25%.

Таким образом, в стадах до 30 голов олени поедают ягель только на 20—25% всей истоптанной территории. Понятно, что можно

Определение процента использования оленями изрытой и истоптанной территории
(Якшинское лесничество, 9 квартал)

№ площадки	Величина площади, м ²	Площадь, с которой олень съедал ягель, м ²	Использование площади выпаса, %
1	25,96	5,13	19,7
2	8,06	2,69	32,6
3	9,0	1,85	20,5
4	9,0	1,85	20,5
5	9,0	1,51	16,8
6	9,0	2,6	28,8
7	9,0	1,68	18,6
8	4,0	0,59	14,7
9	4,0	0,76	18,9
10	4,0	0,84	21,0
11	4,0	1,26	31,5
12	4,0	0,59	14,7
13	2,0	0,59	29,5
14	4,0	0,50	12,5
15	4,0	0,59	14,7
16	4,0	0,67	16,7
Сумма . . .	113,02	23,72	В среднем 20,9

легко впасть в ошибку и сильно завысить площадь, с которой олень срывает лишайники, а следовательно, и количество съедаемого корма.

Какую часть пласта лишайников съедают олени? Методика определения этой съедаемой доли описана выше. Обычно брали 13—15 пар площадок. По весу ягеля непотравленного участка можно также определить запас ягеля (в кг/га) в воздушно-сухом состоянии.

Доминирующие виды лишайников в пробах (табл. 4): *Cladonia silvatica* встречена в 13 пробах, *Cl. rangiferina* — в 9, *Cl. alpestris* — в 4.

В I серии *Cladonia rangiferina* встречена в 6 пробах, *Cl. silvatica* в 6, кустики черники и брусники единично в 2.

Во II серии проб *Cl. rangiferina* встречена в 15 пробах, *Cl. silvatica* — в 10, *Cetraria islandica* — в 2.

В III серии *Cladonia rangiferina* была в 14 пробах, *Cl. silvatica* в 10, *Cl. alpestris* в 6, *Cetraria islandica* — в 3.

В 1970 г. в 9 квартале заложено 17 пар площадок; олени поедали от 23 до 55% массы ягеля, в среднем — 38%. В среднем по всем измерениям на местах кормежки олени поедают 42,3% массы ягеля.

Зная площадь, на которой олень срывает часть лишайников, долю пласта лишайников, поедаемую им, а также запас ягеля на

Определение процента использования оленями площади выпаса
в бассейне р. Большая Андюга

№ площадки	Величина площадки, м ²	Ягель выеден на площади, м ²	Использование изрытой территории, %
1	68,4	4,05	5,9
2	120,94	10,08	8,3
3	10,56	4,00	37,8
4	6,87	3,31	48,1
Сумма	207,01	21,44	В среднем 10,35

местах пастыбы, нетрудно рассчитать количество съедаемых за сутки лишайников.

В период глубокоснежья «средний» олень поедает от 1,5 до 2 кг ягеля в воздушно-сухом состоянии, для чего непосредственно сощипывает меньше половины массы лишайника с площади 6,3—6,5 м².

По Г. И. Кареву, 1956 (цит. по В. Д. Лопатину, 1962), олень поедает в сутки около 5 кг ягеля, что значительно больше нашей цифры. К сожалению, неизвестно, как получена эта цифра, дан ли вес ягеля в воздушно-сухом или влажном состоянии.

Зная потребность северного оленя в площади ягельника и округлив ее до 50 м² в сутки, можно полагать, что в год оленю потребует-

Таблица 4

Доля пласта лишайников, съедаемых оленями (рамка площадки 0,0625 м²,
1968 г., 9-й квартал Якшинского лесничества, бор)

№ площадки	Вес ягеля на нетро- нутой площадке, г Р	Вес остатков ягеля на по- травленной площадке, г Р ₁	Вес съеденной части пласта лишайников, г Р — Р ₁
1—1а	47	29	18
2—2а	59	37	22
3—3а	52	39	13
4—4а	52	29	23
5—5а	45	13	32
6—6а	51	33	18
7—7а	46	29	17
8—8а	49	25	24
9—9а	55	38	17
10—10а	54	27	27
11—11а	56	39	17
12—12а	58	37	21
13—13а	54	37	17
Сумма	678	412	266

ся около гектара пастбищ с запасом ягеля близким к 60 ц/га, если принять продолжительность снежного периода 200 дней. Семенов-Тян-Шанский (1948) считает, что теоретически оленю достаточно в год 1,4—3 га пастбищ.

Взвешивание проб лишайников с наших площадок показало, что если в боровом участке заповедника ягельники совершенно не-потравленные, то на горных тундрах запасы ягеля в значительной степени истощены пастьбой домашних оленей.

Таблица 5

Итоги взвешивания лишайников по сериям проб, заложенных в разных пунктах

Серия проб, год	Место взятия пробы	Число пар площадок	P (сумма поед. лишайн.)	P ₂ (остаток)	% поеденная
I 1968	9-й квартал Якшинского лесничества	12	564	274	51,4
II 1969	Бассейн р. Большая Андюга	15	851	514	39,7
III 1969	Бассейн р. Большая Андюга	15	864	506	41,4

Таким образом, на некоторых горных тундрах запасы ягеля в 4—5 раз ниже.

Приведенные для лесной зоны заповедника запасы ягеля близки к таковым для Кольского полуострова, Семенов-Тян-Шанский (1948).

Площадь боров-беломошников в боровом участке заповедника равна 1526 га, площадь боров-брусничников, где ягельный покров занимает до 80—90% площади,— 2023 га. Если при многолетнем использовании пастбищ одному оленю требуется 13,5 га по Пальмеру (Семенов-Тян-Шанский, 1948) или 5—7 га по Лопатину (1962), то на территории борового участка могло бы постоянно обитать около 260—400 северных оленей. Однако даже в самые «лучшие» времена число оленей здесь не превышало сотни, а с на-

Таблица 6

Количество ягеля, поедаемое оленем за сутки

Год, место	Запас ягеля, кг/га	% поедания площади лишайников	Площадь, с которой олень съедает ягель, м ²	Количество съедаемого ягеля (в воздушно-сухом состоянии), г
1968, Якша	7450	39,2	6,48	1892
1968, Якша	6200	51,4	6,48	2045
1969, р. Большая Андюга	6300	39,7	6,30	1575
1969, р. Большая Андюга	6400	41,4	6,30	1669

чала семидесятых годов здесь зимуют единицы. Ягельники борового участка совершенно непотравленные, поэтому недостаток зимнего корма никоим образом нельзя считать причиной снижения численности северного оленя. Основная причина падения численности — деятельность человека (Сокольский, 1973). Дело в том, что общая площадь, необходимая для круглогодичного обитания даже небольших групп оленей, больше территории борового участка. Наблюдаемые нами стада в 1967—1970 гг. держались на территории заповедника самое большее в течение 3—4 месяцев в году, остальное время проводили вне пределов заповедника. Поэтому с точки зрения сохранения этого вида было ошибкой неоправданное сокращение территории боровой части заповедника в 1951 г., а рас-

Таблица 7

Запасы ягеля в боровом и горном участках заповедника

Год, место	Размер площадок, м ²	Число площадок	Вес ягеля с 1 м ² в воздушн-сухом состоянии, г	Вес ягеля, ц/га
1968, Якша, 9 квартал . . .	0,06	13	745	74,5
1968, Якша, 9 квартал . . .	0,06	13	620	62,0
1968, Якша, 6 квартал . . .	0,25	13	612	61,2
1969, р. Большая Андюга . .	0,09	15	630	63,0
1969, р. Большая Андюга . .	0,09	15	640	64,0
1968, р. Кедровка	0,06	31	550	55,0
1970, гора Кычиль-Из (гор- ный район)	0,06	11	156	15,6

ширение этой части в 1959 г. было явно недостаточным. Площадь лесных ягельников в Верхне-Печорском лесничестве составляет всего — 227 га, а горные пастбища в значительной степени потравлены домашними оленями, которых еще в шестидесятые годы выпасали оленеводы манси. Кроме того, из-за более глубоких снегов условия зимовки оленей в предгорной и горной части заповедника много тяжелее, чем в боровой. Поэтому в лучшем случае можно ожидать лишь сохранения небольшого числа оленей в предгорном и горном районах заповедника, в боровой же части он, вероятно, исчезнет вообще.

ВЫВОДЫ

1. Во второй половине зимы северные олени в равнинно-ландшафтной зоне междуречья Илыча и Печоры ведут сравнительно оседлый образ жизни, собираясь стадами до 30 голов. Площадь обитания этих стад в течение одного-трех месяцев может составлять около 10 км² только при отсутствии преследования со стороны

человека или волка. Росомаха оказывает меньшее влияние на величину суточных передвижений оленей, вероятно, потому, что охотится на оленей скрадом и, добыв одного зверя, редко преследует остальных.

2. Суточные перемещения стад оленей в условиях спокойной пастбы составляют 0,3—0,4 км; при испуге, вызванном появлением человека, олени проходят без остановки 2—5 км.

3. Северный олень раскапывает в среднем около 30—50 м² ягельников в сутки, причем при беспокойстве, вызванном преследованием человека или волка, эта площадь может сократиться вдвое.

4. При кормежке олень срывает только верхнюю часть пласта лишайников, составляющих по весу около 40% всей его массы. Олень использует $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ часть раскопанной и истоптанной кормовой площади. В среднем олень поедает в сутки около 2 кг ягеля в воздушно-сухом состоянии.

5. Северный олень печорской тайги раскапывает ягель при высоте снегового покрова 70—100 см, однако при образовании даже слабого наста, который выдерживает вес животного, бросает раскопки и переходит на питание древесными лишайниками.

6. Несмотря на то, что ягельники борового участка заповедника по своим кормовым ресурсам могут прокормить 260—400 оленей, число зимующих оленей в боровом участке заповедника из года в год сокращается. Причина — изолированность борового участка и его незначительная территория, окруженная со всех сторон интенсивно вырубаемыми лесными массивами.

ЛИТЕРАТУРА

- Допатин В. Д. Пастбищные возможности оленеводства в Карелии. — В сб.: Северный олень в Карельской АССР. М.—Л., 1962.
- Сегаль А. Н. Физиологическая характеристика пастбы. Там же.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Дикий северный олень на Кольском полуострове. — Тр. Лапландского гос. запов., вып. 2, М., 1948.
- Сокольский С. М. К экологии дикого северного оленя печорской тайги. — Тр. Печоро-Илычского заповедника, вып. 9, Сыктывкар, 1961.
- Сокольский С. М. Снижение численности северного оленя в верховьях Печоры. — В сб.: Охрана природы в Коми АССР. Сыктывкар, 1973.

ПОВРЕЖДЕНИЕ ЛОСЯМИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Изучением пастбищ лосей в заповеднике и на прилегающей территории занимался ряд исследователей. С 1938 по 1973 г. Печорская популяция лосей претерпела большие изменения. Первоначальный интенсивный рост поголовья лосей достиг своего предела (7—12 голов на 1000 га в 1958—1959 гг.). Такая высокая численность лосей не могла не отразиться на состоянии кормовой базы. Запасы основных зимних кормов — подрост сосны, березы, ивы, рябины, осины, становятся в явное несоответствие с возросшим поголовьем лосей. С 1959 г. начался постепенный спад численности лосей, но нагрузка на пастбища продолжала оставаться высокой, повреждаемость сосны и рябины составила 100% (Ланина, 1959).

В задачу наших исследований входило изучение естественных зимних пастбищ лосей, проведение учета поврежденности сосны, березы, ивы, черемухи, рябины, проведение учета возобновления этих пород, выявление соответствия численности лосей запасам кормов в настоящее время. Эти исследования проводили на территории борового и темнохвойного районов заповедника, борового района гослесфонда в летний период 1968, 1970, 1973 гг.

Одним из основных методов в нашей работе по изучению состояния зимних пастбищ лосей был выбран метод пробных площадей случайной выборки. Методика работы предполагала закладку разовых пробных площадей размером 2×50 м (100 м^2) в различных типах лесонасаждений.

Исследовали сосняки в возрасте 10—20 лет, т. е. первого класса возраста, березняки, пойменные ивняки, как чистые, так и с примесью рябины, черемухи. На этих площадях производился учет степени поврежденности деревьев лосями. Пересчитывали все деревья на площадках, отмечали деревья не поврежденные. Среди поврежденных отдельно отмечали деревья с поврежденным стволом. В характеристику повреждения ствола вошли такие категории: у дерева сломан ствол или скушена вершина; дерево окольцовано; поедена кора.

Степень повреждения коры характеризовали следующим образом:

единичные покусы	— 1—5	скушенных веток;
мало	— 5—10	„ „ ;
средне	— 10—20	„ „ ;
много	— 20—50	„ „ .

Отдельно учитывали деревья, усохшие от повреждения лосем. Для характеристики состояния подроста на каждой площади брали по 3 модельных дерева. На моделях проводили учет всех веток, поврежденных веток, отмечался класс возраста возобновления, его полнота. Различали сосняки с малой, средней и большой полнотой, сосняки чистые и с примесью березы.

Таблица I

Характеристика повреждений смешанных сосняков в боровом районе

Порода	Характеристика повреждения ствола дерева						Характеристика повреждения кроны								Ушло от повреждения лосьями	
	Скушена вершина		Окольцовано деревцо		Объедена кора		Едини- чные покус		Мало		Среднее		Много			
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%		
Сосна . . .	1320	59	—	—	3	0,13	108	4,7	21	0,9	89	3,9	1970	88,1	406	18,1
Береза . .	251	74,1	—	—	—	—	24	7,0	7	2,0	6	1,7	251	74,1	32	9,4

Малая полнота — 20—50 экземпляров; средняя — 50—100 экземпляров; большая — 100—170 экземпляров.

Общее количество площадок, заложенных в сосняке, составило 49; число обследованных деревьев 3313 экземпляров. Этой методикой пользовались для исследования ивняков и березняков. В общей сложности в ивняке было заложено 33 пробных площадки, а общее количество обследованных деревьев — 4597.

В березняках заложено 8 площадок, на которых учтено 429 деревьев. Отдельно брали и учитывали степень поврежденности

Таблица 2

Поврежденность сосны, ивы, рябины и черемухи в боровом и темнохвойном районах, %

Порода	Темнохвойный район		Боровой район	
	Заповедник	Гослесфонд	Заповедник	Гослесфонд
Сосна	—	—	38,9	69,5
Ива	46,7	—	—	46,7
Рябина	80,0	—	—	—
Черемуха	33,8	—	—	—

сосняков с примесью березы. В смешанных сосняках заложено 9 площадок, на которых обследовано 689 деревьев (381 С и 308 Б).

Черемуха и рябина входили в состав сопутствующих пород на площадках, заложенных в ивняке. Всего было заложено 99 площадок общей площадью 9900 м², общее количество обследованных деревьев составило 9028.

Приведем таблицу 3 характеристики повреждений смешанных сосняков (С+Б) в боровом районе.

В темнохвойном районе такая работа не проводилась, так как там преобладают сосновые насаждения старших возрастных групп, недоступные для лося.

Среди поврежденных деревьев, как сосны, так и березы, преобладают деревья со скусенной или поломанной вершиной. Околь-

Таблица 3

Поврежденность деревьев в чистых и смешанных сосняках

Смешанные сосняки (С+Б)			Чистые сосняки (10 С)		
Всего деревьев	Из них повреждено		Всего деревьев	Из них повреждено	
	абс.	%		абс.	%
689					
381 С	345	90,5	1933	1163	60,1
308 Б	287	93,2	—	—	—

цованных деревьев I класса возраста не встречено. Исключение составляют сосняки старше 25 лет. Окольцованные деревья (объедена кора по всей окружности ствола) встречались на территории гослесфонда борового района по р. Березовке, но и здесь они немногочисленны. Небольшой процент составляют и сосняки I класса возраста, у которых есть погрызы на стволе. Среди усохших от повреждения лосями деревьев чаще встречаются те, у которых повреждена вершина. Но и здесь процент усохших деревьев не высок, в то время как в предыдущие годы он составлял 58% (Язан, 1964). Это дает основание полагать, что сильного отрицательного влияния на подрост сосны лось в настоящее время не оказывает.

Процент повреждения ивы в обоих исследуемых районах, объясняется тем, что ива является одним из наиболее доступных кормов лосей и занимает важное место в питании как в темнохвойном, так и в боровом районе. Черемуху в зарослях ивняка по поймам рек лоси поедают попутно.

Поврежденность возобновления сосны в боровом районе гослесфонда 69,5%, а в заповеднике значительно ниже — 38,9%. Это объясняется сравнительно высокой концентрацией лосей (4,5-5 голов на 1000 га) на территории гослесфонда в стойбищный период, в то время как на территории заповедника плотность лосей составляет 1-2 головы на 1000 га угодий.

Поврежденность деревьев в смешанных сосняках намного выше, чем в чистых, и составляет 90—93%, в то время как чистые сосняки повреждены на 60%. Здесь дело, видимо, в том, что смешанные сосняки привлекают лосей больше, чем чистые, так как продуктивность и разнообразие кормов в них выше.

В 1970 г. проводили учет линейного прироста веток березы, ивы, черемухи, рябины на пробных площадях, заложенных по рекам Ук-ю, Ыджид-Ляга, Кедровка в 1968 г.

Пробная площадь № 1. Устье р. Парус-Ель. Стация — прибрежный ивняк. Средний прирост ивы за 2 года 55,2 см по 20 пробам.

Пробная площадь № 2. Устье р. Нерим-Ю. Стация — ивняк-черемушник.

Средний прирост веток за 2 года:

черемуха — 87,3 см — 10 проб;

ива — 116,6 см — 3 пробы;

рябина — 74,8 см — 5 проб.

Пробная площадь № 3. Правый берег р. Ыджид-Ляга. Стация — березняк. Средний прирост за 2 года 60,1 см по 10 пробам.

Пробная площадь № 4. Правый берег р. Ыджид-Ляга. Стация — березняк с сопутствующими породами.

Средний прирост за 2 года:

береза — 41,4 см — по 5 пробам;

осина — 56,6 см — по 3 пробам;

ива — 46,7 см — по 8 пробам;

пихта — 34,6 см — по 5 пробам.

Пробная площадь № 5, р. Кедровка. Стация — ивняк прибрежный. Средний прирост ивы за 2 года 98,0 см по 10 пробам.

Пробная площадь № 6, р. Кедровка. Стация — ивняк прибрежный. Средний прирост за 2 года 100,6 см по 10 пробам.

Исходя из данных учетов среднего линейного прироста на пробных площадях, выяснено, что запасы веточных кормов у березы, ивы, рябины, черемухи практически восстанавливаются на второй год после потравы. Тем более при такой низкой плотности лосей (0,6—0,9 голов на 1000 га) в темнохвойном районе запасы кормов не могут быть подорваны в настоящее время. 2—4 лося на 1000 га угодий в боровом районе также не могут принести ущерба возобновлению древесных пород — сосны, березы, ивы. На местах бывших вырубок в сосновых лесах идет возобновление сосны, березы, которые в дальнейшем могут обеспечить значительную емкость угодий.

Численность лосей, по данным авиа и наземных учетов, в заповеднике составляет 450—500 голов. Это количество не превышает допустимой нормы для данных условий и вполне соответствует запасам кормов в угодьях.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамович В. Л. и Ватолин Б. А. Распространение лося в Брянской области и повреждение им лесов.—«Экология», № 5, 1973.
- Ланина Л. Б. Опыт изучения пастбищ лося в Печоро-Илычском заповеднике.—Тр. Печоро-Илычского заповедника, вып. 7, 1959.
- Ланина Л. Б. Определение допустимой плотности населения лосей в охотничьих угодьях бассейна Верхней Печоры.—Тр. Печоро-Илычского заповедника, вып. 10, 1963.
- Язан Ю. П. Состояние пастбищ на основных зимовках лосей в районе Печоро-Илычского заповедника.—Тр. Печоро-Илычского заповедника, вып. 11, 1964.

К ПИТАНИЮ РЕЧНОГО БОБРА ПЕЧОРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В научной литературе мало уделено внимания зимнему питанию бобров печорской популяции. Настоящая статья имеет целью дополнить имеющиеся сведения.

Говоря о зимнем питании бобров, необходимо сказать о запасах кормов, которые устраивают эти грызуны на зиму. В условиях Печоро-Илычского заповедника зимние запасы не достигают больших размеров, поэтому Тепловой Е. Н. (1952 г.) высказано предположение о том, что даже зимние заготовки кормов не могут обеспечить нормальную жизнедеятельность бобров, в связи с чем, возможно, бобры впадают в кратковременную спячку. Анализ карточек встреч бобров с октября по апрель месяц включительно с 1940 по 1974 гг. показал, что такого периода спячки не наблюдается. Выходы бобров отмечены во все эти месяцы.

В первые годы после заселения реки бобры интенсивно вырубают осину, которая после плохо восстанавливается. В районе заповедника осина не образует больших массивов, поэтому, если единственной лиственной породой является осина, то долго поселение существовать не сможет. Подобную картину наблюдали на р. Кедровке в поселении на Бобровом озере, где бобры с небольшим перерывом прожили с 1943 по 1951 г. После того, как бобры свалили все осины и часть берез, они покинули старицу и больше не заселяли ее. Редкая плевая поросль осины была уничтожена зайцами и лосями.

Березняки лучше обеспечивают бобров кормами, так как они образуют значительные массивы по бывшим гарям и обычно по опушкам вдоль рек. Но и одни березы не могут долго обеспечивать кормами бобров из-за медленного возобновления. В верховьях одного из притоков р. Кедровки на Большой Яковой рассохе в 1967 г. находилось поселение бобров. Основной лиственной породой в районе поселения были молодые березы. Летом 1973 г. при обследовании рассохи обнаружили, что примерно 2-3 года назад бобры покинули это поселение. На месте поселения увидели большое число срезанных берез. Река на протяжении 2 км была перегорожена 7 плотинами. Как известно, большое количество плотин в поселении указывает на то, что условия обитания изменяются в неблагоприятную сторону. Иначе обстоит дело в угодьях, где кормом являются ивняки кустарниковые и древовидные. Правдин Л. Ф. (1952 г.) считает, что для успешного возобновления ивы необходимы следующие условия: сплошная рубка кустов, корневая шейка не должна быть оголена, срезание необходимо проводить после листопада, т. е. по окончании вегетации. Этим условиям отвечают осенние заготовки бобров. Бобры срезают мелкие кусты ивы на высоте 10—20 см от земли, толстые ивы — на высоте сидящего бобра, осенние заготовки ведутся тогда, когда заканчивается веге-

тация ивы, заготовку корма на зиму бобры ведут с небольших площадок, вырезая на них кусты почти полностью (причем рядом могут сохраняться густые нетронутые ивняки).

В качестве примера можно привести поселение в Трудницкой заостровке на р. Печоре и на 4 километре Большой Шайтановки, где были заложены пробные площадки для определения запасов кормов. В Трудницкой заостровке основной лиственной породой является ива древовидная, в примеси растет черемуха, береза. Здесь в пересчете на 1 м² росло три ивы древовидных 50—90 мм в диаметре. После того, как бобры срезали ивы, от пней пошла густая поросль. В течение нескольких лет с этих пней срезали 30 веток $\varnothing$ 4—39 мм (ср. $\varnothing$ 12,9 мм). В октябре, когда проводили определение запасов, на пнях росло еще 27 стволов $\varnothing$ 4—16 мм (ср. $\varnothing$ 8,7 мм) и средней высотой 125 см. Бобры живут в Трудницкой заостровке с 1962 г. по настоящее время и недостатка в кормах нет.

На р. Большая Шайтановка бобры заготавливают ветки кустарниковой ивы.

На площадке 1 м² росло 12 стволов ив, большинство из которых бобры срезали. Всего на этой площадке за несколько лет срезано 22 ветки $\varnothing$ 5—31 мм (ср. $\varnothing$ 18,1 мм). Осталось 19 стволов $\varnothing$ 4—28 мм (ср. $\varnothing$ 10,0 мм), высотой 155,4 см. Приведенные примеры показывают, что бобры используют одни и те же кусты ивы в течение нескольких лет, причем продуктивность этих кустов остается высокой. Абатуров Б. Д. и Кузнецов Г. В. (1973 г.) считают, что умеренное подрезание кустов некоторых лиственных пород повышает их продуктивность. Полагаем, что данное положение полностью относится и к иве.

Соловьев В. А. (1972 г.) произвел расчет потребности бобров некоторых северных популяций в кормах, перевел запасы заготовленных на зиму кормов в количество калорий, приходящихся на одного бобра. Из всех обследованных Соловьевым популяций бобров лучшее обеспечение кормами верхнесысольской, где на каждого бобра приходится 40 590 кал и средняя численность семьи 4 бобра. Язаном Ю. П. (1972 г.) среднее число бобров в семье печорской популяции определено в 4 особи. В опыте были заложены площадки и определены запасы ивняков в районе контрольных поселений. Приняв за основу обеспеченность кормами бобров верхнесысольской популяции, при пересчете запасов ивняков на площадках, заложенных на реках заповедника на площади угодий, которые бы полностью обеспечивали бобров, получаем следующие цифры: на 4 км р. Большой Шижим 270 м² на одного бобра и 1080 м² на семью; на 4 км р. Большая Шайтановка — 160 м² на одного и 640 м² на семью; в Трудницкой заостровке — 220 м² на одного бобра и 880 м² на семью. Сравнение полученных результатов с данными Язана Ю. П. 600—1700 м², рассчитанными другим способом, показывают на их близость друг другу. Таким образом, на семью приходится от 64 до 108 м береговой линии при ширине пло-

щадки 10 м. Но так как бобры срезают ивняк не полностью, а лишь небольшую часть, то и размеры поселения не несколько десятков метров, а несколько сотен метров.

По данным Язана Ю. П. в зимний период бобры в основном кормятся березой. Анализ карточек наблюдений за 1940—1974 гг., а также наблюдения автора в зимний период 1973 и 1974 гг. показал, что хотя бобры охотно поедают березу, основным их кормом является ивняк. Из 213 наблюдений в 148 случаях (69%) бобры резали ивняк кустарниковый или древовидный, в 42 случаях (20%) питались березой и в 9 (4%) — осиной. В 14 случаях бобры кормились черемухой, рябиной, тонкими ветками пихты и ели, водяным хвощем, сухими стеблями борщевика.

По отдельным рекам наблюдаются несколько иные соотношения. На реках Большой Шижим и Кедровка (места выпуска бобров) береза составляла соответственно 35 и 45%, ива 57,5 и 35%, осина 7,5 и 20% от числа встреченных поедей.

Летом отмечены редкие случаи питания бобров ветками ольхи, в зимний период бобры ольхой не кормятся.

В марте — апреле при обследовании поселений проведен подсчет всех срезанных стволов. В качестве примера приведем поселения, где в одном преобладают в корме березы, а в другом ивняк. Семья бобров на 40 км р. Большой Шижим свалила 9 берез $\varnothing\varnothing$ 4—15 см (ср. $\varnothing$ 12 см), подгрызла 6 берез $\varnothing\varnothing$ 15—45 см (ср. $\varnothing$ 25,5 см); 27 кустов ивы $\varnothing\varnothing$ 1—7 см (ср. $\varnothing$ 2,4 см), срезала ветки и обглодала кору с упавшей в воду ели $\varnothing$ 18 см; подгрызла пихту. Интересно отметить, что и летом при обилии кормов в этом поселении наблюдали питание бобров молодыми ветками ели, пихты, кедра, можжевельника.

В поселении на 34 км Большого Шижима семья бобров свалила 14 берез $\varnothing\varnothing$ 4—25 см, подрезала 2 березы $\varnothing\varnothing$ 24 и 27 см. И здесь, как и в предыдущем поселении, подрезана ель, а ивняк скрыт под снегом.

Кормом бобров в Трудницкой заостровке является древовидная ива и ее поросль. В поселении срезано 230 кустов ивы $\varnothing\varnothing$ 6—140 мм (ср. $\varnothing$ 18,3 мм), подрезана ива $\varnothing$ 270 мм и береза 150 мм.

На озере в 2 км выше кордона Шайтановки семья бобров срезала 44 куста ивы $\varnothing\varnothing$ 8—36 мм (ср. $\varnothing$ 17,2 мм), на 4 км Большой Шайтановки — 53 куста ивы $\varnothing\varnothing$ 8—280 мм (ср. $\varnothing$ 35 мм), черемухи 8 кустов $\varnothing\varnothing$ 9—30 мм (ср. $\varnothing$ 15,6 мм). Такое количество корма бобры использовали примерно за 40 дней в конце зимы. В поселениях, где ивняк был скрыт под снегом, бобры, в основном, использовали в корм березу и древовидную иву, там, где ивняк не засыпан, предпочитали кормиться кустарниковой ивой и порослью ивы древовидной, как более калорийной пищей. Бобры ходят за кормом в среднем за 12 м от воды. В очень редких случаях уходят от полыньи за 60—70 м. Корм бобры срезают на небольших площадках, размеры которых в среднем составляют 43 м². Столь небольшие площадки вполне естественны, так как бобры длительное

зремя пользуются одними и теми же полыньями или подснежными норами, вырезая недалеко от них корм. В тех местах, где есть удобные подходы к кормам (не замерзшие участки реки), размеры площадок значительно превосходят средние показатели и достигают 1200—1400 м².

ВЫВОДЫ

1. В бассейне Верхней Печоры осинники не образуют больших массивов, поэтому, если из лиственных пород деревьев по реке встречается только осина, то на этом участке поселение долго существовать не сможет. Бобры будут вынуждены переселиться в другие угодья. Наиболее кормные угодья при сочетании густых ивняков со среднеспелыми березами и осинами.

2. В марте и первой декаде апреля бобры кормятся на небольших площадках, размеры которых в среднем 43 м², уходя от берега в среднем на 12 м. Семьи бобров, живущие в районах не замерзающих участков реки, осваивают угодья площадью до 1200—1400 м².

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. Млекопитающие в биогеоценозе. «Природа», № 10, 1973.
- Правдин Л. Ф. Ива, ее культура и использование. Изд-во АН СССР, Москва, 1952.
- Соловьев В. А. Энергетическая напряженность в некоторых популяциях речного бобра на Европейском Севере.— Зоол. журн., т. 51, вып. 8, 1972.
- Язан Ю. П. Охотничьи звери печорской тайги. Киров, 1972.

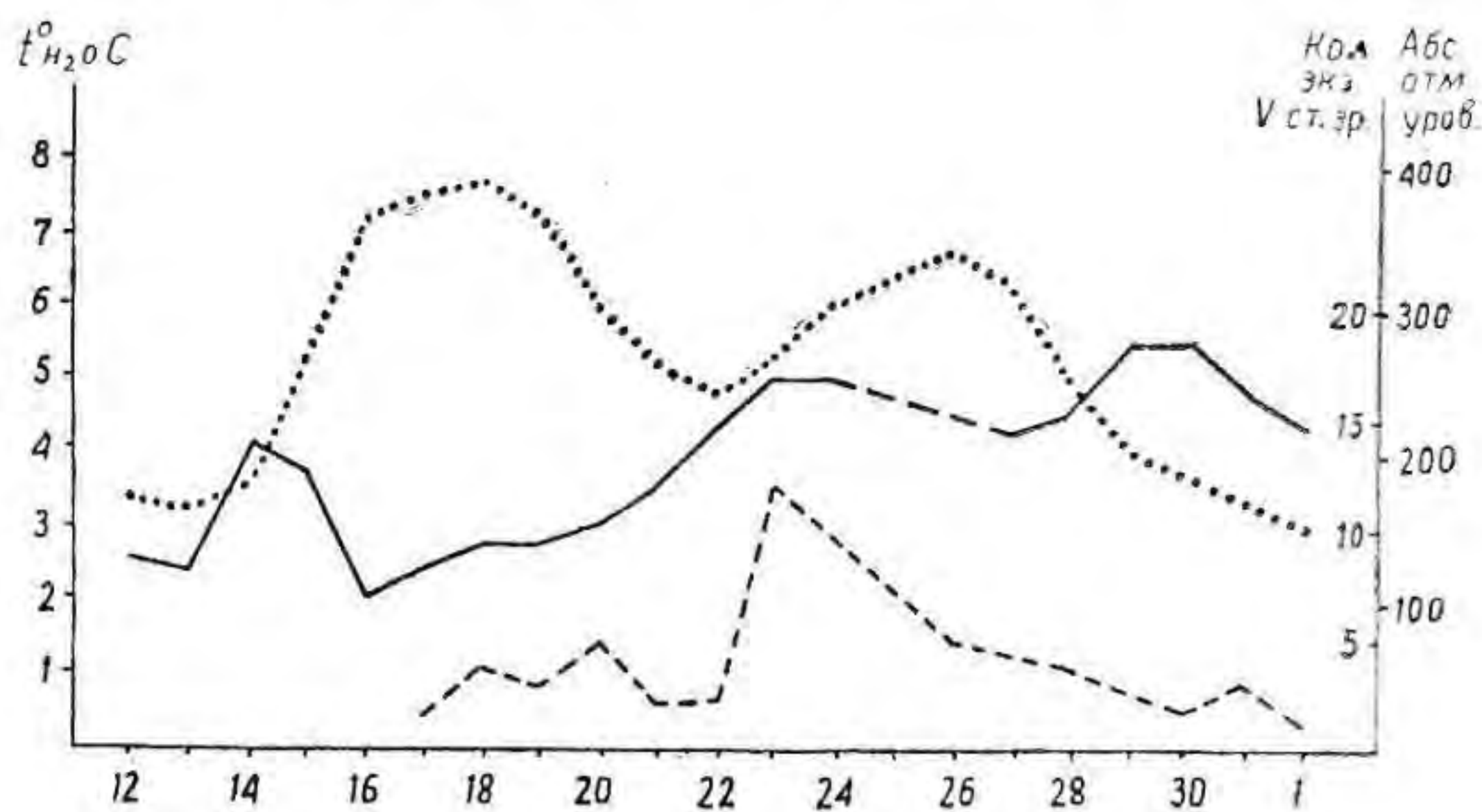
НЕРЕСТ ХАРИУСА В РЕКЕ ИЛЫЧ ВЕСНОЙ 1973 г.

Нерестовый ход хариуса весной 1973 г. начался рано, в конце апреля, начале мая. Наблюдения за нерестом хариуса велись на участках Шижим-ды-кост — Ук-ю, р. Илыч и его притоках, р. Большая Ляга (220—250 км от устья р. Илыч). В малые реки первыми на нерест поднимались старовозрастные, крупные особи.

По р. Большая Ляга они занимали нерестилища, находящиеся на 20—40 км от устья реки. Хариусы средней величины (32—35 см) поднимались на нерест 10—14 мая на нерестилища, расположенные до 20 км. Последним поднимается на нерест мелкий хариус, который нерестится первый раз и занимает нерестилища, расположенные в низовьях реки до 8 км. Примерно такой ход на нерест свойственен для камской популяции хариуса (Зиновьев, 1971), популяции хариуса озера Имандра (Владимирская, 1957).

Нерест хариуса начался 17 мая, когда температура воды достигла $2,5^{\circ}\text{C}$, а уровень воды 381 см. Пик нереста хариуса приходится на 23 мая, когда температура воды 5°C , а уровень упал до 268 см (см. рис.). Нерест хариуса происходил в один срок и закончился 1 июня при температуре воды выше 5°C и при понижении уровня воды. В таблице 1 показаны даты наблюдений нереста хариуса в районе Печоро-Илычского заповедника.

Самая ранняя дата начала нереста хариуса 16 апреля, самая поздняя — 1 июня. Нерестовый период у хариуса р. Илыч от 9



Температура воды и уровень р. Илыч в период нереста хариуса в мае 1973 г.

Условные обозначения:

— — — — — нерест; ————— температура воды; уровень воды.

до 15 дней, но при резком понижении температуры воды происходит удлинение нерестового периода до 25 дней.

Нерест хариуса весной 1973 г. прошел интенсивно и при хороших условиях (не было резких колебаний температуры и уровня воды). Нерест хариуса в основном зависит от температурного режима

Т а б л и ц а 1

Время нереста хариуса в районе Печоро-Илычского заповедника по годам

Период	1946	1947	1948	1950	1951	1959	1960	1965	1969
Начало нереста	16/IV	10/V	10/V	10/V	6/V	16/V	27/V	20/V	1/VI
Конец нереста	6/V	19/V	20/V	25/V	19/V	2/VI	6/VI	7/VI	25/VI

воды. Этот вывод можно сделать, если сравнить нерест хариуса в 1973 г. с нерестом в 1971—1972 гг., когда при резких колебаниях температуры воды нерест задержался, и у многих самок наблюдалась резорбция икры. И как следствие этого — отсутствие в уловах хариуса 1973 г. особей в возрасте 1+ и 2+. В 1973 г. самок хариуса с резорбированной икрой в уловах замечено не было. В то время, когда нерест хариуса в р. Илыч и притоках заканчивался, из ручьев наблюдался спуск хариуса на нерест в р. Илыч, где температура была выше, чем в этих ручьях (стадия зрелости половых продуктов — IV—V, дата наблюдений 27—28 мая).

В устье р. Большая Ляга 2—4 июня наблюдали массовый спуск отнерестившихся особей хариуса крупного размера. В сетку длиной 8 м попало 32 хариуса.

Непосредственно нерест хариуса наблюдался 24 мая на нерестилище Ыджид Коджером (большая старица). Грунт нерестилища состоит из мелкой и средней гальки, гравия, глубина 0,6—1,1 м, течение замедленное. В глубь старицы, где имеется затопленная трава, хариус на нерест не заходит. До 20 часов в контрольные сетки, расставленные по границе нерестилища, не было обнаружено подхода хариуса на нерест, от 20 до 22 часов в сетку со стороны основного русла реки попало 17 хариусов.

Часть нерестилищ расположена на галечных отмелях островов в тех местах, где происходит завихрение от обтекающих остров струй воды, глубина от 0,5 до 1,0 м.

Нерестилища вишерского хариуса — мелкогалечные отмели с быстрым течением, глубина 0,3—1 м (Зиновьев, 1971); в р. Березовой (Красновская, 1939), бассейне озера Имандра (Владимирская, 1957) глубина на нерестилищах около 1 м.

Самки и самцы хариуса р. Илыч начинают созревать в возрасте 5—6 лет, при длине тела 28 см.

В нерестовом стаде хариуса р. Илыч соотношение полов 1 : 1, в р. Большая Ляга самки преобладали над самцами как 1,5 : 1, в р. Малая Ляга самцы преобладали над самками как 2 : 1.

Возрастной состав нерестового стада хариуса в период нереста, %

Водоем	Возраст хариуса, лет							Кол-во экз.
	5	6	7	8	9	10	11—12	
Река Илыч (1973, V)	16,3	54,8	14,9	8,1	2,2	2,2	1,5	135

Нерестовая популяция хариуса р. Илыч с притоками относится ко II типу по классификации Г. Н. Монастырского (1953), впервые нерестующие особи составляют около 71,1% (5-6 лет), остаток, состоящий из 7—12-летних, 28,9% (табл. 2).

Такое соотношение возрастных групп в нерестовом стаде указывает на то, что запасы хариуса в р. Илыч подорваны интенсивным промысловым выловом.

ВЫВОДЫ

1. Нерест хариуса в бассейне р. Илыч происходит в мае — июне; нерестовый период от 9 до 15 дней.
2. Интенсивность нереста хариуса в основном зависит от температуры воды.
3. Нерестовая популяция хариуса относится ко II типу, что связано с переловом.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимирская М. И. Хариус из озер северо-западного участка бассейна озера Имандра. Зоол. журнал, т. 36, вып. 5, 1957.
- Зиновьев Е. А. Материалы по размножению европейского хариуса. — Тр. Уральского отделения Сибирского научно-исследовательского института рыбного хозяйства, т. 8, 1971, с. 133—141.
- Красновская М. П. Хариус реки Березовой как объект промысла. — Тр. Уральского отдел. ВНИОРХ, т. 1, 1939, с. 208—242.

МАТЕРИАЛЫ ПО ПЛОДОВИТОСТИ ХАРИУСА РЕКИ ИЛЫЧ

Хариус является наиболее многочисленной и основной промысловой рыбой р. Илыч. В ихтиологии в настоящее время большое внимание уделяется детальной разработке динамики численности рыб. Одним из факторов, определяющих численность, является плодовитость.

Литературные сведения по плодовитости хариуса весьма ограничены (Никольский, 1947), поэтому представляло интерес выяснить связь плодовитости с некоторыми биологическими показателями.

Статья написана по материалам, собранным в мае 1973 г. в районе Печоро-Илычского заповедника р. Илыч. Плодовитость определена у 30 хариусов в IV стадии зрелости гонад. Рыба измерялась до конца чешуйного покрова, яичники фиксировались 4-процентным формалином. Обратные расчисления проводились по методу Е. Леа.

Индивидуальная абсолютная плодовитость илычского хариуса колеблется от 2310 икринок у самки весом 269 г до 8250 икринок у самки весом 467 г, средняя плодовитость равна 3751 икринке.

Таблица 1

Взаимосвязь плодовитости хариуса с возрастом

Возраст, лет	Абсолютная плодовитость		Относительная плодовитость		Колич. экз.
	Колебание	Среднее	Колебание	Среднее	
5	3050—3400	3225	9,7—11,4	10,5	2
6	2310—3900	3098	7,8—13,5	9,8	17
7	4010—8750	5233	9,4—17,7	12,1	9
8	5850—6800	6320	9,8—11,3	10,5	2

Сравнение абсолютной плодовитости илычского хариуса с плодовитостью хариуса из бассейна р. Камы (Е. А. Зиновьев, 1969) показывает, что у рыб длиной 28 см она примерно одинакова, а у рыб с длиной тела до 34 см абсолютная плодовитость илычского хариуса выше, чем у хариуса бассейна р. Камы, из Чуп озера (Владимирская, 1957). Относительная плодовитость колеблется от 7,8 до 17,7 икринок на 1 г рыбы. С увеличением возраста илычского хариуса от 5 до 8 лет абсолютная плодовитость возрастает (табл. 1). Увеличение абсолютной плодовитости констатировано и для популяции бассейна реки Камы (Зиновьев, 1969), зависимости относительной плодовитости от возраста не прослеживается.

Абсолютная плодовитость возрастает с ростом тела в длину и с ростом веса тела (табл. 2 и 3). На небольшом материале не обна-

Таблица 2

Изменение плодовитости хариуса с ростом тела в длину

Размер группы, мм	Абсолютная плодовитость		Относительная плодовитость		Колич. экз.
	Колебание	Среднее	Колебание	Среднее	
271—280	2310—2715	2470	8,2—8,9	8,5	3
281—290	2510—3900	3230	8,7—13,5	10,7	6
291—300	2340—3540	3074	7,8—10,8	9,74	5
301—310	2900—3460	3255	7,9—10,2	9,34	3
311—320	3500—6150	4261	9,4—13,1	10,9	8
321—330	5300—8250	6745	10,8—17,7	14,1	3
331—340	5850	5850	9,8	9,8	1
341—350	6800	6800	11,3	11,3	1

Таблица 3

Изменение плодовитости хариуса с ростом веса тела

Вес группы, г	Абсолютная плодовитость		Относительная плодовитость		Колич. экз.
	Колебание	Среднее	Колебание	Среднее	
251—300	2310—3900	7832	8,2—13,5	10,0	5
301—350	2340—3715	3218	7,8—11,5	10,0	12
351—400	2900—4280	3650	7,9—10,9	9,8	5
401—450	4220—4750	4490	9,4—11,6	10,5	2
451—500	5300—8250	6675	—	—	—
501—550	—	—	—	—	—
551—600	5850	5850	9,8	9,8	1
601—650	6800	6800	11,3	11,3	1

ружено четкой зависимости между относительной плодовитостью и увеличением веса и длины тела.

В пределах одной возрастной группы более высокая плодовитость у особей с большей длиной тела (табл. 4).

С целью выяснения влияния на плодовитость темпа линейного роста, вычисленного по средним приростам, сравнивали плодовитость шестигодовалого хариуса по величине прироста за первый

Таблица 4

Зависимость плодовитости шестигодовалого хариуса от длины

Размер рыб, мм	Плодовитость абсолютная		Колич. экз.
	Колебание	Среднее	
271—280	2310—2715	2480	3
281—290	2510—3900	3230	4
291—300	2340—3320	2957	4
301—310	3412—3460	3436	2
311—320	3470—3500	3485	3
321—330	2900	2900	1

год жизни (табл. 5) и в год, предшествующий нересту (табл. 6). Из этого сравнения видно, что большая плодовитость у рыб при средних приростах за первый год жизни от 65 до 84 мм, тогда как при меньших или больших приростах (55—64 и 85—94 мм) она минимальна.

Таблица 5

Плодовитость шестигодовалых самок в зависимости от величины прироста за первый год жизни

Прирост, мм	Колебание абсолютн. плодовитости	Среднее	Колич., экз.
55—64	2340—3900	2886	3
65—74	2715—3710	3235	5
75—84	2310—3500	3109	8
85—94	2900	2900	1

Наблюдается тенденция к большей абсолютной плодовитости рыб, отличающихся малыми и средними приростами длины в год, предшествующий нересту (табл. 6).

У популяции хариуса р. Камы плодовитость увеличивается соответственно приросту в первый год жизни. При средних приростах, в год непосредственно перед нерестом, прослеживается максимальная плодовитость, тогда как при меньших и больших — она ниже. Более высокая плодовитость при малых приростах в годы, предшествующие нересту, объясняется тем, что в годы перед первым нерестом большая часть энергетических ресурсов рыбы затрачивается не на рост тела, а на развитие гонад (Зиновьев, 1969).

Абсолютная плодовитость прямо коррелирует с упитанностью (табл. 7). Относительная плодовитость увеличивается незначительно.

Коэффициент зрелости ильчского хариуса может изменяться от 7,0% у самки длиной 29 см и весом 290 г до 18,8% у самки длиной 32,5 см и весом 467 г. Коэффициент зрелости варьирует в разном возрасте и возрастает при увеличении длины и веса тела рыбы.

Таблица 6

Абсолютная плодовитость шестигодовалого хариуса в зависимости от темпа роста в год, предшествующий нересту

Прирост, мм	Колебание абсолютн. плодовитости	Среднее	Колич., экз.
26—28	2310—3900	3124	6
29—31	2420—3470	2927	3
32—34	3020—3500	3330	3
35—37	2340—3500	3019	5

Близкие этим значения коэффициента зрелости имеют рыбы и из других водоемов. У самок хариуса бассейна р. Камы вес гонад составляет 5,1—16%, чаще 8—10% веса тела (Зиновьев, 1969).

Диаметр зрелых икринок колеблется от 2,4 мм у особей в 350 г весом до 3,0 мм у самок в 350—600 г весом.

Таблица 7

Изменение плодовитости хариуса в связи с упитанностью

Колебание коэффициента упитанности (по Фультону)	Средний коэффициент упитанности	Абсолютная плодовитость		Относительная плодовитость		Колич., экз.
		Колебание	Среднее	Колебание	Среднее	
1,0—1,2	1,14	2340—4010	3294	7,8—13,5	10,1	11
1,21—1,4	1,29	2310—8250	4115	8,2—17,7	10,9	14
1,41—1,6	1,49	2715—6800	5002	8,5—13,1	10,6	5

Вес яиц у ильчского хариуса колеблется от 7,5 до 11,5 мг; количество икры в 1 г навески 80—125 штук.

У рыб среднего возраста вес икринок наибольший, личинки выводятся крупные, стойкость выживающего потомства высокая (Никольский, 1953). Коэффициент зрелости, размер и вес икринок хариуса р. Ильч самый высокий у рыб среднего возраста (в нерестовом стаде хариуса р. Ильч основную массу составляют особи в возрасте 6—7 лет).

Таблица 8

Зависимость коэффициента зрелости от веса, длины и возраста рыб

Вес рыбы, г	Коэффициент зрелости, %	Колич., экз.	Длина рыбы, мм	Коэффициент зрелости, %	Колич., экз.	Возраст, лет	Коэффициент зрелости, %	Колич., экз.
200—300	8,4	7	281—300	9,3	12	5	9,3	2
301—400	9,4	15	301—320	9,3	12	6	8,9	17
401—500	12,2	6	321—340	12,2	5	7	11,5	9
501—600	10,7	2	341—360	11,2	1	8	10,7	2

Близкие к нашим данным значения веса и размера икры наблюдаются у хариуса озера Имандра: диаметр зрелых икринок от 2,2 до 3,07 мм, количество икры в 1 г — 60—90 штук (Владимирская, 1957). В бассейне р. Камы диаметр икры 2,5—3 мм, в 1 г от 68 до 200 икринок (Зиновьев, 1969).

Таблица 9

Размер и вес овоцитов крупного и мелкого хариуса

Колич., экз.	Размерно-весовая группа		Воз- раст, лет	Диа- метр, мм	Вес ово- цитов, мг	Срок наблюдения
	см	г				
10	28—29	269—345	5—6	2,6	9	Третья декада мая 1973 г.
6	33—35	400—600	7—8	2,85	9,8	

В таблице 9 представлен размер и вес овоцитов крупного и мелкого хариуса. Диаметр и вес овоцитов крупного хариуса выше диаметра и веса овоцитов мелкого хариуса, но разница невысокая. Более яркая разница в диаметре и весе овоцитов у хариуса одной весовой и размерной группы, но разного возраста (табл. 10). У рыб старшего возраста диаметр и вес овоцитов выше, чем у рыб младших возрастов.

Таблица 10

Размер и вес овоцитов хариуса одной весовой и размерной группы, но разного возраста

Колич., экз.	Вес ры- бы, г	Длина рыбы, см	Воз- раст рыбы, лет	Плодовитость		Диаметр овоцитов, мм	Вес ово- цитов, мг
				абсолютн.	относит.		
2	—	—	5	3550	9,7	2,53	9,0
6	300—345	28—30	6	2987	9,9	2,65	9,8
2	—	—	7	3540	10,8	2,90	11,0

ВЫВОДЫ

1. Плодовитость хариуса р. Илыч колеблется в пределах от 2310 до 8250, что совпадает с плодовитостью других популяций хариуса.

2. Абсолютная плодовитость увеличивается с повышением длины, веса, возраста, упитанности. Прямой зависимости абсолютной плодовитости с темпом роста не прослеживается.

3. Относительная плодовитость при изменении длины, веса, возраста, упитанности, темпа роста варьирует слабо.

4. Коэффициент зрелости у самок в мае варьирует от 7 до 18,8% и возрастает при увеличении длины и веса тела. Однако прямой зависимости коэффициента зрелости от возраста не установлено.

5. Диаметр зрелых икринок колеблется от 2,4 до 3,0 мм, а вес икринок от 7,5 до 11,5 мг. Количество икры в 1 г 80—125 штук.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимирская М. И. Хариус из озер северо-западного участка бассейна озера Имандра. Зоол. журнал, т. 36, вып. 5, 1957.
- Зиновьев Е. А. Плодовитость хариуса бассейна р. Камы.— Уч. зап. Пермского гос. ун-та, № 195, 1969.
- Никольский Г. В. и другие. Рыбы бассейна Верхней Печоры.— Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Изд. МОИП, нов. сер., вып. 6, 1947.
- Никольский Г. В. О теоретических основах работ по динамике численности рыб.— Тр. Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства. Изд-во АН СССР, 1953.

**О СВЯЗЯХ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)
С ПОЗВОНОЧНЫМИ ТАЙГИ СЕВЕРНОГО УРАЛА**

Разнообразны связи муравьев в тайге. Для многих позвоночных, особенно птиц, различные виды муравьев служат объектом питания, являясь чаще всего попутным кормом (сводка В. В. Строкова, 1966). О степени воздействия мелких насекомоядных птиц на беспозвоночных, в том числе и муравьев, имеются сведения в работе А. А. Иноземцева (1969). Д. В. Владышевский и В. К. Дмитриенко (1971) привели данные о влиянии на отдельные виды муравьев птиц с разделением их по характеру питания на специализированных мирмекофагов и регулярно и не регулярно питающихся. Они же выделяют два принципиально различных типа воздействия птиц на муравьев: разрушение муравейников для поедания насекомых и куколок и питание муравьями при случайных встречах. Из зверей наиболее активным потребителем муравьев признается бурый медведь (А. А. Насимович, О. И. Семенов-Тян-Шанский, 1951; Г. А. Новиков, 1953; В. П. Теплов, 1953).

При полевых работах 1968—1972 гг. в Печоро-Илычском государственном заповеднике и прилегающей к нему территории мы отмечаем случаи питания и разрушения муравейников различных видов муравьев позвоночными. Основные наблюдения проводились в Якшинском лесничестве (район равнинных боров) и Верхне-Печорском и Верхне-Илычском лесничествах заповедника (темнохвойная тайга предгорий Урала). Были также просмотрены картотека встреч и регистрации медведей, книги-летописи природы заповедника за те же годы и статьи, ранее опубликованные сотрудниками заповедника.

В нашем сообщении попытаемся очертить круг позвоночных, связанных тем или иным образом с муравьями, выявить среди них наиболее активных мирмекофагов и дать оценку влияния позвоночных на муравьев.

Из рептилий и амфибий в заповеднике обитают травяная и остромордая лягушки, обыкновенная жаба и живородящая ящерица (Теплова, 1957). Остромордая лягушка очень редка и встречается лишь в светлохвойной тайге Припечорья; муравьи среди компонентов ее питания не отмечены. Оставшиеся три вида, по Тепловой (1957), муравьев поедают. Живородящая ящерица, судя по вскрытым 62 желудкам взрослых особей, потребляет муравьев случайно — 0,9% встреч от общего количества экземпляров беспозвоночных. Молодые ящерицы (11 желудков) муравьев, очевидно, не поедают. Травяная лягушка (166 желудков) употребляет не только рабочих и крылатых муравьев (1,6% встреч от общего количества беспозвоночных), но даже их куколок (0,1%). Последние, впрочем, могли быть заглочены вместе с муравьем-носильщиком,

так как возможность разрушения лягушкой муравейников весьма сомнительна. Молодые особи жабы обыкновенной (16 желудков) муравьев не поедают. У взрослых жаб из 210 экземпляров насекомых 100 (47,6%) принадлежало рабочим муравьям, в основном р. *Formica* (Теплова, 1957 б).

Большинство мелких насекомоядных птиц питается муравьями при случайных встречах с ними на своем кормовом участке. Рабочих муравьев-фуражиров можно встретить практически во всех ярусах леса, а крылатых — во время лета в воздухе. В период инвентаризации авиафауны заповедника Е. Н. Теплова (1957 а) по данным отстрела указала на встречаемость муравьев в желудках большого пестрого дятла, желны, дрозда белобровика, синехвостки и оляпки. При увеличении масштабов отстрела этот список несомненно можно было бы продолжить.

Из дятлов (и всех птиц) желна — наиболее активный мирмекофаг в лесах бассейна Верхней Печоры. Сухостойные сосны кампнотусники на 70—80% носят на себе следы долбления желной, а гнездовые деревья *Camponotus herculeanus* в лиственных породах (березе) раздолблены практически на 100%. Обычно желна раздалбливает прикомлевые части деревьев, в которых выбирает полости и ниши, переходящие иногда и в корневые лапы над поверхностью почвы. Весной, при таянии снега, такие поврежденные гнездовые деревья с разбросанной щепой вокруг них особенно заметны. Желна питается древоточцем весь бесснежный период, когда установить преимущественное время долбления затруднительно, и зимой, разбрасывая снег у комлевой части гнездовых деревьев. Так, у отстрелянного для коллекции 22 ноября 1970 г. экземпляра зоб и желудок были полностью набиты *Camponotus herculeanus* L., а вблизи от места добычи находилась раздолбленная в комле сухостойная сосна. Муравьями из группы *Formica* s. str. (в основном *F. aquilonia* Jarkow, *F. polystena* Först., *F. lugubris* Zett.) желна, как и другие дятлы, питается весь сезон их активной жизнедеятельности. Летом повреждение муравейников, по нашим наблюдениям, зачастую не происходит, так как птицы оклеивают муравьев с поверхности вала и купола. Кроме того, даже поврежденные муравейники восстанавливаются рабочими за один-два дня. Осенью на прихваченных морозом куполах следы деятельности желны напоминают норы зверей.

Большой пестрый дятел наблюдается на муравейниках рыжих лесных муравьев неоднократно в течение всего бесснежного периода. Численность его подвержена довольно резким колебаниям. За пять лет работы мы отмечали два пика (в начале и конце этого периода) и падение численности в 1969—1971 гг. Соответственно изменению численности большого пестрого дятла наблюдалось изменение количества встреч его на муравейниках и около них. Во время наибольшей активности муравьев, летом, небольшие повреждения куполов муравейников, как и в случае с желной, легко восстанавливаются «строителями». Осенние и весенние повреждения

имеют вид небольших ям и нор и сохраняются дольше. Большой пестрый дятел питается также и *Camr. herculeanus*, раздалбливая гнилые гнездовые деревья.

Седой, малый пестрый и трехпалый дятлы в припечорской тайге немногочисленны и на муравейниках не были замечены. Вертишейка еще более редка.

Из неспециализированных на питании муравьями видов птиц муравейники рыжих лесных муравьев повреждают дрозды. Они обычно кормятся на гнездах с плоским земляным валом близ опушек леса и по ручьям, разгребая вал и прилежащую к нему часть купола. Более всего повреждаются муравейники ближе к осени, в июле-августе, местными выводками и позже, на осеннем пролете. В темнохвойной тайге предгорий поврежденные дроздами муравейники встречаются чаще, чем в светлохвойной тайге.

Крылатыми половыми особями муравьев питаются многие птицы. Летом и осенью 1971 г. в лишайниково-зеленомошных сосняках близ р. Малой Гаревки много раз наблюдали, как свиристели с «присада» ловили крылатых *Lasius flavus* Fabr и муравьев р. *Formica*. В местах вылета и скопления половых особей этих же видов в 1970—1971 гг. отмечались и стрижи.

К числу птиц, поедающих муравьев, следует отнести также и околоводных: оляпку (Теплова, 1957 а), чаек и, возможно, куликов. Чайки в бассейне Верхней Печоры ежегодно встречаются на пролете, отдельные экземпляры — летом. Случаев гнездования чаек не отмечалось. У присланных В. В. Бианки* чаек серебристых из окрестностей Кандалакши в желудках (июль) обнаружено большое количество крылатых самок *Camr. herculeanus*. Интересно, что несколько самок найдены вцепившимися в стенку пищевода. На питание муравьями рр. *Camponotus*, *Lasius* и *Formica* В. В. Бианки (1967) указывает также в очерках о сизой чайке и клуше. Очевидно, половые особи муравьев в период лета — сезонный компонент корма чаек. Чайки ходят и плавают, склевывая муравьев, в прибрежной полосе и в местах концентрации их струйными приповерхностными течениями. Попадших в воду крылатых могут собирать в прибрежной полосе и кулики.

Регулярно питаются муравьями тетеревиные, но численность их в светлохвойной тайге Припечорья в настоящее время невелика. Затяжная весна и холодное лето 1968 г. с последним снегом 12 июня и последним заморозком 29 июля резко отрицательно сказались на их численности. Большинство кладок вымерзло. Так, если по данным регулярных августовских учетов в окрестностях Якши на 1000 га в 1967 г. было зарегистрировано 215 глухарей и 136 тетеревов, то в 1968 г. на тех же маршрутах было отмечено лишь 30 глухарей и ни одного тетерева. Достоверных учетов численности рябчика не имеется, но, судя по наблюдениям сотрудников запо-

* Автор пользуется случаем выразить благодарность В. В. Бианки за консультации и присланные им интересные материалы.

ведника и опросным данным, его также стало значительно меньше. Количество тетеревов на току Гусиного болота в Якшинском участке заповедника резко сократилось с 25—30 самцов до начала наших наблюдений к 5—10 штукам и не восстановилось до осени 1972 г.

Разрушения муравейников рыжих лесных муравьев тетеревиными в большом количестве не наблюдалось. Небольшое число зарегистрированных муравейников с повреждениями объясняется еще и тем, что тетеревиные наиболее интенсивно поедают животные корма в период разгара линьки — в июле-августе, т. е. в период наибольшей активности муравьев. Повреждения эти, вызванные разгребанием материала купола и вала, ликвидируются муравьями полностью приблизительно за сутки и уже через день-два муравейник выглядит нетронутым. Гнездо, разрушенное глухаркой с выводком 2 августа 1972 г., через день было восстановлено. На основании отстрелов и вскрытия желудков и зобов глухарей В. П. Теплов (1947) выяснил, что в пище среди перепончатокрылых «преобладали муравьи — 89%, главным образом *F. rufa* (?), реже *Lasius flavus* и другие мелкие виды, причем в одинаковой мере как взрослые формы, так и куколки». Тетерева питаются сходным образом. Периодом наиболее интенсивного питания муравьями рябчиков надо считать август и сентябрь, когда они отмечены в 54,2 и 28,6% исследованных зобов и желудков. Поедают же их рябчики с апреля по сентябрь и лишь взрослых особей (С. С. Донауров, 1947). Мы не наблюдали разрушения муравейников рябчиками. Они использовали их лишь как порхалища.

Из насекомоядных муравьями питается немногочисленный на Северном Урале крот. Ходы его через муравейники *L. niger* и *M. ruginodis* и кротовины близ них наблюдали неоднократно на пойменных и суходольных лугах вторичного характера (на месте вырубленных березняков) в предгорной темнохвойной тайге.

Среди грызунов В. П. и Е. Н. Тепловы (1947) отметили питание муравьями бурундука — 6,7% встреч в 30 желудках и защечных мешках.

Основной разрушитель муравейников рыжих лесных муравьев — медведь, питающийся муравьями и их молодью с момента выхода из берлоги до поздней осени. Наиболее полные данные по численности этого зверя имеются для Якшинского лесничества заповедника за 1970—1972 гг. Обитает здесь, по подсчетам, три взрослых самки и 3—5 самцов, т. е. на одного зверя приходится 2000—2500 га угодий. В предгорной тайге численность медведей также высока. Выходят медведи из берлог в светлохвойной тайге несколько раньше, чем в предгорной темнохвойной (табл. 1).

В это время высота снежного покрова значительна, обычны насты. Звери хищничают (Ю. П. Язан, 1972), начинают разрушать появляющиеся из-под снега муравейники рыжих лесных муравьев. Ранневесенние повреждения муравейников — самые тяжелые. Стремясь добраться до муравьев, звери не только сбивают вер-

шину купола, но и выворачивают наружу и далеко разбрасывают в стороны крупные и плотные куски внутреннего конуса обкладки вала. Эти куски, слежавшиеся за весну, летом муравьи почти не используют для восстановления муравейника, что является характерной приметой ранневесеннего повреждения. Больше всего повреждаются муравейники в группах гнезд, расположенных на угорах и высоких берегах рек южных экспозиций.

Таблица 1

Некоторые сезонные фенологические явления в тайге Северного Урала за 5 лет

Явление	Район наблюдения	1968	1969	1970	1971	1972	Среднее за 5 лет
Появление первого следа медведя	Светлохвойная тайга Припечорья	17/IV	15/IV	31/III	20/IV	15/IV	13/IV
	Предгорная темнохвойная тайга	12/IV	23/IV	16/IV	20/IV	16/IV	18/IV
Первые рыжие лесные муравьи на куполе муравейника	Светлохвойная тайга Припечорья	—	21/IV	9/IV	29/IV	22/IV	20/IV
	Предгорная темнохвойная тайга	13/IV	20/IV	8/IV	4/V	1/V	21/IV
Полный сход снегового покрова:	Светлохвойная тайга Припечорья						
в бору		18/V	23/V	22/V	21/V	25/V	22/V
в ельнике		28/V	30/V	25/V	—	1/VI	29/V

С появления первых проталин и некоторое время спустя после полного схода снегового покрова в борах и ельниках (табл. 1) медведи начинают стягиваться, судя по количеству разрушенных муравейников и экскрементам, к перестойным бруснично-лишайниковым соснякам-рединам, старым гарям с молодняком сосен и прогалам. Здесь раньше всего появляется из-под снега перезимовавшая брусника и имеется наибольшее количество прогалин-хрущатников. Здесь же обычно держатся зимой лоси и северные олени, что увеличивает шансы медведя на обнаружение остатков падали. Примером такого весеннего кормового участка медведей служат юго-западные окрестности Гусиног болота в 9 квартале Якшинского лесничества заповедника. В начале июня 1970 г. там были дважды отмечены одна небольшая медведица с сеголетком, по одному разу крупная медведица с прошлогодним медвежонком и одиночный медведь. Интересно, что в этом же районе в ноябре 1971 г. был отстрелян шатун-самец на остатках медведя.

Рабочие муравьи, личинки и куколки крылатых — существенный источник животной пищи в весеннем питании медведей. Из-

вестен случай, когда в желудке медведя, убитого в районе Лапландского заповедника, было обнаружено 4 кг муравьев и строительного мусора (Г. А. Новиков, 1953).

После протаивания почвы на прогалинах и редицах сосновых молодняков медведи начинают переворачивать верхний слой почвы, разыскивая личинок майских хрущей и мелких почвообитающих муравьев (в основном *L. niger*). Появление в экскрементах зверей остатков головных капсул личинок хрущей указывает на переход к летнему питанию. Летний период жизни медведей, по Ю. П. Язану (1972), длится с момента появления травянистой растительности и листьев до ее угнетения и созревания ягод, т. е. приблизительно с начала второй декады июня до сентября. Все это время медведи продолжают питаться муравьями и их молодью, разрушая муравейники. Наибольшие запасы легкоусвояемой животной пищи сосредоточены в муравейниках рыжих лесных муравьев до вылета крылатых половых особей и к моменту выхода из куколочных шкурок рабочих муравьев. Первое происходит в массе во второй декаде июня, второе — августе*.

Летние повреждения муравейников, даже если учитывать разнообразие повадок отдельных медведей, меньше весенних и легче восстанавливаются муравьями. Летом зверю нет необходимости глубоко взламывать муравейники. Сухая вершина купола легко сбивается в сторону, обнажая зону теплового ядра муравейника с массой личинок, куколок и рабочих муравьев. Легко рассыпающийся строительный материал муравейника насекомые сразу разбирают и переносят на восстановление гнезда. Оно идет сравнительно быстрыми темпами, особенно в молодых активных муравейниках. Время его зависит от объема повреждения и широко изменяется. Во всех случаях в первую очередь придается куполообразность формы самой южной уцелевшей части муравейника. Заметим, что при сильном повреждении муравейника весной (сбит купол, разворочен целиком внутренний конус вплоть до обкладки вала) муравьи возводят новый купол всегда на южной стороне старого вала. Это вынужденное смещение купола — одна из причин появления компасных муравейников. Иногда разрушение внутреннего конуса приводит к возведению муравейников с двумя куполами.

Интенсивность питания медведей муравьями зависит и от склонности отдельных особей. В ближайших окрестностях кордона Шайтановки (Верхне-Печорское лесничество) последние семь-восемь лет постоянно отмечали медведя — «муравьятника». Лесники не раз наблюдали этого некрупного бурого зверя на муравейниках по луговым опушкам леса в непосредственной близости от домашнего скота. В 1971 г. мы отметили, что практически все муравейники *Formica s. str.* в окрестностях кордона носят следы повреждений.

* Характерной чертой биологии североуральских *Formica s. str.* является слабо выраженная цикличность выведения молоди рабочих муравьев.

Медведь кормился и на сфагновых болотах муравьями *F. picea* и *M. ruginodis*, вырывая куски сфагнов с гнездами. В 1972 г. повторилась та же картина.

Заведующий опытной лосефермой заповедника М. В. Кожухов (1972) отмечал, что известен ряд случаев мирного проживания медведей (на протяжении лета и осени) в загонах лосефермы совместно с домашними лосями. Звери питались муравьями (как самки с медвежатами, так и самцы-одиночки) и повреждали в загонах практически все муравейники.

На прямолинейных маршрутах большой протяженности (просеках, визирах, профилях), пересекающих разнообразные уголья, можно наблюдать иногда, что между районами с поврежденными муравейниками лежат участки с нетронутыми. Возможно, эти малопосещаемые участки находятся на окраинах и близ границ индивидуальных территорий зверей.

С целью определения степени ежегодного воздействия позвоночных на муравьев, независимо от индивидуальных особенностей отдельных особей, мы использовали данные маршрутных учетов муравейников рыжих лесных муравьев, составив таблицу 2.

Из приведенных данных видно, что только немногим более 60% муравейников рыжих лесных муравьев в тайге Северного Урала остаются ежегодно неповрежденными. Свыше 30% их разрушается медведем, 4% — тетеревиными (в период невысокой численности их) и менее процента — мелкими птицами, в основном — дятлами. Степень повреждаемости муравейников зависит и от их размера. Приблизительно третья часть целых муравейников имеет небольшие размеры (диаметр вала до полуметра). Количество муравейников, поврежденных тетеревиными, дятлами и другими птицами, представляется нам несколько заниженным, так как летом небольшие повреждения быстро становятся незаметными (см. выше).

Таблица 2

Ежегодное повреждение муравейников *Formica s. str.* позвоночными

Место наблюдения	Целые муравейники	Поврежденные медведем	Поврежденные тетеревиными	Поврежденные дятлами и другими мелкими птицами	Всего
Светлохвойная тайга Припечорья	152 68,1	68 30,4	3 1,3	—	223
Предгорная темнохвойная тайга	121 55,0	82 37,2	15 6,8	2 0,9	220
Всего	273 61,6	150 33,8	18 4,0	2 0,4	443

Примечание. В знаменателе — процент от общего количества муравейников.

Обращает на себя внимание несколько увеличенная повреждаемость муравейников в предгорной темнохвойной тайге, связанная, очевидно, с большей нехваткой животной пищи в весенний период до развития трав и с общим снижением численности муравейников. Брусничников в темнохвойной тайге очень мало. Большая повреждаемость муравейников в предгорьях подтверждается и опросными данными местных охотников и сотрудников различных научных экспедиций. О значительной роли муравьев в питании медведей бассейна Верхней Печоры и Илыча писал В. П. Теплов (1954), указавший на обнаружение их остатков в экскрементах медведей (38% случаев из 400). При учете 3 августа 1972 г. на редко используемой лесной тропе между кордонами Собинской и Шайтановки в полосе тридцатиметровой ширины было отмечено 37 целых муравейников *Formica s. str.*, 57 поврежденных медведями в этом году (из них 5 — два-три года назад) и по 5 — свежеповрежденных глухарями и дроздами. Выводок дроздов и старый глухарь были вслупнуты непосредственно с муравейников.

Муравьи — не только объект питания позвоночных. При удобном случае они сами нападают на молодых либо ослабленных птенцов. В начале июля 1971 г. мы наблюдали такое нападение муравьев на слетков белой трясогузки на окраине Якши. Из четырех птенцов двое были покрыты вцепившимися муравьями, причем один из слетков уже умирал, настолько много на нем было насекомых. Оба птенца в дальнейшем, несомненно, погибли бы. О. И. Семенов-Тян-Шанский (1959) отмечал гибель трех ослабленных глухарят, закусанных муравьями.

Муравейники рыжих лесных муравьев используются птицами как порхалища — для очищения от паразитов и в период линьки. В большей степени это явление развито в темнохвойной предгорной тайге, где имеется немного участков обнаженной почвы. Чаще всего порхаются на плоских песчаных валах тетеревиные, реже дятлы и другие птицы. Ранней весной, как только оттаял снег на муравейниках, мы наблюдали купание серой вороны на вершинке купола с первыми вышедшими муравьями.

Медведи, переворачивая валеж в поисках личинок ксилобионтов и перекапывая почву с почвообитающими *L. niger*, другими мелкими муравьями и личинками хрущей, косвенным образом влияют на почвообразование и лесовосстановление. В бруснично-лишайниковых молодняках и на старых гарях поверхность почвы изрыта ими местами на 20—50%. Сосновые семена при этом не «зависают» на лишайниках, а ложатся на оголенную почву, что способствует лучшей их приживаемости.

Весной и осенью на куполах муравейников попадают экскременты кунцы и обгрызанные белкой шишки хвойных.

ВЫВОДЫ

Приведенные материалы показывают большое многообразие связей муравьев с таежными позвоночными; от наиболее распространенных и важных прямых трофических до косвенного (через муравьев и других почвообитающих беспозвоночных) влияния медведей на средообразование.

Для большинства позвоночных муравьи — побочный (либо сезонный в случае с чайками) компонент корма. Гнезда муравьев рр. *Lasius*, *Myrmica*, *Leptothorax* и других позвоночными повреждаются редко, а сами муравьи этих родов, как правило, не имеют значения в питании основных таежных мирмекофагов. Исключением является лишь поедание медведями мелких почвообитающих муравьев в захрущевленных сосновых молодняках. Наиболее активные мирмекофаги в тайге — жаба обыкновенная, желна и медведь. Они поедают рыжих лесных муравьев и *Camponotus herculeanus* в больших количествах.

Повреждения муравейников даже медведями не носит в подавляющем большинстве случаев катастрофического для гнезда характера, но значительно ослабляют его. Медвежьи повреждения — один из факторов образования компасных и, изредка, многокупольных муравейников.

В местах весенней концентрации медведей и участках постоянного кормления их повреждаются практически все муравейники *Formica* s. str.

В междуречье Печоры и Илыча позвоночными, и в первую очередь медведем, повреждается ежегодно около 40% гнезд рыжих лесных муравьев. Напряженность трофических связей позвоночных с муравьями возрастает от светлохвойной тайги припечорской низменности к темнохвойной тайге предгорий Северного Урала.

ЛИТЕРАТУРА

- Б и а н к и В. В. Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива. — Тр. Кандалакшского госзаповедника, вып. 4, 1967, с. 3—364.
- В л а д ы ш е в с к и й Д. В., Д м и т р и е н к о В. К. Влияние птиц на различные виды муравьев. — В сб.: Муравьи и защита леса (Материалы 4-го Всесоюз. симпоз. по использов. муравьев для борьбы с вредителями леса), 1970, с. 33—57.
- Д о н а у р о в С. С. Рябчик в Печоро-Илычском заповеднике. — Тр. Печоро-Илычского госзаповедника, вып. 4, 1947, ч. 1, с. 77—122.
- И н о з е м ц е в А. А. Значение птиц в разных биоценологических ситуациях. — В сб.: Орнитология в СССР, кн. 1, Ашхабад, «Илым», 1969, с. 125—143.
- К о ж у х о в М. В. Медведи Верхней Печоры. «Охота и охот. хозяйство», № 7, 1972, с. 16—17.
- Н а с и м о в и ч А. А., С е м е н о в - Т я н - Ш а н с к и й О. И. Питание бурого медведя и оценка его как хищника в Лапландском заповеднике. — Бюлл. Москов. о-ва испыт. природы, т. 6, вып. 4, 1951, с. 3—12.
- Н о в и к о в Г. А. Роль позвоночных животных в жизни леса. Животный мир СССР, вып. 4, 1953, с. 599—630.

- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц.—Тр. Лопландского госзаповедника, вып. 5, 1959, с. 5—318.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Медведь как хищник.—В сб.: Экол. морф., охрана и использо- медведей (материалы совещания). «Наука», 1972, с. 76—78.
- Строков В. В. Позвоночные-мирмекофаги и их значение в жизни колоний муравьев. Зоол. журнал, т. 45, вып. 12, 1966, 1835—1842.
- Теплов В. П. Глухарь в Печоро-Илычском заповеднике.—Тр. Печоро-Илычского госзаповедника, вып. 4, ч. 1, 1947, с. 3—76.
- Теплов В. П. Бурый медведь как хищник.—В сб.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны (Биотехн. мероприятия). Изд. МОИП, М., 1953, с. 153—166.
- Теплов В. П., Теплова Е. Н. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника.—Тр. Печоро-Илычского госзаповедника, вып. 5, М., 1947, с. 3—84.
- Теплова Е. Н. Птицы района Печоро-Илычского заповедника.—Тр. Печоро-Илычского госзаповедника, вып. 6, 1957 а, с. 3—115.
- Теплова Е. Н. Амфибии и рептилии Печоро-Илычского заповедника. Там же, 1957 б, с. 116—129.
- Руковский Н. Н., Куприянов А. Г. О ранневесеннем питании бурого медведя на Онежском полуострове. Зоол. журнал, т. 49, вып. 2, 1970, с. 311—312.
- Язан Ю. П. Охотничьи звери печорской тайги (биология популяций), механизмы регуляции численности). Киров, 1972, с. 383.

**К ВОПРОСУ ОБ ИНВАЗИРОВАННОСТИ БОБРОВ ВЕРХНЕ-
ПЕЧОРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ТРЕМАТОДОЙ
STICHORCHIS SUBTRIQUETRUS (RUD., 1814)**

Речной бобр реакклиматизирован в бассейне Верхней Печоры в 1938—1940 гг. при завозе 18 зверей из Воронежского заповедника. В настоящее время приблизительная численность бобров здесь оценивается в 300—350 особей (Соловьев, 1973). За период с 1951 по 1973 гг. около 150 зверей были изъяты отсюда для расселения по водоемам Коми АССР и Архангельской области.

В. А. Романов (1954, 1959) указывает, что дикая популяция бобров в Воронежской области заражена трематодой *Stichorchis subtriquetrus* (Rud., 1814) из отряда Paramphistomata на 100%, при интенсивности инвазии до 2023 экземпляра у одного зверя, наносящей большой экономический ущерб боброводству. По его данным, в 1952 г. из общего числа погибших бобров 17,5% погибло от стихорхоза. Он же указывает, со ссылкой на профессора И. В. Орлова, что в 1940 г. стихорхоз явился причиной гибели 40% общего числа погибших бобров в Воронежском заповеднике. Следовательно, отловленные здесь в 1938 и 1940 гг. для переселения в верховья р. Печоры и не подвергавшиеся дегельминтизации бобры были все заражены стихорхисами.

Ю. П. Язан (1964, 1972), анализируя весовые, размерные показатели печорских бобров и данные вскрытия 7 трупов этих зверей (3 годовичков и 4 взрослых), 4 из которых обработаны Е. Н. и В. П. Тепловыми и В. В. Макаровым в 1951—1952 гг., и 3 — В. С. Поярковым, М. В. Кожуховым и Ю. П. Язаном в 1958 г., пришел к выводу, что популяция печорских бобров полностью, и уже давно, оздоровилась от стихорхозной инвазии. Наши дальнейшие гельминтологические исследования печорских бобров показали, что этот вывод Ю. П. Язана оказался преждевременным, ошибочным.

В июле — августе 1964 г. автором был исследован на стихорхоз 21 бобр из отловленных в речках Большой и Малой Шайтановки, Заостровке луговой для переселения и находящихся на передержке. У указанных бобров прижизненно брались экскременты и исследовались на наличие яиц стихорхисов методами нативного мазка и флотационным, по Фюллеборну. Ни у одного из них стихорхозоносительства не установлено.

Не было установлено стихорхозной инвазии на вскрытии тушек 3 бобров, добытых весной 1966 г. по р. Большая Шайтановка, 1 бобра, добытого на р. Печоре в 10 км выше кордона Шижим, и бобрихи весом в 13 кг, добытой 13 мая 1968 г. у кордона Шижим-Печорский.

Впервые стихорхисы выделены нами у трупа бобра-самца, весом 13 кг, погибшего в феврале 1970 г. под осевшим льдом на берегу Старичного озера, в 17 км выше деревни Усть-Уньи. В сле-

пой кишке у него обнаружено 234 экземпляра трематоды стихорхис субтрикветрус.

6 и 10 мая 1971 г. Лызловым П. Г., по лицензии, были добыты в р. Кременной два бобра: самка средней упитанности, весом 12,4 кг, щенная тремя плодами, в слепой кишке у которой обнаружен 1 экземпляр стихорхиса, и самец вышесредней упитанности, весом 12,1 кг, у которого в слепой кишке выделено 43 экземпляра стихорхис субтрикветрус.

22 мая 1972 г. в реке Печоре ниже кордона Собинской был обнаружен свежий труп бобрахи весом 15 кг, убитой браконьером, в слепой кишке которой обнаружено 3 экземпляра стихорхиса.

И, наконец, в июле 1973 г. автором подвергнуты прижизненному копрологическому исследованию на гельминтоносительство 12 отловленных для переселения бобров разного пола и возраста и вскрыто 4 трупа (2 — бобренка и 2 — взрослых зверя). У первых, из 12 зверей, методом Фюллеборна, яйца стихорхиса были обнаружены у двух: у взрослой, не лактирующей самки, отловленной из поселения на 4 км по р. Большой Шижим, и у подсосной бобрахи, имевшей двух бобрят, отловленной из поселения на 7 км р. Большой Шайтановки.

Из четырех погибших бобров (2 бобренка задавлены собакой, взрослая самка весом 21,7 кг погибла от внутрибрюшного кровоизлияния на почве разрыва печени при отлове, и взрослый самец весом 17,8 кг, погибший от отека легких, вызванного острой сердечной недостаточностью на почве шока) стихорхисы, в количестве 7 штук, обнаружены в слепой кишке у самки, отловленной на правом берегу р. Печоры выше кордона Шайтановки на 4 км.

ВЫВОДЫ

1. Оздоровления от стихорхоза переселенных на р. Печору воронежских бобров не произошло.

По имеющимся в нашем распоряжении пока ограниченным данным, экстенсивность зараженности печорских бобров трематодой составляет 10,7%, при интенсивности от 1 до 234 экземпляров. Стихорхисы имеются не только у бобров по р. Большой Шижим, куда была в 1938 г. выпущена первая партия доставленных из Воронежского заповедника животных, но и в водоемах, заселенных ими и их потомством позднее (рр. Кременная, Большая и Малая Шайтановка, Заостровка Луговая, Старичное озеро).

2. Необходимо усилить контроль за динамикой стихорхозной инвазии у бобров печорской популяции. Не исключено, что в последние годы происходит накопление инвазионного начала в современном ареале печорской популяции бобра, могущее привести к повышению экстенсивности и интенсивности инвазии их стихорхисами.

3. Впредь отлавливаемых здесь для переселения бобров желательно подвергать двукратной дегельминтизации против стихорхоза по методике, рекомендованной Воронежским заповедником (В. А. Ромашов, 1959).

4. При планировании добычи бобров на шкурки необходимо предусматривать изъятие их в первую очередь из водоемов и поселений, в которых установлена стихорхозная инвазия.

ЛИТЕРАТУРА

Ромашов В. А. Опыт оздоровления бобров от стихорхоза методом двукратной дегельминтизации смесью хеноподиевого масла с касторовым.—Тр. Воронежского заповедника, вып. 5, 1954.

Ромашов В. А. Указания по технике дегельминтизации речных бобров при стихорхозе. Воронеж, 1959.

Соловьев В. А. Бобры в Коми АССР. Сыктывкар, 1973.

Язан Ю. П. О некоторых морфологических сдвигах у бобров в связи с реакклиматизацией их в Печоро-Илычском заповеднике.—Тр. Печоро-Илычского заповедника, вып. 11, 1964.

Язан Ю. П. Охотничьи звери печорской тайги. Киров, 1972.

ВЫСШИЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ (пос. ЯКША)

Территория Государственного Печоро-Илычского заповедника не подвергалась специальным энтомологическим исследованиям в отношении чешуекрылых. Небольшие сборы высших бабочек были сделаны сотрудником заповедника О. И. Семеновым-Тян-Шанским в пятидесятых годах; с 21 по 30 июня 1971 г. в поселке Якша и его окрестностях собирал насекомых автор с группой школьников г. Ухты; с 1 июля по 1 сентября 1971 г. в Якше собирали чешуекрылых школьники 7 и 8 классов местной школы. В результате обработки этих материалов получился следующий список видов:

Psychidae

1. *Acanthopsiche opacella* HS.— 24.VI.1971 г.

1 домик гусеницы.

2. *Pachytelia villosella* Ochsh.— 26.VI.1971 г.

1 домик гусеницы.

Papilionidae

3. *Papilio machaon* L.— VI.1952 г. 1 экз.

4. *Parnassius mnemosine* L.— VI.1955 г. 1 экз. 23.VI.1958 г. 1 экз.

Pieridae

5. *Anthocaris cardamines* L.— 25.VI.1971 г. 1 экз.

6. *Aporia crataegi* L.— VI.1953 г. много.

7. *Pontia daplidice* L.— VIII.1956 г. 1 экз.

8. *Pieris napi* L.— 23.VI.1971 г., VII.1971 г. 12 экз.

9. *Pieris rapae* L.— 22.VI.1971 г., VII.1971 г. 8 экз.

10. *Colias palaeno* L.— 23.VI.1971 г. 1 экз.

11. *Gonepteryx rhamni* L.— VIII.1955 г. 1 экз.

Satyridae

12. *Coenonympha tullia* Mull.— 25.VII.1955 г. 1 экз.

13. *Erebia embla* Thnb.— 29.VI.1971 г. 1 экз.

Nymphalidae

14. *Polygonia c-album* L.— VIII.1955 г. 1 экз.

15. *Nymphalis antiopa* L.— 2.V.1955 г. 1 экз.

16. *Aglais urticae* L.— VII.1952 г. 1 экз.

17. *Euphydryas maturna* L.— 23.VI.1971 г. 1 экз.

18. *Boloria euphrosyne* L.— 25.VI.1971 г. 2 экз.

Saturniidae

19. *Agria tau* L.— V.1951 г. 1 экз.

Sphingidae

20. *Herse convolvuli* L.— VII.1951 г. 1 экз.

21. *Smerinthus caecus* Men.— VII.1951 г. 1 экз.

22. *S. ocellatus* L.— VII.1951 г. 1 экз.

23. *Haemorrhagia fuciformis* L.— VI.1951 г. 3 экз.

24. *Celerio galii* Rott.— VIII.1951 г. 1 экз. гусеницы.

Notodontidae

25. *Cerura vinula* L.— VI.1954 г. 1 экз.

Geometridae

26. *Jodis putata* L.—23—29.VI.1971 г. 20 экз.
27. *Pseudopanthera macularia* L.—23—25.VI.1971 г. 76 экз.
28. *Macaria liturata* Cl.—24.VI.1971 г. 5 экз.
29. *Ematurga atomaria* L.—21—29.VI.1971 г. 23 экз.

Это, безусловно, крайне незначительная часть от действительно живущих в заповеднике видов. Для всей Коми АССР сейчас известно уже 453 вида, из них для более или менее хорошо изученных: г. Ухты — 360, г. Сыктывкара — 225, Полярного Урала — 116. Но и эти цифры составляют не больше половины настоящего числа. Так для очень хорошо изученных Ленинградской области их 760, а для Эстонской ССР — 774 (Дьяконов, 1968; Седых, 1957, 1962, 1970 и др.).

Нет большого смысла делать подробный экологический и зоо-географический анализ для столь малого и неполного числа видов. Можно только указать, что найденные виды, как и в других частях Коми АССР, принадлежат к типичным лесным обитателям, широко распространенным в лесной зоне Евразии, а многие — и Голарктики. Так для всей республики на первом месте стоят палеарктические (евро-азиатские) виды — 64%, 299 видов; затем идут голарктические (евразийско-североамериканские) — 21%, 94 вида; европейский — 9%, 40 видов и азиатские (сибирские) — 6%, 20 видов. Подобное соотношение сохраняется для Ухты, Сыктывкара и Полярного Урала, поэтому нет оснований думать, что при более полном изучении и сборе чешуекрылых оно будет иным для заповедника. Сходные цифры мы можем видеть и для позвоночных (Остроумов, 1949, 1953, 1972) и для растений (Дедов, 1954). Из 29 видов вышеприведенного списка: 20 принадлежит палеарктической группе (*P. mnemosine*, *A. cardamines*, *A. crataegi*, *P. daplidice*, *G. rhamni* и другие), 7 — к голарктической (*P. machaon*, *P. napi*, *P. gaea*, *C. tullia*, *N. antiopa*, *C. palaeno*, *C. galii*) и 2 к европейской (*A. oracella*, *P. villosella*). Азиатской (сибирской) группы среди найденных представителей пока нет, но они, несомненно, есть, особенно в торной, еще совсем неисследованной части заповедника. Несомненно, дальнейшие сборы принесут немало интересного для фауны заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

- Дедов А. А. Флора.— В сб.: Производительные силы Коми АССР, т. 3, ч. 1, Растительный мир, Изд-во АН СССР, 1954.
Остроумов Н. А. Особенности фауны.— В сб.: Производительные силы Коми АССР, т. 3, ч. 2, Животный мир, Изд-во АН СССР, 1953.
Остроумов Н. А. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар, 1949.
Остроумов Н. А. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар, 1972.
Седых К. Ф., Седых Е. Д. Дневные бабочки Ухтинского района Коми АССР. Э. О., М.—Л., 38, 4, 1959, с. 829—832.
Седых К. Ф. О некоторых реликтовых насекомых южной части Тиманского кряжа. Э. О., М.—Л., 41, 1, 1962, с. 148—151.

- С е д ы х К. Ф. О древности энтомофауны горных систем Северо-Востока Европейской части СССР — Южного Тимана и Полярного Урала. — В сб.: Природная обстановка и фауна прошлого, «Наукова думка», Киев, 1968, с. 102—122.
- С е д ы х К. Ф. Происхождение и видовой состав дневных чешуекрылых Полярного Урала и прилегающих к нему областей. — В сб.: Биологические основы использования природы Севера, Сыктывкар, 1970, с. 232—237.
- С е д ы х К. Ф. Дневные бабочки. — В сб.: Природа Сыктывкара и его окрестностей, Сыктывкар, 1972, с. 77—83.
- С е д ы х К. Ф. Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар, 1973.
- С е д ы х К. Ф. Высшие чешуекрылые Коми АССР. Диссертация на соискание уч. степени канд. биол. наук, Ленинград, ЛГУ.
- С е м е н о в - Т я н - Ш а н с к и й О. И. Календарь природы Печоро-Илычского заповедника. — Изв. Коми филиала ВГО, Сыктывкар, 1955, вып. 3, с. 17—27.

СОДЕРЖАНИЕ

Раздел I. Комплексные работы

М. С. Боч, В. И. Василевич. Комплексные работы Верхне-Печорской экспедиции на территории заповедника	5
Н. Н. Антопова. Продуктивность дикорастущих ягодников Якшинского участка	20
М. А. Илометс. Продуктивность сфагнового покрова на примере Гусиного болота	40
З. С. Ефимова, А. П. Сокол. Связь растительности с химизмом вод на некоторых болотах заповедника	58
А. И. Ляэнелайд. Изучение динамики прироста сосен дендрометрическим методом	66
А. С. Уточкин, Н. М. Пахорук. Материалы к фауне пауков заповедника	78
Н. А. Рубинштейн. Население птиц борового района Печоро-Илычского заповедника	89

Раздел II. Физиология лося

А. Э. Вебер, Н. Е. Кочанов. Обмен электролитов в организме лося зимой (Коми филиал АН СССР)	103
Н. Е. Кочанов, А. Э. Вебер. Ионные отношения и обмен электролитов в организме лосей в летний период (Коми филиал АН СССР)	111
Г. М. Иванова. Усвоение лосями питательных веществ летнего корма (Коми филиал АН СССР)	118
Т. В. Симанова. Обеспеченность организма лосей микроэлементами в летнее время (Коми филиал АН СССР)	123
Н. Е. Кочанов, Т. В. Симанова. Содержание марганца, кобальта и меди в кормах и крови лосей (Коми филиал АН СССР)	127
В. В. Гладилов, Л. И. Иржак, Н. А. Мойсеев. Кривые диссоциации оксигемоглобина северного оленя (Сыктывкарский государственный университет)	130
Э. Н. Кудрявцева. Изменение жирности молока лосих в течение лактации	134
Г. В. Кузнецов, М. В. Кожухов. О химическом составе мяса лосей Печорской тайги	143

Раздел III. Экологические работы и краткие сообщения

С. М. Сокольский. Результаты тропления диких северных оленей	149
Н. К. Кудрявцев, Л. В. Глушкова. Повреждение лосями древесных пород	163
А. Б. Бешкарев. К питанию речного бобра печорской популяции	168
С. В. Кулида. Нерест хариуса в реке Илыч весной 1973 г.	172
С. В. Кулида. Материалы по плодовитости хариуса реки Илыч	175
В. З. Рубинштейн. О связях муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с позвоночными тайги Северного Урала	181
М. В. Кожухов. К вопросу об инвазированности бобров верхнепечорской популяции трематодой <i>Stichorchis subtriquetrus</i> (Rud., 1814)	191
К. Ф. Седых. Высшие чешуекрылые (пос. Якша)	194

ТРУДЫ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

Выпуск 13

Ответственный за выпуск Р. Ильяшенко. Технический редактор А. В. Шенев. Художественный редактор А. Мошев.

Сдано в набор 18/II-1976 г. Подписано к печати 29/VI-1976 г. Бумага № 2. Формат 60×90^{1/16}. Печ. л. 12,5, уч.-изд. л. 12,53. Ц03017. Заказ № 2583. Тираж 1500. Цена 85 коп. Коми книжное издательство, Сыктывкар. Дом печати.

г. Сыктывкар, Республиканская типография Управления по делам издательства, полиграфии и книжной торговли Совета Министров Коми АССР.