

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2012

№ 1 (17)

Свидетельство о регистрации: ПИ № ФС 77-29499
от 27 сентября 2007 г.

Журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология»
входит в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов
и изданий, в которых должны быть опубликованы
основные научные результаты диссертаций
на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»
Высшей аттестационной комиссии



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

НАУЧНО-РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Майер Г.В., д-р физ.-мат. наук, проф. (председатель); **Дунаевский Г.Е.**, д-р техн. наук, проф. (зам. председателя); **Ревушкин А.С.**, д-р биол. наук, проф. (зам. председателя); **Катунин Д.А.**, канд. филол. наук, доц. (отв. секр.); **Аванесов С.С.**, д-р филос. наук, проф.; **Берцун В.Н.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Гага В.А.**, д-р экон. наук, проф.; **Галажинский Э.В.**, д-р психол. наук, проф.; **Глазунов А.А.**, д-р техн. наук, проф.; **Голиков В.И.**, канд. ист. наук, доц.; **Горцев А.М.**, д-р техн. наук, проф.; **Гураль С.К.**, канд. филол. наук, проф.; **Демешкина Т.А.**, д-р филол. наук, проф.; **Демин В.В.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Ершов Ю.М.**, канд. филол. наук, доц.; **Зиновьев В.П.**, д-р ист. наук, проф.; **Канов В.И.**, д-р экон. наук, проф.; **Кривова Н.А.**, д-р биол. наук, проф.; **Кузнецов В.М.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Кулижский С.П.**, д-р биол. наук, проф.; **Парначев В.П.**, д-р геол.-минер. наук, проф.; **Петров Ю.В.**, д-р филос. наук, проф.; **Портнова Т.С.**, канд. физ.-мат. наук, доц., директор Издательства научно-технической литературы; **Потекаев А.И.**, д-р физ.-мат. наук, проф.; **Прозументов Л.М.**, д-р юрид. наук, проф.; **Прозументова Г.Н.**, д-р пед. наук, проф.; **Сахарова З.Е.**, канд. экон. наук, доц.; **Слизов Ю.Г.**, канд. хим. наук, доц.; **Сумарокова В.С.**, директор Издательства ТГУ; **Сущенко С.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Тарасенко Ф.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Татьянин Г.М.**, канд. геол.-минерал. наук, доц.; **Унгер Ф.Г.**, д-р хим. наук, проф.; **Уткин В.А.**, д-р юрид. наук, проф.; **Шилько В.Г.**, д-р пед. наук, проф.; **Шрагер Э.Р.**, д-р техн. наук, проф.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ ЖУРНАЛА «ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА. БИОЛОГИЯ»

Кулижский С.П., д-р биол. наук, проф., зав. каф. почвоведения и экологии почв, директор Биологического института (председатель); **Астафурова Т.П.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. агрономии, директор Сибирского ботанического сада ТГУ (зам. председателя); **Гуреева И.И.**, д-р биол. наук, проф., зав. Гербарием П.Н. Крылова (зам. председателя); **Москвитина Н.С.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. зоологии позвоночных и экологии (зам. председателя); **Акимова Е.Е.**, канд. биол. наук, старший преподаватель кафедры экологической и сельскохозяйственной биотехнологии ТГУ (отв. секретарь); **Кривова Н.А.**, д-р биол. наук, проф., директор ОСП «НИИ ББ ТомГУ»; **Бушов Ю.В.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. физиологии человека и животных; **Данченко А.М.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. лесоведения и зеленого строительства; **Карначук Р.А.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. физиологии и биотехнологии растений; **Пяк А.И.**, д-р биол. наук, проф. каф. ботаники; **Свиридова Т.П.**, канд. биол. наук, зам. директора Сибирского ботанического сада ТГУ; **Стегний В.Н.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. цитологии и генетики.

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Дергачева М.И., Очур К.О. Реконструкция изменений природной среды в течение голоцена педогумусовым методом на территории Центрально-Тувинской котловины 5
- Середина В.П., Алексеева Т.П., Сысоева Л.Н., Трунова Н.М., Бурмистрова Т.И. Исследование процессов формирования органического вещества в нарушенных при угледобыче почвах 18

БОТАНИКА

- Журавлева И.А., Бобров Ю.А. Структура монокарпических побегов полукустарника *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae)..... 32
- Фомина Т.И. Биологические особенности зимнезеленых поликарпиков в лесостепной зоне Западной Сибири43
- Шереметова С.А., Эбель А.Л., Буко Т.Е. Конспект флоры Горной Шории52

ЗООЛОГИЯ

- Захаров Е.С., Сафронов В.М. Экология соболя (*Martes zibellina* L.) в Западной Якутии73
- Кухта А.Е., Москвитин С.С. Гибель птиц на автодорогах в окрестностях г. Томска85
- Лупинос М.Ю., Гашев С.Н. Население и экология птиц природного парка «Река Чусовая» 95

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

- Бендер О.Г., Велисевич С.Н., Читоркина О.Ю., Зотикова А.П., Чернова Н.А. Анализ влияния качества почвенного субстрата и происхождения семян на морфогенез сеянцев кедра сибирского 109
- Дебков Н.М., Паневин В.С. Таксационная структура древостоев из подроста 122
- Пац Е.Н., Чернова Н.А., Скороходов С.Н. Естественное возобновление кедра в верхней части лесного пояса на Семинском хребте (Центральный Алтай) 130

ЭКОЛОГИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

- Callaghan T.V. The Arctic: an indicator of the planet's health..... 142
- Herget J. Ice-dammed lake outburst floods in the Altai Mountains, Siberia – a review with links for further readings 148

- СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ 169

CONTENTS

AGROCHEMISTRY AND SOIL SCIENCE

- Dergacheva M.I., Ochur K.O.** Environment changes reconstruction by pedohumic method in the Central-Tuvan hollow during holocene period..... 5
- Seredina V.P., Alekseeva T.P., Sysoeva L.N., Trunova N.T., Burmistrova T.I.** Organic matter formation processes research in lands damaged after mining operation..... 18

BOTANY

- Zhuravleva I.A., Bobrov Yu.A.** Structure of *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) semishrub monocarpic shoots.....32
- Fomina T.I.** Biological peculiarities of wintergreen polycarpic species in the forest-steppe zone of Western Siberia43
- Sheremetova S.A., Ebel A.L., Buko T. E.** List of vascular plants for the Mountain Shoria (Kemerovo Oblast).....52

ZOOLOGY

- Zakharov E.S., Safronov V.M.** Ecology of sable (*Martes zibellina* L.) in Western Yakutia 73
- Koukhtha A.E., Moskvitin S.S.** The death of birds at highways in Tomsk's environs..... 85
- Lupinos M.Y., Gashev S.N.** Population and ecology of birds in the «Chusovaya River» Nature Park 95

AGRICULTURE AND FORESTRY

- Bender O.G., Velisevich S.N., Chitorkina O.Yu., Zotikova A.P., Chernova N.A.** Analysis of the influence of soil properties and seed origin on siberian stone pine seedling morphogenesis..... 109
- Debkov N.M., Panevin V.S.** Taxation structure of forest stands from undergrowth..... 122
- Pats E.N., Chernova N.A., Skorokhodov S.N.** Siberian stone pine regeneration on the high altitudinal Seminsky range (the Central Altai Mountains)..... 130

ECOLOGY AND ENVIRONMENTAL MANAGEMENT

- Callaghan T.V.** The Arctic: an indicator of the planet's health..... 142
- Herget J.** Ice-dammed lake outburst floods in the Altai Mountains, Siberia – a review with links for further readings 148

- INFORMATION ABOUT THE AUTHORS** 169

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.4: 551.8

doi: 10.17223/19988591/17/1

М.И. Дергачева^{1,2}, К.О. Очур¹

¹Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск)

²Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИЗМЕНЕНИЙ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ В ТЕЧЕНИЕ ГОЛОЦЕНА ПЕДОГУМУСОВЫМ МЕТОДОМ НА ТЕРРИТОРИИ ЦЕНТРАЛЬНО-ТУВИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ

Предложена схема изменения природной среды в течение голоцена на территории Центрально-Тувинской котловины, составленная на основе изучения палеопочв и отложений педогумусовым методом с привлечением литературных материалов по споро-пыльцевому анализу последних. В схеме отражен основной тренд изменения природных условий в сторону похолодания и относительной аридизации климата на фоне флуктуаций теплообеспеченности и увлажненности. В течение голоцена почвообразование в периоды потеплений протекало в степных условиях, в относительные похолодания – лесостепных и таёжных. Впервые проведена диагностика типов и условий почвообразования на территории Тувы для начального периода голоцена (9,9–8,5 тыс. л.н.), ранее совершенно не изученного ни с точки зрения палеопедогенеза, ни с точки зрения палеоэкосистем и палеоклиматов. Отмечено три волны иссушения климата: в начале атлантического, в начале суббореального периодов и во второй половине субатлантики.

Ключевые слова: палеопочвы; гумус; высотная поясность; голоцен; эволюция природной среды.

Введение

Реконструкция природной среды прошлого в настоящее время приобретает большое значение, так как в связи с глобальным изменением природной среды при увеличении антропогенных нагрузок возникает необходимость перспективной оценки изменения климата. Подобные прогнозы затруднены потому, что на преобразования природной среды под антропогенным влиянием могут накладываться ее изменения в процессе естественного хода эволюции природной среды. Поэтому одной из актуальных задач является возможность вычленения этой естественной составляющей. Именно ретроспективный ход изменения природной среды и ее компонентов, воссозданный на большом материале, позволит приблизиться к решению поставленной проблемы. Изучение древних почв составляет неотъемлемую часть подобных реконструкций, поскольку почвы, являясь результатом вза-

имедействия пяти факторов почвообразования (породы, рельефа, биоты, климата и времени), представляют собой такое природное тело, которое в своих свойствах отражает специфику природной среды.

Центрально-Тувинская котловина, расположенная в центре азиатского материка, имеет сложную историю развития и геологическое прошлое, отличается криоаридностью и экстраконтинентальностью, что обуславливает повышенный интерес к ее изучению. Однако в литературе чаще всего обсуждаются материалы об основных этапах изменения природной среды в плейстоцен-голоценовый период в Туве только на уровне глобальных изменений климата, т.е. с очень большим шагом по шкале геологического времени. Сведений о палеопочвах голоцена для территории Тувы (в том числе для Центрально-Тувинской котловины) немного.

Фиксируется наличие отдельных горизонтов палеопочв только по морфологии отложений разреза Мерзлый Яр на востоке Тувы [1. С. 3–19; 2; 3. С. 15–120; 4. С. 18–29]. Что касается оценки природной среды в голоцене другими методами, то комплексные исследования проведены только для Западной части Тоджинской впадины на примере разреза Мерзлый Яр [4. С. 18–29], а также споро-пыльцевым методом для некоторых районов Центрально-Тувинской котловины [5. С. 86–90; 6. С. 146–174]. Высокая диагностическая ценность палеопочв, позволяющих проводить детальные ретроспективные реконструкции с малым шагом по шкале времени и обосновывать прогнозы поведения почв и почвенного покрова в будущем, а также их слабая изученность явились предпосылкой проведения настоящего исследования.

Материалы и методики исследования

Изученные объекты – палеопочвы и отложения – охватывают практически весь голоцен, т.е. последние 10 000 лет, и составляют ряд от самых древних – раннеголоценовых, датированных возрастом 9860 ± 160 лет назад (л.н.), до сформированных не позднее 605 ± 55 л.н. (табл. 1). По своему местонахождению разрезы Барык, Сесерлиг-1, Биче-Басэс-1 и Ондум-11 расположены по периметру Улуг-Хемской котловины. Разрез Барык характеризует ее самую западную точку, а серия разрезов Ондум – самую восточную, приуроченную к подножью Восточно-Тувинского нагорья (хр. Обручева). Разрез Сесерлиг-1 расположен у южного склона Уюкского хребта, а разрезы Биче-Басэс вскрывают отложения северных таежных предгорий восточного Танну-Ола. Голоценовые отложения Хемчикской котловины исследованы по разрезам Шанчы и Улуг-Хондергей-2.

Датирование объектов голоцена по гуминовым кислотам или по костям, сохранившимся в отдельных горизонтах, выполнено радиоуглеродным методом. Диагностика палеопочв и реконструкция палеоприродной среды проводились педогумусовым методом [7. С. 98–115].

Т а б л и ц а 1

Объекты исследования

Разрез	Высота над ур.м., м	Мощность отложений, см	Глубина датированного горизонта, см	Радиоуглеродная дата, л.н.
Ондум-11	975	50	24–36	605±55 (COAH-7447)
Биче-Басэс-1	420	55	20–30	680±90 (COAH-7141)
Улуг-Хондергей-2	435	99	90–94	2490±45 (COAH-7140)
Сесерлиг-1	1215	210	58–62	2695±55 (COAH-7138)
			90–120	4105±80 (COAH-7139)
Шанчы	750	230	152–175	8430±135 (COAH-7446)
Барык	685	160	105–150	9860±160 (COAH-6336)

Схема изменения природной среды в течение голоцена на территории Центрально-Тувинской котловины составлена на основе изучения палеопочв с привлечением опубликованных результатов изучения споро-пыльцевых спектров отложений [5. С. 86–90; 6. С. 146–174].

Результаты исследования и обсуждение

По характеристике выделенных из датированных и стратиграфически связанных с ними горизонтов палеопочв гуминовых кислот (их содержания, состава и соотношения с фульвокислотами с привлечением некоторых свойств вещественного состава отложений; табл. 2) проведена реконструкция условий почвообразования для основных изученных хроносрезов палеогеографической истории голоцена на территории Центрально-Тувинской котловины. Учитывая высоты расположения над уровнем моря конкретных объектов, закономерности смены вертикальных поясов хребта Танну-Ола и Уюкского хребта Западного Саяна и диагностику условий формирования датированных или легко привязывающихся к этим датам палеопочвенных горизонтов, был выявлен тренд изменений условий почвообразования от начала голоцена до 600 л.н.

Хорошая сочетаемость дат и свойств двух разрезов – Барык и Шанчы, представляющих северный склон хребта Танну-Ола, позволила достаточно подробно реконструировать типы и условия почвообразования для ранее совершенно не изученного ни с точки зрения палеопедогенеза, ни с точки зрения палеоэкосистем и палеоклиматов начального периода голоцена протяженностью в 1,5 тыс. лет (9,9–8,5 тыс. л.н.), в течение которых наблюдались два потепления и одно относительное похолодание между ними (рис. 1).

Период раннего потепления около 9,9 тыс. л.н. был зафиксирован на территории формирования отложений разреза Барык на глубине 115–135 см. Большая доля гуминовых кислот (48–49%), невысокая – фульвокислот (около 28%), гуматный тип гумуса ($C_{\text{ГК}}:C_{\text{ФК}} > 1,5$) и узкое, характерное для степных почв соотношение водорода и углерода в гуминовых кислотах (0,98–1,03)

(табл. 2) свидетельствуют, что на территории днища Центрально-Тувинской котловины могли быть распространены сухие степи с каштановыми почвами, которые выше (в месте расположения данного разреза около 700 м над ур.м.) сменялись горными степями с аналогами черноземных почв. Условия формирования их были теплыми и относительно сухими.

Т а б л и ц а 2

Некоторые свойства разновозрастных датированных почв Центральной Тувы

Разрез	Глубина, см	Аналоги типов почв, вмещающих датировемый материал	C _{общ} , %	χ · 10 ⁻⁶ /Г	pH _{водн}	CaCO ₃ , %	C _{ГК}	C _{ФК}	C _{ГК} :C _{ФК}	H:C
							% к C _{общ}			
Ондум-11	18–24	Каштановая	2,91	4,65	8,0	13,5	26,7	20,2	1,32	0,91
	24–28	сухостепная	2,14	6,37	8,0	4,7	48,5	29,6	1,64	0,88
Биче-Басэс-1	20–25	Горно-лесная таежная	0,56	10,42	7,8	0	19,9	45,7	0,43	1,51
	25–30	Бурая горно-лесная	0,55	12,86	7,8	0	25,7	36,5	0,70	1,21
Улуг-Хон-дергей-2	90–94	Торфяно-болотная	2,58	1,64	7,7	0	Не определялось			1,05
Сесерлиг-1	58–62	Черноземная степная	2,42	1,38	8,2	4,7	43,8	24,0	1,83	0,83
	62–68	Черноземная лесостепная	1,73	1,42	8,2	1,6	28,3	30,7	0,92	1,07
	76–83	Черноземная степная	1,72	1,27	8,2	2,7	37,7	28,0	1,35	0,75
	90–100	Черноземная лесостепная	2,29	1,96	8,0	1,7	37,6	30,7	1,23	0,99
	100–110	Черноземная степная	2,33	2,09	8,0	2,3	33,9	30,9	1,10	1,01
	110–120		2,49	2,08	8,2	2,1	29,3	29,3	1,00	1,09
Шанчы	152–164	Черноземная степная	1,21	1,52	8,9	4,1	35,4	17,9	1,98	0,89
	164–175		0,96	2,23	8,8	1,1	31,4	24,4	1,29	0,84
	195–204	Горно-таежная дерново-мерзлотная	0,84	1,50	8,9	5,1	14,0	41,6	0,34	1,21
Барык	95–105	Бурая горно-лесная	0,26	9,30	8,8	5,0	19,3	36,1	0,53	1,19
	105–115		0,38	9,50	8,8	5,0	21,0	31,5	0,67	1,16
	115–125	Черноземная степная	0,65	7,43	8,8	9,9	49,2	27,6	1,78	1,03
	125–135		0,54	7,61	8,8	7,0	48,1	27,7	1,74	0,98

Выше 700 м над ур.м. на северном склоне и 1 100 м на южном, учитывая закономерности вертикального распределения современных почв в Туве, в это время находился пояс светлохвойной тайги с распространенными на его территории аналогами бурых горно-лесных почв. Еще выше, в основном на северном склоне, располагался таежный пояс с горно-таежными дерновыми мерзлотными, а выше – мерзлотными почвами, который на южном скло-

не, по-видимому, выклинивался. В высокогорной части хребта сверху вниз имели место три вертикальных пояса: нивальный, тундровый, субальпийский с аналогами горно-тундровых и горно-луговых почв соответственно.

Это раннее потепление, произошедшее около 9,9 тыс. л.н., сменилось относительным похолоданием, проявившемся в характеристиках отложений, лежащих на глубине 95–115 см, выше датированной толщи в разрезе Барык, где гумус имеет фульватный состав ($C_{ГК}:C_{ФК} = 0,53–0,67$), низкое содержание гуминовых кислот (19–21%), в которых соотношение водорода и углерода (Н:С) превышает 1,00 на 0,16–0,19 единиц (см. табл. 2). Это позволяет предположить, что территория местоположения разреза Барык в это время оказалась в лесной зоне (см. рис. 1) и участок на высоте около 700 м над ур.м. находился в условиях не только с более холодным, но и влажным климатом.

Сдвиг природных зон в первую очередь отразился на высокогорной части хребта расширением нивальной части и, соответственно, опусканием ниже лежащих вертикальных поясов (тундрового и субальпийского) книзу. Оказалась на более низком гипсометрическом уровне и зона темнохвойной тайги, располагавшаяся выше зоны лиственных лесов. Сдвиг природных зон книзу подтверждается также тем, что нижняя (195–204 см) толща отложений разреза Шанчы, расположенного на высоте 750 м над ур.м., по своим свойствам соответствует лесным условиям формирования. В месте его расположения почвообразование протекало, скорее всего, в относительно холодных и влажных условиях, о чем свидетельствуют еще более низкое (почти на 5%), чем в предыдущем случае, содержание гуминовых кислот, более высокая доля фульвокислот, достигающая почти 42%, и очень узкое соотношение углерода гуминовых кислот к углероду фульвокислот ($C_{ГК}:C_{ФК} = 0,34$), а также величина Н:С в гуминовых кислотах, соответствующая таковой современных почв таежных условий формирования (табл. 2). Можно предположить, что в это период похолодания и увеличения увлажнения на северном склоне значительно расширилась зона распространения аналогов горно-таежных дерновых мерзлотных почв и отсутствующая на южном склоне хребта Танну-Ола в предшествующие периоды таежная зона в это время заняла свое место в вертикальной поясности.

Климатические условия в период формирования датированной толщи отложений разреза Шанчы, лежащей выше предыдущей (152–175 см), судя по имеющейся радиоуглеродной дате, сформированной около 8,5 тыс. л.н. (8430 ± 135 л.н.), отличались оптимальным сочетанием тепла и влаги, благоприятствующим процессам гумусо- и почвообразования. Доля гуминовых кислот в составе гумуса выше более чем в 2 раза по сравнению с предыдущим периодом, фульвокислот – в 1,5–2 раза меньше; распределение основных компонентов «ножничного» типа, а также величина Н:С, лежащая в пределах 0,84–0,89 (см. табл. 2), – все это специфично для степных почв и соответствует теплым и умеренно-влажным условиям почвообразования.

В результате потепления, наступившего в этот период на склонах хребта Танну-Ола, вновь произошел сдвиг зон (см. рис. 1). В котловинах, вероятнее всего, доминировали аналоги темно-каштановых сухостепных почв, сформировавшихся в теплых и умеренно сухих условиях. В это время на высоте около 750 м над ур.м. на участке формирования отложений разреза Шанчы лесной пояс уступил место умеренно-засушливой степи с преобладанием аналогов черноземных почв. Таежная зона вернулась на прежний уровень на высоту около 1 400 м над ур.м. и практически вновь исчезла на южном склоне. По-видимому, такое потепление вызвало сокращение нивальной зоны, что повлекло за собой подъем вверх по склону тундровой зоны. Субальпийские луга поднялись на высоту около 2 000 м над ур.м.

Наличие в разрезе Сесерлиг-1 двух датированных гумусовых горизонтов, нижний из которых (90–120 см) формировался, судя по имеющейся радиоуглеродной дате, около 4,1 тыс. л.н., а верхний (58–62 см) – около 2,7 тыс. л.н. (см. табл. 1), позволило проследить направленность изменений природно-климатических условий в южной части Центрально-Тувинской котловины, а также сдвиг вертикальных поясов Уюкского хребта Западного Саяна в разные временные отрезки суббореального периода (см. рис. 1).

В результате проведенных исследований зафиксирован теплый умеренно влажный период формирования нижнего горизонта (90–120 см), характеризующегося фульватно-гуматным типом органо-минеральных взаимодействий и близким к 1,0 соотношением водорода и углерода в гуминовых кислотах (см. табл. 2). В это время природная обстановка соответствовала условиям южной лесостепи (см. рис. 1): почвообразование здесь в этот период, скорее всего, протекало по черноземному типу в умеренно теплых и умеренно влажных условиях.

Выше охарактеризованной толщи, практически между двумя датированными гумусовыми горизонтами палеопочв этого разреза (глубина 62–83 см), фиксируется зона педогенеза, формирование которой происходило при чередовании степных и лесных условий, связанных с колебаниями тепла и влаги на данной территории (см. рис. 1). Лесной пояс, находящийся в непосредственной близости в современное время, в середине суббореального периода оказывал еще большее влияние на участок, в пределах которого происходило формирование разреза Сесерлиг-1. Вышележащий гумусовый горизонт (58–62 см), датированный возрастом около 2,7 тыс. лет, судя по возросшему содержанию гуминовых кислот до 44% и относительно более низкому содержанию фульвокислот (24%), а также соотношению основных элементов в составе гуминовых кислот ($H:C = 0,83$) формировался в теплых умеренно засушливых степных условиях, близких современным (см. рис. 1).

Наличие торфяного горизонта (датированного по гуминовым кислотам временем $2\,490 \pm 45$ л.н.) в разрезе Улуг-Хондергей-2, расположенного в Хемчекской котловине, по соотношению водорода и углерода в элементном составе гуминовых кислот, незначительно превышающих 1,0 ($H:C-1,05$), свидетель-

ствуется о существовании умеренно теплых и влажных условий. Изменение увлаженности климата в это же время отмечалось и другими авторами [2; 6. С. 146–174]. Оно проявилось в катастрофическом подъеме воды и, как следствие, разливе рек, оставившем свидетельство в береговых отложениях в виде торфяных или оторфованных прослоев, как отмечал А.Ф. Ямских [2], что и наблюдалось в разрезе береговых обнажений старого русла р. Улуг-Хондергей.

Результаты, характеризующие период около 700 л.н. (680 ± 90 л.н.), полученные на основании изучения состава гумуса отложений разреза Биче-Базэс (см. табл. 2), фиксируют переход от более теплых к относительно более холодным условиям, что позволяет предположить наличие теплого периода перед началом малой ледниковой эпохи. Изменение характеристик внутри рассматриваемого горизонта свидетельствует об уменьшении теплообеспеченности, увеличении влагообеспеченности и смене типа гумуса с гуматно-фульватного на фульватный. Соотношение основных элементов в гуминовых кислотах не противоречит этому выводу. Спустя всего 70–80 лет (в период 605 ± 55 л.н.) почвообразование в другом районе Центрально-Тувинской котловины – в долине р. Ондум – протекало в теплых условиях сухой степи, о чем свидетельствуют гуматный состав гумуса ($C_{ГК}:C_{ФК} - 1,32-1,64$) и узкое соотношение водорода и углерода в гуминовых кислотах ($0,88-0,91$).

Таким образом, изучение гумуса почв и палопочв и отложений дало возможность проследить направленность изменения палеоприродной среды.

Поскольку не все периоды голоцена были охвачены палеопочвенными исследованиями, дополнительно были проведены обобщение и сопоставление с полученными данными материалов изучения споро-пыльцевых спектров, имеющих в литературе (табл. 3). Реконструкции, проведенные этими методами, были сведены в единую схему изменения природной среды на территории Центрально-Тувинской котловины в голоцене (см. рис. 1).

По данным споро-пыльцевого анализа Н.Н. Михайлова и др. [6. С. 146–174], бореальный период на территории Центральной Тувы характеризуется сухими степями с полынями и эфедрой. Однако в наиболее благоприятных для произрастания лесов экологических условиях также встречались лесные массивы, которые имели фрагментарный характер (табл. 3). Их угнетение произошло в начале атлантического периода (At1) в результате снижения уровня увлажнения и значительного потепления климата. На территории Улуг-Хемской котловины на высоте 1 300 м над ур.м. в одном из горизонтов разреза Хондергей (р. 87033), соотносимых по радиоуглероду со временем $7\,330 \pm 60$ л.н., специфика споро-пыльцевых спектров соответствовала опустыненным степям и полупустыням (табл. 3, рис. 1).

В середине атлантического периода (At2) в котловинах и на соляных склонах Центральной Тувы широкое распространение получили степные формации. Одновременно с ними развивались березняки в наиболее экологически пригодных для них местах. В восточных и западных районах региона в этот период, по-видимому, было умеренно сухо [5. С. 86–90; 6. С. 146–174].

Таблица 3

Объекты исследования споро-пыльцевых спектров [6. С. 146–174]

Разрез	Высота, м над ур.м.	Глубина, м	Соотнесение объектов с пери- одами голоцена и даты по ^{14}C , л.н.	Преобладающий тип растительности	№ точки на схеме (см. рис. 1)
87033	1 300	1,15–1,25	Бореал-3	Сухие степи	1
		1,0–1,15	7330±80	Угнетение лесной растительности	2
		0,47–1,0	Атлантика	Сухие степи	3
		0,37–0,47	Атлантика, суббореал-1	Степи, полупустыни	–
		0,17–0,37	2 800±80	«Оживление» лесной растительности	4
		0,17–0,07	Субатлантика-1	Сухие и настоящие степи	5
		0–0,07	Субатлантика-2, 3	Кедрово-лиственничные леса и настоящие степи	–
88078	900	3,5–3,67	Атлантика-2	Сухие степи	6
		2,8–3,5			
		2,25–2,8	5 280±110	Березовые леса, степи локали- зуются в котловинах	7
		1,8–2,25	Суббореал-1	Сухие степи и горные степи	8
		1,4–1,8	Суббореал-2	«Раздвижение» лесного пояса, степи только в котловине	9
		1,25–1,4	Суббореал-2	Незначительное расширение степного пояса	10
		0,6–1,25	Субатлантика-1	Восстановление лесной растительности	11
		0,1–0,6	Субатлантика-2	Сухие степи и горные степи	12
87031	1 815	0,77–0,80	Суббореал-1	Субальпийские остепненные луга; субальпийское кедровое редколесье	13
		0,72–0,77			
		0,67–0,77			
		0,47–0,67	3 630 ±60	Кедрово-лиственничное редколесье	14
		0,12–0,47	1 130 ±40	Кедровые леса и редколесье	15
		0,05–0,12	Субатлантика-2	Субальпийские остепненные луга	16
		0–0,05	Субатлантика-3	Субальпийское кедрово- лиственничное редколесье	–
87037	1 900	0,65–0,90	Субатлантика-1	Кедрово-лиственничные леса	17
		0,35–0,65	Субатлантика-2	Кратковременное угнетение древесной растительности	18
		0,17–0,35	Субатлантика-3	Кедрово-лиственничные леса	19
86005	1 125	0,44–0,55	1 070±70	Сухие степи и долинные леса с березой	20
		0,05–0,40	350±69	Сухие степи, угнетение дре- весной растительности	21
		0–0,05	Субатлантика-3	Сухие степи и долинные леса с березой	–

Примечание. Прочерк означает, что данная точка не нанесена на схему, хотя результаты учтены при ее составлении.

В конце атлантического периода (At3) бореальные леса несколько сузили сухостепные территории в юго-восточной части Улуг-Хемской котловины, о чем свидетельствует анализ споро-пыльцевых спектров, который позволил авторам [6. С. 146–174] выявить увеличение доли хвойных пород на более низких гипсометрических уровнях (см. табл. 3). В период около 5,3 тыс. л.н. степные ценозы, вероятнее всего, находились только в котловинах, причем они формировались в условиях теплого и умеренно влажного климата, что зафиксировано в разрезе 88078 на высоте около 900 м над ур.м.

Ранний суббореал (Sb1) на территории Тувы отличался сильной аридизацией климата, которая охватывала обширные пространства и вновь привела к угнетению древесной растительности. В такие периоды увеличивалась площадь распространения сухих и опустыненных степей, которые занимали не только котловины, но и прилегающие к ним склоны. Согласно Н.Н. Михайлову и др. [6. С. 146–174], эта фаза развития природной среды голоцена определяется как холодная и сухая.

В середине суббореального периода (Sb2) на территории Тувы отмечают изменение климатических условий в сторону увлажнения, максимальное развитие лесной формации и локализация степей в котловинах (табл. 3).

Территория Центральной Тувы в позднем суббореале (Sb3), по данным палинологических исследований [6. С. 146–174], характеризуется умеренно-влажными условиями среды и чередованием степных и лесных природных обстановок. Так же, как и по палеопочвенным данным (разрез Сесерлиг-1), происходило чередование степных и лесных биоклиматических условий. Последовательно наблюдались незначительное расширение степного типа растительности и одновременное сокращение лесного пояса, затем уменьшение распространенности сухих и настоящих степей и оживление лесной растительности, которое зафиксировано по споро-пыльцевым характеристикам в период 2800 ± 80 л.н. в долине р. Улуг-Хондергей, правого притока р. Хемчик (см. табл. 3).

В течение раннего и среднего субатлантического периода (Sa1 и Sa2) происходили неоднократные колебания влагообеспеченности на многих территориях Евразии [8. С. 8–15].

По данным Н.Н. Михайлова и др. [6. С. 146–174], в западной части Хемчикской котловины возле оз. Мешкен-Куль споро-пыльцевой комплекс отложений среднесубатлантического (Sa2) периода (1070 ± 70 л.н.) отвечает низкому уровню влагообеспеченности, соответствующему условиям сухих степей.

В то же время на территории болотного массива, находящегося на высоте 1900 м, отмечалась интенсификация заболачивания долины р. Улуг-Хондергей.

На территории Центральной Тувы достаточно ярко проявилось похолодание конца субатлантического периода (Sa3), характеризующееся сильной аридизацией климата. Этот этап представляет собой «малую ледниковую

эпоху» и, по мнению Н.Н. Михайлова и др. [6. С. 146–174], приходится на XVI–XIX вв. н.э.

Датированные возрастом 350 ± 60 лет и 100 л.н. отложения, рассмотренные в работе Н.Н. Михайлова и др. [6. С. 146–174], характеризуют вторую, более продолжительную аридную эпоху. Изменения природных условий в этот период были относительно глубокими, распространялись, по мнению этих авторов, на всю территорию Тувы и сопровождалась широким развитием степной растительности от котловин до высокогорного пояса.

Данные споро-пыльцевого анализа позволили Н.Н. Михайлову и др. [6. С. 146–174] отметить, что в течение всего голоцена в межгорных впадинах Тувы господствовали степные ценозы, менялись только типы степей, причем котловины были тем центром, из которого в периоды аридизации климата растительность распространялась в горные районы, вытесняя леса или остепняя их травянистый ярус. Авторы подчеркивают, что на изменение экологических условий реагирует прежде всего лесная растительность на верхней границе леса, тогда как растительность среднего пояса менее подвержена влиянию меняющихся условий, поскольку даже в пыльцевых спектрах холодных климатических фаз присутствуют древесные породы, достаточно требовательные к условиям местообитания. Они также считают, что процессы смены растительности сообществ во впадинах и горах протекают не всегда одновременно, т.е. максимум холода в горах и максимум сухости в котловинах могут не совпадать по времени [6. С. 146–174]. Учитывая датированные и не датированные объекты (табл. 3), авторы в эволюционном развитии биоценозов за последние 8,5 тыс. лет выделили 5 теплых (атлантика-1 и 3, суббореал-2, субатлантика-1 и 3) и 4 холодных (атлантика-2, суббореал-1 и 3, субатлантика-2) этапа. К влажным этапам были отнесены 4 периода: атлантика-2, атлантика-3, субатлантика-1 и суббореал-3; 5 периодов охарактеризованы как более сухие: атлантика-1, суббореал-1, суббореал-2, а также субатлантика-2 и субатлантика-3. В этой работе также было подчеркнуто, что на территории Тувы более ярко проявились похолодания суббореала-1 и субатлантики-2, характеризующиеся сильной аридизацией климата на обширных пространствах и угнетением растительности, особенно древесной, и предположено, что такие холодные и сухие фазы сказались на растительном покрове сильнее, чем холодные и влажные, и, таким образом, влажность была выделена как главенствующий фактор в развитии растительности данного региона.

Таким образом, реконструкция отдельных этапов развития природной среды голоцена педогумусовым и споро-пыльцевым методами не противоречат друг другу, а ложатся в единую логическую схему ее изменения за последние 10 тыс. лет.

Приведенное выше обобщение позволило предложить рабочую схему изменения природной среды в голоцене на территории Центральной Тувы, которая представлена на рис. 1. Авторы считают эту схему рабочей, поскольку

ку со временем она может претерпеть определенные изменения в связи с расширением географического охвата территории. В то же время она может служить основой для обобщения разнообразных данных, характеризующих палеоприродную среду этого периода палеогеографической истории Тувы.

Заключение

Согласно реконструкции условий формирования конкретных горизонтов, соответствующих потеплениям и похолоданиям климата, педогумусовым методом, а также имеющимся в литературе данным по споро-пыльцевым спектрам отложений разного голоценового возраста [5. С. 86–90; 6. С. 146–174] предложена наиболее подробная на данный момент схема изменения условий почвообразования в Центрально-Тувинской котловине. Выявлено, что в течение голоцена почвообразование в периоды потеплений протекало в степных условиях, в относительные похолодания – лесостепных и таежных.

Полученные нами данные по характеристике гумуса палеопочв и отложений, а также литературные данные по споро-пыльцевому анализу не противоречат друг другу и фиксируют общую направленность изменения природной среды в сторону похолодания и относительного усиления аридизации, на фоне которых происходили колебательные изменения теплообеспеченности и увлажненности.

Литература

1. Ямских А.Ф. Палеогеографические условия Тоджинской котловины в голоцене // Природные условия и ресурсы юга Средней Сибири : сб. науч. тр. Красноярск, 1983.
2. Ямских А.Ф. Осадконакопление и террасообразование в речных долинах Южной Сибири. Красноярск : КГПИ, 1993. 226 с.
3. Борисов Б.А., Минина Е.А. Карта четвертичных отложений Тувинской АССР. М-б 1:500000: Объясн. зап. Л. : ВСЕГЕИ, 1988.
4. Аржанников С.Г., Алексеев С.В., Глызин А.В. и др. Природная обстановка в голоцене в западной части Тоджинской впадины на примере разреза Мерзлый Яр // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск : Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2000. Вып. 2.
5. Пономарева Д.П., Селиверстов Ю.П. Некоторые особенности палеогеографии голоцена Улугхемской впадины (Тувы) // Вестник ЛГУ. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1991.
6. Михайлов Н.Н., Чистяков К.В., Амосов М.А. и др. Геоэкология горных котловин. Л. : Изд-во ЛГУ, 1992. 292 с.
7. Дергачева М.И. Археологическое почвоведение. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1997. 228 с.
8. Изменение климата и ландшафтов за последние 100 тыс. лет в Северной Евразии / отв. ред. А.А. Величко. М. : ГЕОС, 1999.

Поступила в редакцию 15.05.2011 г.

¹*Institute of Soil Science and Agrochemistry of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

²*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

ENVIRONMENT CHANGES RECONSTRUCTION BY PEDOHUMIC METHOD IN THE CENTRAL-TUVAN HOLLOW DURING HOLOCENE PERIOD

The paleosols formed from 9860±160 to 605±55 years ago in the Central-Tuvan hollow were investigated by the pedohumic method with the aim to reconstruct the environment of the past.

According to diagnostics of certain horizons types and their forming conditions corresponding to climate warming and cooling and taking into account the reported data on spore-pollen spectra of the sediments of different Holocene age the most detailed present scheme of soil formation environment changes in the Central-Tuvan hollow was suggested. It was revealed that during Holocene warming periods soils were forming in the steppe environment and during those of cooling soil formation occurred in the steppe-forest and taiga.

Diagnostics of soil formation types and conditions for Holocene beginning period (9,9–8,5 thousand years ago) was first carried out for Tuva territory. This period has not been studied either from paleopedogenesis point of view or from that of paleoecosystems and paleoclimates. Well-compared dates and characteristics of Baryk and Shanchy sections made it possible to reconstruct environment changing in that time and to reveal two periods of warming and one of cooling between them. The cooling period was so deep and strong that it led to dark coniferous taiga zone being lowered to 700 m above sea level where steppe cenosis predominated over warm intervals. The following Holocene period that started 7 thousand years ago is characterized on the scheme with the combination of pedogenesis features studied for paleosols and sediments and of reported data of spore-pollen spectra.

Three waves of climate drying are distinguished: in the beginning of atlantic and subboreal periods and in the second half of subatlantic one. The first arid age was followed by climate warming and two last ones were characterized by significant climate cooling led to depression of wooden vegetation on all altitude levels, which is confirmed by sediment spore-pollen spectra and by the data of Sesarlig-1, Biche-Bases-1 and Ondum-11 paleosols sections studying. Dry periods interchanged with moistening phases at the end of atlantic period and on the border between subboreal and subatlantic periods that were first followed by cold conditions and then changed into warmer ones. Cold and humid stages occurred with the forest zone getting wider that was replaced by steppe cenosis under climate warming. Pedogenic features of the investigated paleosols within Sesarlig-1 section convincingly prove this statement demonstrating interchanging of forest-steppe and steppe environment.

The data on paleosols and sediment humus characteristics and reported spore-pollen spectra do not contradict each other and register a general trend of environment changing in the direction of warming and relative aridization increasing that served as background for fluctuations of warmth supply and moistening.

Key words: paleosols; humus; high-altitude zones; Holocene; environment evolution.

УДК 631.41

doi: 10.17223/19988591/17/2

**В.П. Середина¹, Т.П. Алексеева², Л.Н. Сысоева²,
Н.М. Трунова², Т.И. Бурмистрова²**

¹*Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)*

²*Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
и торфа Россельхозакадемии (г. Томск)*

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ ФОРМИРОВАНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В НАРУШЕННЫХ ПРИ УГЛЕДОБЫЧЕ ПОЧВАХ

Представлены результаты исследования органического вещества фоновых и техногенных почв Кузбасса. Выявлено, что при увеличении возраста технозёмов возрастает содержание общего углерода, углерода лабильного органического вещества, а также углерода гуминовых кислот. Показано, что с течением времени в техногенных почвах возрастает степень сформированности гуминовых кислот. Полученные результаты свидетельствуют о том, что нарушенная при угледобыче почва стремится к самовосстановлению. Динамика накопления и превращения органического вещества может использоваться как показатель эффективности рекультивации техногенно нарушенных почв.

Ключевые слова: фоновые почвы; Кузнецкая котловина; угледобыча; эмбриозем; органический углерод; рекультивация.

Введение

Современное экологическое состояние регионов горнодобывающей промышленности вызывает не только экономическую, но и социальную тревогу. Проблема рекультивации почв, нарушенных в результате техногенной деятельности человека, является очень важным звеном в системе мероприятий по охране окружающей среды, оптимизации экологической обстановки как в целом по России, так и в отдельных ее регионах. По данным О.И. Глебовой [1], в результате горнодобывающих работ в равнинной части Кузнецкой котловины почвенный покров полностью нарушен на площади около 100 тыс. га, из которых 80 тыс. га – работой угольных предприятий. По доле нарушенных земель в общей территории региона Кузбасс в 10 раз опережает средний показатель по России. Такие воздействия привели к необходимости обратить особое внимание на охрану природы и разработку специальных мероприятий по восстановлению нарушенных ландшафтов, таких как рекультивация. За время эксплуатации Кузнецкого угольного бассейна рекультивировано менее 20% нарушенных земель.

Для оценки эффективности мероприятий по рекультивации почв существует множество показателей, среди которых ведущая роль принад-

лежит гумусу. Органическое вещество, прежде всего гумусовые кислоты, как известно, выполняет ряд функций, которые направлены на регуляцию устойчивого функционирования почв и экосистем в биосфере. Однако при проведении биологической рекультивации почв техногенных ландшафтов необходимы знания особенностей трансформации органического вещества почв, формирующихся в конкретных почвенно-литологических условиях.

Цель исследования – изучение процессов накопления и превращения органического вещества в техногенно нарушенных при угледобыче почвах в пределах Кузнецкой котловины.

Материалы и методики исследования

Объектами исследования послужили естественные и техногенные почвы Кузнецкой котловины: зональная фоновая почва (чернозем обыкновенный среднесуглинистый) и техногенные почвы угольных разрезов различного возраста: «Виноградовского» – эмбриозем инициальный (возраст 1 год), эмбриозем дерновый (15 лет); «Сартаки» – эмбриозем инициальный (3 года), эмбриозем дерновый (9 лет). В морфологическом отношении эти типы эмбриоземов имеют сходства и отличия. Сходны они в том, что имеют очень малую мощность почвенного профиля, не превышающую (до горизонта почвообразующей породы) 30–40 см, и слабую степень морфологической дифференциации минеральной части почвенного профиля на генетические горизонты. Различаются перечисленные типы эмбриоземов главным образом по степени выраженности биоаккумулятивных процессов, морфологии и генезису биогенных горизонтов, в частности органогенных. В инициальных эмбриоземах какие-либо органогенные горизонты отсутствуют; в органо-аккумулятивных – обязательно присутствует горизонт подстилки древесного или травянистого происхождения; в дерновых – подстилка может отсутствовать, но обязательно наличие дернины; в гумусово-аккумулятивных – всегда есть гумусово-аккумулятивный горизонт [2–4]. Характерной особенностью всех типов эмбриоземов можно считать формирование своеобразной зоны окисления в верхней части породы. Морфологически эта зона отличается от нижележащей более бурым цветом мелкозема.

Аналитические исследования фоновой почвы и эмбриоземов выполнены с использованием общепринятых в почвоведении методов. Определение содержания общего органического углерода ($C_{\text{общ}}$) и углерода лабильного органического вещества ($C_{\text{ЛОВ}}$) проведено методом Тюрина по ЦИНАО (ГОСТ 26213-91) [5] с фотометрическим окончанием на колориметре фотоэлектрическом концентрационном КФК-2 производства Загорского производственного объединения «ЗОМЗ» (Россия). При оценке процесса накопления и превращения органического вещества на техногенных почвах извлечение лабильного органического вещества (ЛОВ) проведено 0,1 н NaOH [6]. Для

определения углерода гуминовых кислот ($C_{ГК}$) в составе ЛОВ использован ускоренный пирофосфатный метод – извлечение ЛОВ проведено смесью пирофосфата натрия и гидроксида натрия [7]. Определение оптических свойств гуминовых кислот проведено согласно рекомендациям Д.С. Орлова [7]. Ферментативная активность определена по Ф.Х. Хазиеву [8].

Результаты исследования и обсуждение

Регулятором всех главнейших свойств почвы, ее устойчивости, обуславливающим водно-воздушный и питательный режимы растений, выступает гумус. Гумусовые компоненты стабилизируют многие почвенные процессы, поэтому изучение природы и свойств органического вещества в почвах исключительно важно для оценки их устойчивости к техногенному давлению. Учитывая современные подходы к изучению и оценке органического вещества почвы с точки зрения его мобильности, считается целесообразным разделить его на две большие группы: группу консервативных, устойчивых соединений и группу лабильных веществ [9].

Группа консервативных соединений объединяет те компоненты органического вещества почвы, которые характеризуют типовые показатели почв, формирующиеся в течение длительного времени и сохраняющиеся в вековых циклах. Это прежде всего зрелые гумусовые кислоты почвы, гуматы кальция, другие органоминеральные производные, гумин, частично лигнин и его производные. Они существуют в почве сотни и тысячи лет, слабо вовлекаются в минерализацию и обуславливают устойчивые свойства почвы, присущие ей типовые признаки. С содержанием, составом и свойствами этих веществ связаны окраска почв, тепловой режим, водно-физические характеристики, емкость поглощения, кислотно-основные свойства, буферность почв, потенциальные запасы элементов питания.

Консервативные вещества довольно устойчивы к минерализации, поэтому их роль как непосредственного источника питательных элементов для культурных растений очень незначительна; они определяют потенциальное плодородие почв. Лабильные органические вещества наименее устойчивы в биохимическом отношении, они относительно легко поддаются минерализации, участвуют в формировании водопрочной структуры, выполняют защитную функцию в отношении консервативного органического вещества, служат непосредственным и наиболее доступным источником питания растений и микроорганизмов и характеризуют эффективное плодородие почв. Ценность ЛОВ проявляется более отчетливо и заключается в том, что его содержание в почве легко регулировать путем внесения различных органических удобрений, тем самым управляя гумусовым состоянием почвы в целом [10].

Процесс накопления и превращения органического вещества на рассматриваемых фоновых и техногенно нарушенных при угледобыче почвах оце-

нивался содержанием углерода общего ($C_{\text{общ}}$) и углерода лабильного органического вещества ($C_{\text{ЛОВ}}$), извлекаемого 0,1н NaOH.

Зональные черноземы, представленные подтипом черноземов обыкновенных, наиболее распространенных в районе исследования и являющихся эталоном для техногенных почв, характеризуются достаточно высоким содержанием органического углерода в биогенно-аккумулятивном горизонте (табл. 1).

Таблица 1

Содержание и запасы углерода в черноземе обыкновенном Кузнецкой котловины

Генетический горизонт	Глубина, см	Гумус, %	$C_{\text{общ}}$, %	$C_{\text{ш/р}}$, %	$C_{\text{ш/р}}$, % от $C_{\text{общ}}$	Запасы углерода в слое 0–20 см, т/га
A	0–10	11,48	6,66	1,16	17,4	206,7
A	13–23	10,79	6,26	1,16	17,5	
AB	27–37	3,67	2,13	0,76	35,7	
B1к	50–60	1,39	0,81	–	–	
B2к	85–95	1,05	0,31	–	–	
BCк	106–116	0,57	0,33	–	–	
Ск	130–140	Нет	Нет	–	–	

Этот горизонт морфологически хорошо выражен, имеет значительную мощность, что позволяет классифицировать исследуемый обыкновенный чернозем как среднемощный и среднегумусный. В соответствии с градациями, предложенными Д.С. Орловым и Л.А. Гришиной [11], по запасам гумуса в слое 0–20 см исследованные фоновые почвы можно отнести к почвам, обладающим очень высокими запасами, что вполне сопоставимо с данными, полученными [12–14]. Профильное распределение гумуса – постепенно убывающее. $C_{\text{ЛОВ}}$ обнаружен только в трех верхних горизонтах, что, по всей вероятности, связано с тем, что в нижней части профиля происходит накопление гуматов кальция, которые очень плохо растворимы в воде при любых встречающихся в почве значениях pH [7]. Абсолютное содержание $C_{\text{ЛОВ}}$ с увеличением глубины почвенного профиля снижается. Однако если в 2 верхних горизонтах относительная доля $C_{\text{ЛОВ}}$ от $C_{\text{общ}}$ составляет 17,5%, то в горизонте AB эта величина возрастает почти в два раза, что обусловлено меньшим его использованием корнями растений.

Таким образом, специфика черноземов Кузнецкой котловины заключается в том, что по свойствам и морфологическому строению они отличны от черноземов западной окраины и центральной части Западно-Сибирской низменности. Если для черноземов, формирующихся на этих территориях, отмечаются повсеместно встречающиеся признаки реликтовой солонцеватости и осолодения, то химический состав и внешний облик черноземов возвышенной и сильно расчлененной восточной окраины Западно-Сибирской низменности и Кузнецкой котловины свидетельствует о значительном

влиянии на их формирование некогда преобладающих здесь лесных биогеоценозов, сменявшихся в последующем луговыми степями [15]. Именно по этим причинам черноземы Кемеровской области характеризуются повышенным гумусонакоплением, несколько большей мощностью прокрашенных гумусом горизонтов, а также хорошей оструктуренностью. Формирование их шло на незасоленных лессовидных карбонатных суглинках или на флювиогляциально-озерного происхождения слоистых, но не соленосных отложениях. В целом черноземы лесостепной зоны Кузнецкой котловины отличаются не только высоким общим содержанием гумуса, но и углерода лабильного органического вещества (табл. 1), что позволяет отнести их к потенциально плодородным почвам.

Почвообразовательный процесс, протекающий на отвалах вскрышных пород, характеризуется значительной пространственной изменчивостью по различным показателям химического состояния почв, прежде всего по углероду (табл. 2), что объясняется пестротой состава вскрышных пород, сложностью макро- и микрорельефа и характером восстановления растительного покрова.

Т а б л и ц а 2

Содержание и запасы углерода в эмбриоземах

Глубина взятия образца, см	C _{общ} , %	C _{лов} , %	C _{лов} , % от C _{общ}	Запасы углерода в слое 0–20 см, т/га
Угольный разрез «Виноградовский»				
Эмбриозем инициальный (возраст 1 год)				
0–10	1,70	0,07	4,12	71,40
10–20	2,50	0,09	3,60	
20–30	9,50	0,08	0,84	
Эмбриозем дерновый (возраст 15 лет)				
0–10	5,50	0,87	15,80	175,10
10–20	4,80	0,78	16,30	
20–30	4,00	0,75	18,80	
Угольный разрез «Сартаки»				
Эмбриозем инициальный (возраст 3 года)				
0–10	1,18	0,17	14,50	20,06
Эмбриозем дерновый (возраст 9 лет)				
0–10	2,51	0,59	23,60	82,96
10–20	2,37	0,50	21,50	

Материал отвалов угольных разрезов в той или иной степени обогащен углеродистым материалом, причем вмещающие породы в большинстве случаев содержат больше углистых частиц. По петрографическому составу основные вмещающие породы и их техногенный элювий, являющиеся субстратом для поселения живых организмов и формирования почв в техногенных экосистемах, представлены, по данным [16], алевролитами, аргиллитами; вскрышные породы – бурыми некарбонатными глинами и лессовидными

суглинками. Как указывается в работе [17], все это создает предпосылки для проявления асинхронности биологических и почвообразовательных процессов, что, в конечном счете, предопределяет высокую изменчивость аккумуляции углерода в различных типах эмбриоземов.

Как известно, на начальных этапах почвообразования фитоценоз и микробоценоз развиты недостаточно, поэтому процессы гумификации в таких почвах развиты слабо. В связи с этим инициальные техноземы характеризуются отсутствием типодиагностического горизонта и их морфологический профиль представлен только горизонтом С, т.е. почвообразующей породой [4]. Данные эмбриоземы в связи с малой развитостью профиля характеризуются самой максимальной степенью каменистости (92,4–94,6%).

В эмбриоземе инициальном угольного разреза «Виноградовский» не отмечено закономерного снижения по профилю содержания общего углерода. Самая высокая величина $C_{\text{общ}}$ и самое низкое относительное содержание $C_{\text{ЛОВ}}$ от $C_{\text{общ}}$ обнаружены на глубине 20–30 см. Это объясняется тем, что данный эмбриозем в основном представлен хаотичным набором минеральной и углистой составляющих с незначительным содержанием почвенного мелкозема (5,4–7,6%).

Особенностью дерновой стадии почвообразования техногенных экосистем является резкое преобладание в минеральном профиле процессов аккумуляции остатков растительной биомассы над процессами их разложения и гумификации, что приводит к дифференциации профиля и появлению типодиагностического дернового горизонта [4], в котором накапливаются значительные количества органического вещества. С увеличением возраста эмбриоземов мощность органогенного горизонта увеличивается, при этом происходит и возрастание содержания общего углерода (см. табл. 2).

Так, в дерновом эмбриоземе (возраст 15 лет) этого же угольного разреза, по сравнению с инициальными, отмечено значительное возрастание общего углерода, а также закономерное снижение его величины по профилю, характерное для сформированной почвы. Можно полагать, что к этому возрасту в верхних горизонтах произошло накопление $C_{\text{общ}}$ за счет деструкции органического растительного материала. Наблюдается увеличение относительного содержания $C_{\text{ЛОВ}}$ от $C_{\text{общ}}$, приближающегося к таковому зональных почв. Аналогичная закономерность в содержании и распределении общего органического углерода и углерода лабильного органического вещества наблюдается и для эмбриоземов различного возраста угольного разреза «Сартаки (см. табл. 2).

Анализ данных свидетельствует о том, что в благоприятных биоклиматических и почвенно-экологических условиях Кузнецкой лесостепи процессы аккумуляции гумуса протекают достаточно интенсивно. И, тем не менее, более чем за 15 лет формирования и развития эмбриоземов запасы органического вещества не достигли уровня зональной почвы.

Для понимания закономерностей изменения состава органического вещества в нарушенных при угледобыче почвах совершенно не достаточно сведений о процессах накопления общего углерода и углерода лабильного

органического вещества. Необходимы исследования по определению качественного состава органического вещества, содержания в составе лабильных гумусовых веществ гуминовых кислот, их оптических характеристик, позволяющих установить степень сформированности гуминовых кислот.

Для оценки результатов эксперимента по восстановлению почв нарушенных экосистем определено содержание различных групп органических веществ не только зональной (фоновой) почвы – чернозема обыкновенного, но и различных типов эмбриоземов. В частности, было выявлено, что преобладающими группами в составе органического вещества черноземов обыкновенных являются легкоокисляемая (49%) и среднеокисляемая (33%) группы. Можно считать, что именно эти показатели характеризуют сформировавшуюся систему гумусовых веществ зональной почвы.

Содержание отдельных групп в составе органического вещества нарушенных при угледобыче почв в значительной степени зависит от возраста эмбриоземов. Выявлено, что во всех исследованных образцах инициальных эмбриоземов по содержанию углерода в легко- и трудноокисляемой группах органического вещества получены результаты, близкие к таковым зональных почв. И только на более поздних этапах развития техногенных почв (возраст 9, 15 лет) в дерновых эмбриоземах, по сравнению с фоновыми почвами, в 1,3 раза снижается содержание углерода в легкоокисляемой группе и в 1,8 раза возрастает в трудноокисляемой.

Сопоставление состава органического вещества зональной почвы и нарушенных в результате угледобычи почв свидетельствует о том, что среднеокисляемая группа органических веществ является наиболее стабильной, обеспечивающей устойчивое равновесное состояние почвы, а процессы трансформации органического вещества затрагивают легко- и трудноокисляемую группы. Это можно объяснить тем, что если в начальный период формирования техноземов продукты распада органического материала вовлекаются в процессы гумификации и образование лабильных гумусоподобных соединений, то в последующем усиливается гумификация органических соединений, входящих в группу трудноокисляемых. Подобные закономерности отмечены и в работе [18].

Для исследуемых образцов техноземов угольных разрезов определено содержание углерода гуминовых кислот в составе ЛОВ. Для их определения использовали пирофосфатную вытяжку ($0,1 \text{ M Na}_4\text{P}_2\text{O}_7 \times 10\text{H}_2\text{O} + 0,1 \text{ n NaOH}$, при $\text{pH} = 13$), которая, в отличие от щелочной ($0,1 \text{ n NaOH}$), позволяет более полно извлекать ЛОВ и при определении в этой вытяжке гуминовых кислот не требуется предварительного их декальцинирования. Результаты эксперимента (табл. 3) свидетельствуют о том, что с увеличением возраста эмбриоземов происходит значительное увеличение содержания не только $\text{C}_{\text{ЛОВ}}$, но и углерода гуминовых кислот ($\text{C}_{\text{гк}}$) в составе лабильного органического вещества, что характерно для эмбриоземов обоих рассматриваемых угольных разрезов.

Таблица 3

Влияние возраста эмбриоземов на процесс накопления органического вещества и оптические свойства гуминовых кислот

$C_{\text{ЛОВ}}, \%$	$C_{\text{гк}} \text{ в ЛОВ}, \%$	$C_{\text{общ}}, \%$	$C_{\text{гк}} \text{ от } C_{\text{общ}}, \%$	$A = E_{465}/E_{650}$
Зональная почва				
2,750	1,567	6,66	23,5	2,34
Угольный разрез «Виноградовский»				
Эмбриозем инициальный (возраст 1 год)				
0,160	0,061	1,70	3,6	3,57
Эмбриозем дерновый (возраст 15 лет)				
2,122	1,277	5,50	23,2	2,86
Угольный разрез «Сартаки»				
Эмбриозем инициальный (возраст 3 года)				
0,147	0,073	1,18	6,27	4,06
Эмбриозем дерновый (возраст 9 лет)				
1,053	0,620	2,51	24,7	3,54

В соответствии с величинами коэффициента цветности (A), характеризующего степень конденсированности гуминовых кислот, можно сделать следующее заключение: более сложную структуру с более высокой степенью конденсированности имеют гуминовые кислоты зональной почвы (табл. 3). Для гуминовых кислот техноземов угольного разреза «Сартаки» самый высокий коэффициент цветности отмечен у гуминовых кислот инициального эмбриозема 3-летнего возраста, что указывает на более низкую степень их конденсированности и обогащенности ароматическими фрагментами. При увеличении возраста техноземов коэффициент A снижается, что свидетельствует о возрастании степени сформированности гуминовой кислоты благодаря накоплению и преобразованию с течением времени органического растительного материала, приводящих к образованию более сложных органических структур.

Для сравнительной характеристики гуминовых кислот рассматриваемых техногенных почв и определения степени их сформированности проведен анализ гуминовых кислот по электронным спектрам поглощения в ультрафиолетовой и видимой областях спектра (рис. 1, 2).

Электронные спектры поглощения гуминовых кислот, выделенных из всех рассматриваемых образцов, имеют сходный характер и представляют собой пологие кривые без видимых максимумов поглощения. В пределах ультрафиолетовой и видимой областей спектра оптическая плотность гуминовых кислот уменьшается в направлении от зональной фоновой почвы к дерновым эмбриоземам. Самая низкая оптическая плотность в измеряемой области спектра отмечена в инициальных эмбриоземах.

Можно сделать предположение о том, что в направлении от зональной почвы к эмбриоземам инициальным уменьшается вклад ароматических структур в построение молекул гуминовых кислот. Коэффициент цветности для рассматриваемых гуминовых кислот хорошо согласуется со спектрофотометрическими кривыми: чем выше располагается спектро-

фотометрическая кривая гуминовой кислоты, тем ниже коэффициент ее цветности.

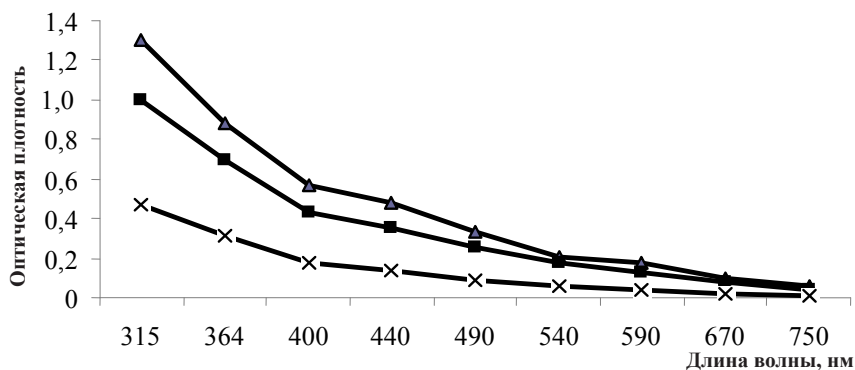


Рис. 1. Спектротрические кривые гуминовых кислот эмбриоземов угольного разреза «Сартаки»: —▲— — фоновая почва; —■— — эмбриозем инициальный (возраст 3 года); —Х— — эмбриозем дерновый (возраст 9 лет)

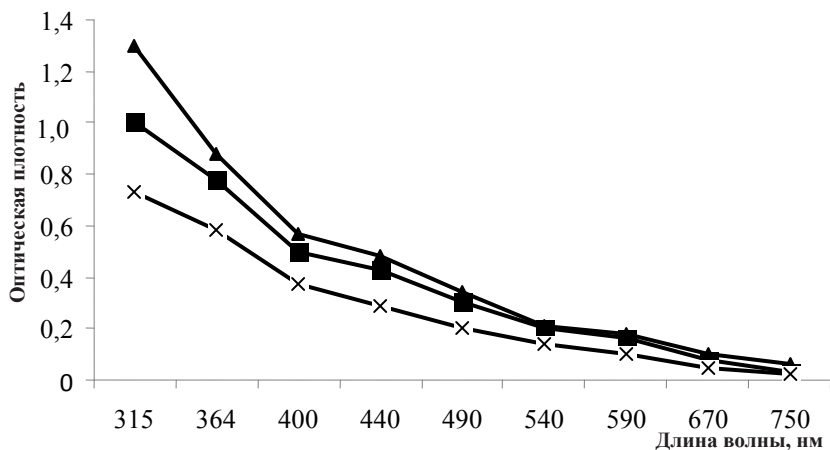


Рис. 2. Спектротрические кривые гуминовых кислот эмбриоземов угольного разреза «Виноградовский»: —▲— — фоновая почва; —■— — эмбриозем инициальный (возраст 1 год); —Х— — эмбриозем дерновый (возраст 15 лет)

Таким образом, по мере увеличения возраста эмбриоземов степень сформированности гуминовых кислот возрастает, о чем свидетельствуют более высокая их оптическая плотность в измеряемом интервале длин волн и более низкий коэффициент цветности в дерновых эмбриоземах (см. рис. 1, 2; табл. 3).

Почвообразовательный процесс протекает при участии ферментов, увеличивающих скорость биохимических реакций. Активность ферментов

можно широко использовать для биодиагностики и индикации почв: с ее помощью можно выявить особенности биохимических процессов почвообразования, оценить биологическую активность и плодородие почв. Исследованиями [19–20] установлено, что в процессе почвообразования в каждом типе почв создаются определенный уровень и соотношение активности ферментов, что определяет интенсивность и направленность почвенных биохимических процессов. Известно, что в техногенных ландшафтах накопление и трансформация органического вещества являются наиболее значимыми проявлениями инициального почвообразования, и эти процессы также протекают при участии ферментов, среди которых важное место принадлежит окислительно-восстановительным. В табл. 4 представлена активность оксидоредуктаз техногенных почв различного возраста рассматриваемых угольных разрезов.

Т а б л и ц а 4

Активность оксидоредуктаз в рассматриваемых эмбриоземах

Глубина взятия образцов, см	Каталаза, мл O ₂	Дегидрогеназа, мг ТТФ/10 г за сутки	Полифенолоксидаза, мг 1,4 – п – бензохинон / 10 г за 30 мин	Пероксидаза, мг 1,4 – п – бензохинона / 10 г за 30 мин
Угольный разрез «Виноградовский»				
Эмбриозём инициальный (возраст 1 год)				
0–10	3,15	0,00	0,45	5,51
10–20	1,85	0,16	0,33	7,99
20–30	1,25	0,12	0,00	5,28
Эмбриозем дерновый (возраст 15 лет)				
0–10	3,20	12,60	0,48	2,80
10–20	3,25	15,27	0,35	1,96
20–30	2,60	11,58	0,25	5,00
Угольный разрез «Сартаки»				
Эмбриозем инициальный (возраст 3 года)				
0–10	2,20	0,35	0,37	6,60
Эмбриозем дерновый (возраст 9 лет)				
0–10	2,15	33,11	0,17	2,30
10–20	1,70	24,62	0,00	2,07

Каталазная активность почв является показателем функциональной активности микрофлоры в различных экологических условиях. Как следует из табл. 4, эмбриоземы угольного разреза «Виноградовский», как инициальный, так и дерновый, в слое 0–10 см имеют близкие величины каталазной активности, однако в распределении этих величин имеются существенные различия. Так, если в дерновых эмбриоземах в профиле наблюдается постепенное уменьшение, то в инициальных эмбриоземах в нижерасположенных горизонтах (10–20 и 20–30 см) – достаточно резкое ее снижение в 1,7 и 2,5 раза соответственно. Эмбриоземы угольного разреза «Сартаки» в целом имеют более низкую каталазную активность по сравнению с эмбриоземами угольного разреза «Виноградовский», однако и в них

довольно отчетливо прослеживается общая тенденция – снижение каталазной активности в нижележащих горизонтах.

В соответствии со шкалой Д.Г. Звягинцева [21] оценки степени обогащенности почв некоторыми ферментами дегидрогеназная активность инициальных эмбриоземов находится на очень низком уровне. Это обусловлено тем, что основным источником ферментов, поступающих в почву, являются растительные остатки, а также ферменты эпифитной микрофлоры. Специфической особенностью инициального почвообразования является характерное для данной фазы присутствие незначительного по массе органического субстрата дегидрирования, преимущественно углеводов и органических кислот, что обуславливает заторможенность биохимических процессов, связанных с дегидрированием органического вещества. В последующие годы в процессе накопления растительных остатков и их трансформации произошло формирование пула ферментов и субстратов для них, что привело к значительному росту дегидрогеназной активности, что наблюдается в дерновых эмбриоземах. Высокий уровень дегидрогеназной активности сохраняется в дерновых эмбриоземах 9- и 15-летнего возраста.

Фермент полифенолоксидаза в настоящее время является объектом особого внимания исследователей в связи с тем, что его роль в процессах гумификации органического вещества в почве несомненна [21]. Максимальная величина активности полифенолоксидазы отмечается в верхнем 10-сантиметровом слое всех рассматриваемых эмбриоземов с резким снижением в нижележащих горизонтах. В рассматриваемых эмбриоземах угольного разреза «Сартаки» полифенолоксидазная активность оказалась ниже, чем в случае эмбриоземов Виноградовского угольного разреза. В динамике пероксидазной активности в зависимости от возраста эмбриоземов наблюдаются следующие закономерности: наиболее высокая ее активность характерна для техногенных почв, находящихся на инициальной стадии формирования; по мере увеличения возраста эмбриоземов пероксидазная активность снижается.

Таким образом, в результате проведенных исследований выявлены определенные закономерности изменения ферментативной активности разновозрастных эмбриоземов. Отчетливо прослеживаются увеличение ферментативной активности в направлении от инициальных эмбриоземов к дерновым и накопление значительного содержания органического углерода и углерода лабильного органического вещества, которое относительно легко поддается минерализации. Однако характер трансформации органических веществ и выраженность гумусово-аккумулятивных процессов даже на поздних стадиях развития техноземов отличаются от таковых зональных почв, хотя к этому возрасту исследуемые эмбриоземы по содержанию некоторых ферментов и лабильного углерода приближаются к фоновым почвам.

Выводы

На ранних этапах развития эмбриоземов содержание общего углерода и углерода лабильного органического вещества определяется главным образом литогенными свойствами пород, слагающих угольные отвалы техногенных ландшафтов.

Установлено, что в условиях лесостепной зоны Кузнецкой котловины по мере увеличения возраста эмбриоземов возрастает содержание общего углерода, углерода лабильного органического вещества, а также углерода гуминовых кислот.

Исследование оптических свойств гуминовых кислот показало, что в ходе эволюции эмбриоземов в направлении от инициальных эмбриоземов к дерновым, благодаря накоплению и преобразованию растительного материала, возрастает степень их сформированности, усиливается их биохимическая активность, т.е. нарушенная в процессе угледобычи почва стремится к самовосстановлению.

Результаты динамики накопления и превращения органического вещества в изученных эмбриоземах могут быть использованы как показатели эффективности рекультивации техногенно нарушенных почв.

Литература

1. Глебова О.И. Биогеографические исследования сингенетичности почв и растительности техногенных ландшафтов // Природа и экономика Кузбасса. 2004. Вып. 9, т. 2. С. 2–9.
2. Почвообразование в антропогенных условиях. Свердловск : Изд-во Урал. гос. ун-та, 1981. 143 с.
3. Герасимова М.И., Можарова Н.В. Антропогенные почвы: генезис, география, рекультивация. Смоленск : Ойкумена, 2003. 268 с.
4. Андроханов Е.Д., Куляпина В.М., Курачев В.М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. 151 с.
5. ГОСТ 26213-91 «Почва. Методы определения органического вещества». С. 1–6.
6. Александрова Л.Н. Органическое вещество почвы и процессы трансформации. Л. : Наука, 1980. 510 с.
7. Орлов Д.С., Гришина Л.А. Практикум по химии гумуса. М. : Изд-во МГУ, 1981. 271 с.
8. Хазиев Ф.Х. Ферментативная активность почв. М. : Наука, 1976. 179 с.
9. Орлов Д.С. Органическое вещество почвы и органические удобрения. М. : Изд-во МГУ, 1985. 98 с.
10. Мамонтов В.Г., Афанасьев Р.А. К вопросу о лабильном органическом веществе почв // Плодородие. 2008. № 2. С. 20–22.
11. Орлов Д.С. Химия почв : учеб. М. : Изд-во МГУ, 1992. 400 с.
12. Трофимов С.С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск : Наука, 1975. 299 с.
13. Клёнов Б.М. Гумус почв Западной Сибири. М. : Наука, 1981. 142 с.
14. Середина В.П., Андроханов В.А., Алексеенко Т.П. и др. Экологические аспекты биологической рекультивации техногенных экосистем Кузбасса // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 2(3). С. 61–71.

15. *Агрохимическая характеристика почв СССР. Районы Западной Сибири* / АН СССР: Почвенный институт им. В.В. Докучаева. М. : Наука, 1968. 382 с.
16. *Попов В.М., Рагим-Заде Ф.К., Трофимов С.С.* Классификация вскрышных пород Кузбасса по пригодности для биологической рекультивации // *Рекультивация в Сибири и на Урале*. Новосибирск : Наука, 1970. С. 25–41.
17. *Андроханов Е.Д., Курачев В.М.* Почвенно-экологическое состояние техногенных ландшафтов: динамика и оценка. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2010. 224 с.
18. *Ермаков Е.И., Аникина Л.М., Орлова Н.Е.* Накопление и трансформация органического вещества в корнеобитаемых средах // *Вестник Российской Академии сельскохозяйственных наук*. 1996. № 1. С. 45–48.
19. *Хазиев Ф.Х.* Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М. : Наука, 1982. 202 с.
20. *Евдокимова Г.Л., Калмыкова В.В.* Биологическая активность рекультивированных промышленных отвалов в условиях северной тайги // *Агрохимия*. 2008. № 1. С. 63–67.
21. *Щербакова Т.А.* Ферментативная активность почв и трансформация органического вещества. Минск : Наука и техника, 1983. 222 с.

Поступила в редакцию 27.05.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 1 (17). P. 18–31

doi: 10.17223/19988591/17/2

**Valentina P. Seredina¹, Tatyana P. Alekseeva², Lidiya N. Sysoeva²,
Nina M. Trunova², Tatyana I. Burmistrova²**

¹*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

²*Siberian Research Institute of Agriculture and Peat of the Russian Academy
of Agricultural Sciences, Tomsk, Russia*

ORGANIC MATTER FORMATION PROCESSES RESEARCH IN LANDS DAMAGED AFTER MINING OPERATION

Organic matter, first of all humic acids serve different function, that first of all regulate resistant functioning of soils and biosphere ecosystems. When making biological recultivation of anthropogenic soils, it is necessary to know the features of transformation of soil organic matter, that emerge in specific soil and lithological conditions. In this paper the results of background and anthropogenic soils of Kuzbass's organic matter research are presented.

Zonal chernozems of Kuznetsk Basin's forest-steppe zone differ not only by higher humus content, but also by content of labile organic matters carbon. These features allowed to attribute these soils to potentially rich rocks. Soil-building process, that progress at the overburden monton is characterized by great space variability according to different indicators of chemical state of soils. First of all, this process is characterized by carbon. This is explained by different contents of over burdens, complication of macro- and microrelief and the manner of revegetation.

It was revealed, that the content of total carbon and labile carbon of organic matter in initial embriozeme is determined by lithogenical rock's features composing coal dump of anthropogenic landscape. It was ascertained in the condition of the Kuznetsk kettle's forest-steppe zone, when the age of embriozeme increases, the contents of total carbon, labile carbon of organic matter and carbon of humic acids increases as well. The research of humic acid's optical properties showed that in the course of evolution

of anthropogenic soil from initial embriozeme to sod the extent of generating increases due to accumulation and transformation of vegetable staff.

In the result of the research the alteration regularities of different age embriozems enzyme activities were established. The increase in enzymes activity from initial embriozeme to turfu embriozeme and accumulation of organic carbon and carbon of labile organic matter were distinctly traced. Thus, while the age of embriozemes is increasing, its biological activity is distinctly traced, that is soils damaged after mining operation tend to self-repair. The nature of organic matter transformation and the intensity of humus-accumulative processes, even on the last stage of anthropogenic soil development is different from such zonal soils. Though turfy embriozemes become closer to background soils, according to the contents of some ferments and labile carbon. The results of researching the dynamics of accumulation and transformation of organic matter in the examined soils can be used as a factor of efficiency for recultivating anthropogenic-disturbing soils.

Key words: background soils; Kuznetsk Basin; coal mining; embriozeme; organic carbon; recultivation.

Received May 27, 2011

БОТАНИКА

УДК 581.44

doi: 10.17223/19988591/17/3

И.А. Журавлева, Ю.А. Бобров

Вятский государственный гуманитарный университет (г. Киров)

СТРУКТУРА МОНОКАРПИЧЕСКИХ ПОБЕГОВ ПОЛУКУСТАРНИКА *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae)

Дана морфологическая и систематическая характеристика *Solanum dulcamara* L. Показано сезонное развитие побеговой оси *S. dulcamara*. Выделено три типа монокарпических побегов, входящих в состав симподиально нарастающей оси: побег n -го порядка, развивающийся из почки регулярного возобновления, побеги $n+1$ и последующих порядков ветвления, развивающиеся из пазушных почек на приростах этого года, и побеги последнего порядка ветвления, развивающиеся из верхней пазушной почки на последнем приросте этого года. Изучен полный онтогенез монокарпических побегов. Исходя из представлений W. Troll (1964), в составе данных монокарпических побегов определен ряд структурно-функциональных зон: у побега n -го порядка ветвления выделено пять структурно-функциональных зон, у побегов $n+1$ и последующих порядков ветвления – три структурно-функциональные зоны, у побегов последнего порядка ветвления – две структурно-функциональные зоны. Выяснено, что монокарпические побеги *S. dulcamara* отличаются числом метамеров, числом и длительностью фаз полного онтогенеза побега и структурно-функциональным зонированием.

Ключевые слова: *Solanum dulcamara*; Solanaceae; симподиальная ось; монокарпический побег; сезонное развитие; полный онтогенез побега; структурно-функциональное зонирование.

Введение

Биоморфология как самостоятельная область знаний, сформировавшаяся на стыке морфологии, экологии, систематики, биологии развития и эволюционного учения [1–4], развивается в русле решения проблем, сформулированных И.Г. Серебряковым в его основных работах [5–7]. Одной из важнейших задач является изучение побегообразования и структуры побегов.

Структурной единицей растений с симподиальным нарастанием является монокарпический побег [5], завершающийся верхушечным цветком или соцветием. Важный вклад в исследования структуры побегов типичных травянистых растений внес W. Troll [8], предложивший концепцию структурно-функциональных зон – возобновления, торможения, обогащения и главного соцветия. Это предложение было высоко оценено морфологами, поскольку «данные о зонально-функциональной структуре побегов могут быть полез-

ны для установления корреляции: структуры и ритмики развития побегов, структуры и темпов роста побегов и для выявления степени сформированности зимующих почек» [9].

Идеи W. Troll были подхвачены и развиты отечественными ботаниками. Л.С. Мусина [10, 11] сформулировала представление о нижней зоне торможения. Т.И. Серебрякова с соавт. [12, 13] описали зоны розеточно-моноподиальных трав и ввели термин «формула», с помощью которой можно представить полный ряд структурно-функциональных зон. В дальнейшем эти работы дополнили И.В. Борисова и Т.А. Попова [9], которые выделили верхнюю и среднюю зоны торможения, описали несколько типов схем структурно-функционального зонирования растений с симподиальным типом нарастания побегов, монокарпических многолетних растений и растений с моноподиальным типом нарастания побегов. Н.П. Савиных [14, 15] охарактеризовала зону ложнотерминального интеркалярного соцветия и скрытогенеративную зону у побегов вероник. Позже эти представления были перенесены на древесные растения [16, 17], в первую очередь на кустарники и кустарнички.

Таким образом, к настоящему времени можно выделить следующие основные структурно-функциональные зоны, позволяющие охарактеризовать структуру побегов практически любых растений (от базальной к апикальной части):

1. Нижняя зона торможения (НЗТ) – базальный участок побега со спящими почками, служащий для вегетативного разрастания и запасания питательных веществ.

2. Зона возобновления (ЗВ) – нижний участок побега с почками возобновления, из которых развиваются побеги следующего порядка.

3. Средняя зона торможения (СЗТ) – участок побега, расположенный между зоной возобновления и зоной обогащения, характеризующийся отсутствием или недоразвитием пазушных почек и выполняющий только функцию фотосинтеза.

4. Зона обогащения (ЗО) – участок побега, из пазушных почек которого развиваются вегетативные или генеративные побеги второго и более высоких порядков при ветвлении последних; выполняет функцию фотосинтеза и репродукции.

5. Верхняя зона торможения (ВЗТ) – верхний участок побега, расположенный между зоной обогащения и главным соцветием, характеризующийся отсутствием или недоразвитием пазушных почек и выполняющий функцию выноса главного соцветия.

6. Зона главного соцветия (ГС) – апикальный участок побега, служащий для семенного размножения.

Данное исследование посвящено рассмотрению функционально-зональной структуры монокарпических побегов *Solanum dulcamara* L. (паслен сладко-горький), занимающего, по нашему мнению, промежуточное поло-

жение между типичными древесными и типичными травянистыми растениями рода.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – паслен сладко-горький – наземный лежащий вегетативно-подвижный явнополицентрический поликарпический длиннокорневищный полукустарник с симподиально нарастающими одревесневающими осями из серии монокарпических побегов, акросимподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования, нормальной полной морфологической дезинтеграцией. Листья цельные или рассеченные, яйцевидной или ланцетной формы. Цветки от белых до лиловых; плод – ярко-красная яйцевидная ягода. Вид относится к семейству *Solanaceae* Juss., А.И. Пояркова [18] включает вид в секцию *Dulcamara* (Dun.) Bitter подрода *Solanum*.

Естественный ареал вида охватывает всю Европу и часть Западной Сибири; как заносное растение встречается в Предкавказье, Средней Азии и Северной Америке, где местами натурализовалось [18].

Широкая экологическая валентность вида, определенная по шкалам Д.Н. Цыганова [19] (континентальность климата (K_n) = 0,73; освещенность – затенение (L_c) = 0,89; кислотность почв (R_c) = 0,85; термоклиматическая шкала (T_m) = 0,47; омброклиматическая шкала (O_m) = 0,53; криоклиматическая шкала (C_r) = 0,47; увлажнение почв (H_d) = 0,48; богатство почв азотом (N_t) = 0,46; солевой режим (T_r) = 0,37; индекс толерантности (I_l) = 0,58), обеспечивает высокий полиморфизм вида, что проявляется в высокой вариабельности как отдельных структур, так и жизненной формы в целом.

Растение представлено рядом экобиоморф, под которыми мы понимаем экологически обусловленные жизненные формы, отличающиеся габитуальными и ритмологическими признаками, – полукустарник, лиана и стланник. Настоящее сообщение посвящено полукустарнику как наземной экобиоморфе *S. dulcamara*.

Исследование основано на материалах собственных сборов на территории Кировской (2009–2010 г.) и Ярославской (2010 г.) областей, а также фондах гербарной коллекции Вятского государственного гуманитарного университета (ВятГГУ, г. Киров) и гербариев Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (ЛЕ, БИН, г. Санкт-Петербург), Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА, ГБС, г. Москва), Института биологии Коми НЦ УрО РАН (СЫКО, ИБК, г. Сыктывкар), Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИВВ, ИБВВ, пос. Борок Ярославской области), Томского государственного университета (ТГУ, ТГУ, г. Томск), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (НС, NSK, ЦСБС, г. Новосибирск), Московского государственного университета (МГУ, МГУ, г. Москва), Московского педагогического государственного университета (МОСП, МПГУ, г. Москва) и Сыктывкарского государственного университе-

та (СЫКТ, СыкГУ, г. Сыктывкар). Всего просмотрено более 3 тыс. побегов и побеговых систем.

Структура монокарпических побегов *S. dulcamara* изучена сравнительно-морфологическим методом [5, 20 и др.]. Морфогенез побега (полный онтогенез побега по терминологии И.Г. Серебрякова, [5]) описан по стандартным методикам [5, 21] с последующими дополнениями [22, 23]. Структурно-функциональные зоны побегов определены исходя из представлений W. Troll [8] с последующими дополнениями [9–14].

Результаты исследования и обсуждение

Целостное растение состоит из совокупности симподиальных осей, образованных монокарпическими моноциклическими побегами. В целом это симподий, ветвящийся до 4–5-го порядка.

Каждая побеговая ось *S. dulcamara* проходит несколько этапов в процессе сезонного развития. У растения зимует только базальная часть побега с почками регулярного возобновления (рис. 1, а). К началу лета почки трогаются в рост, развиваются первые 2 метамера с листьями низовой формации – катафиллами (рис. 1, б), затем – метамеры, несущие листья переходного типа от листьев низовой к листьям срединной формации (рис. 1, в) – паракатафиллы (терм.: Н.В. Шилова [24]), далее – метамеры с листьями срединной формации.

Весь побег состоит из 9–14 метамеров с удлинёнными междоузлиями и терминальным соцветием (рис. 1, г). При зацветании побега начинает разветвляться его верхняя пазушная почка (рис. 1, д) и акросимподиально формируется побег второго порядка ветвления. Развиваясь, он сдвигает терминальное соцветие в боковое положение. Побеговая система под своей тяжестью полегает основанием, однако верхушка продолжает ортотропное нарастание (рис. 1, е). Одновременно с цветением трогаются в рост его верхняя пазушная почка. Побег первого порядка продолжает полегать, а на его стебле образуются узловые и внеузловые придаточные корни (рис. 1, ж). Побег третьего порядка также смещает соцветие побега второго порядка в боковое положение (рис. 1, з). Зацветание этого побега вызывает развитие его верхней пазушной почки. К этому времени происходит образование плодов у побегов первого и второго порядков ветвления (рис. 1, и). Побег четвертого порядка, как и все предыдущие побеги, сдвигает терминальное соцветие побега третьего порядка в боковое положение (рис. 1, к). У последнего побега при зацветании трогаются в рост все пазушные почки. Из них образуются силлептические вегетативные побеги. Осенью симподиальная ось полностью сформирована (рис. 1, л). В конце вегетационного периода большая ее часть отмирает, остается лишь одревесневшая часть побега первого порядка ветвления с почками регулярного возобновления. В таком состоянии *S. dulcamara* зимует (рис. 1, м).

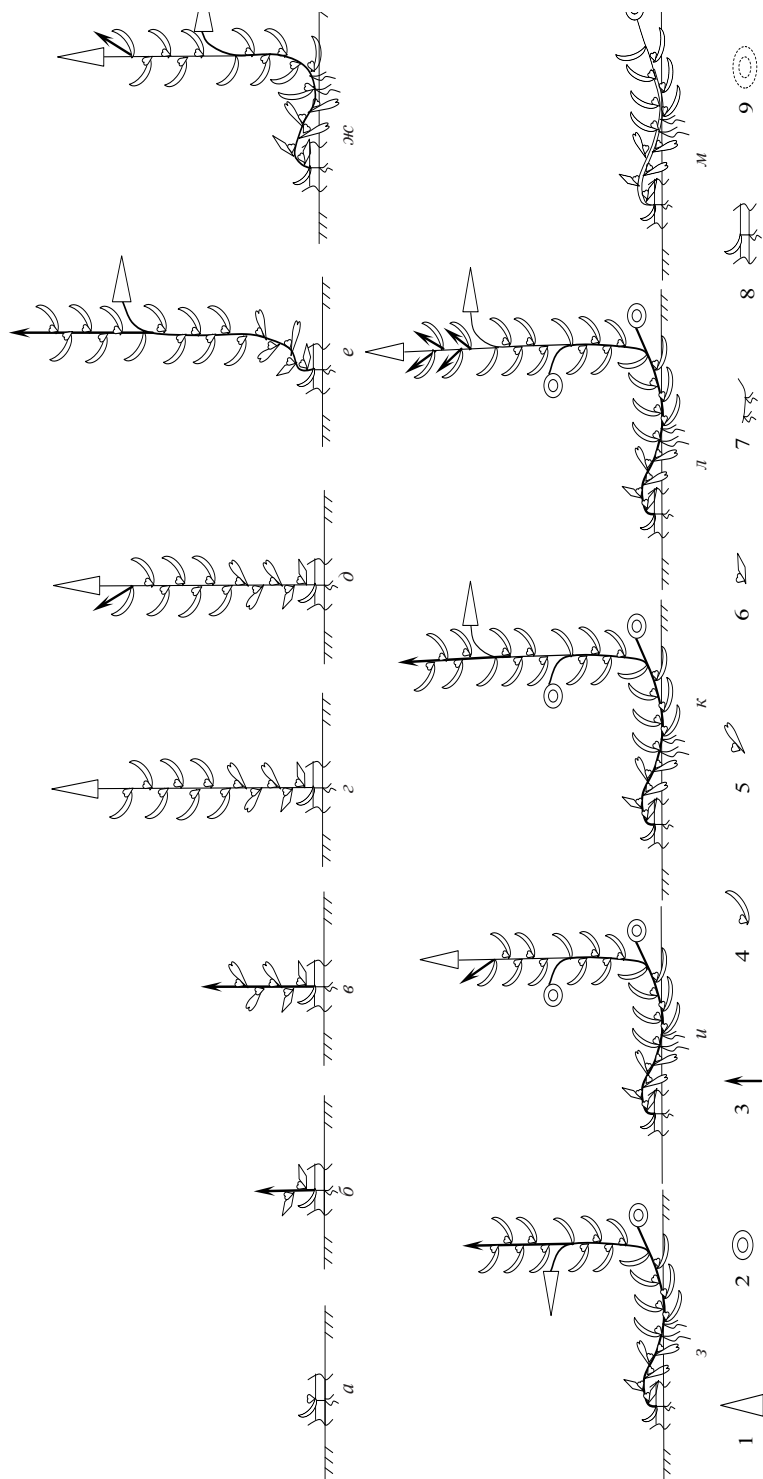


Рис. 1. Сезонное развитие симподиальной оси *Solanum dulcamara* L.: а–м – периоды сезонного развития симподиальной оси: а–д – весенний; е–к – летний; л – осенний; м – зимний. 1 – соцветие; 2 – плоды; 3 – растущий однолетний побег; 4 – лист срединной формации с пазушной почкой; 5 – паракатафилл с пазушной почкой; 6 – катафилл с пазушной почкой; 7 – участок однолетнего побега с придаточными корнями; 8 – участок многолетнего побега: узел с отмершим листом и придаточными корнями; 9 – опавшие плоды; 10 – уровень почвы; 11 – уровень снега

Анализ сезонного развития побеговой оси *S. dulcamara* позволил нам выделить три типа монокарпических побегов:

1) побеги, развивающиеся из почек регулярного возобновления (побеги условно 1-го порядка ветвления);

2) побеги, развивающиеся из пазушных почек на приросте этого года (побеги 2–4-го порядков ветвления);

3) побеги, развивающиеся из верхней пазушной почки на последнем приросте этого года (побеги последнего порядка ветвления – 4 или 5).

Структура монокарпических побегов различна.

Монокарпические побеги первого типа состоят из 9–14 метамеров с удлиненными междоузлиями, узлами с листьями и почками. Заканчиваются такие побеги терминальным соцветием – абрактеозным многоярусным неравнобоким завиткообразным дихазием. Мы выделяем у них 4 фазы морфогенеза.

1. Фаза почки. Длительность 11–12 месяцев. Пазушная почка закладывается в конце весны прошлого года и реализуется весной следующего. Почка открытая, сохраняется в зимний период благодаря приземному расположению и снежному покрову.

2. Фаза вегетативного ассимилирующего побега. Длительность 1–2 месяца. В это время развиваются метамеры с катафиллами, паракатафиллами и листьями срединной формации. Побег нарастает ортотропно и выполняет функцию образования и накопления питательных веществ.

3. Фаза вегетативно-генеративного побега. Длительность около 4 месяцев. В конце весны закладывается терминальное соцветие, побег переходит к цветению и формированию плодов. Он полегает, образуются узловые и внеузловые придаточные корни. Плоды полностью созревают к концу лета.

4. Фаза вторичной деятельности.

4.1. Подфаза вторичного вегетативного ассимилирующего побега. Длительность около 2 месяцев. В конце лета завершается формирование плодов, побег выполняет функцию ассимиляции, поставки минеральных веществ и воды за счет деятельности придаточных корней и опорную функцию для побегов последующих порядков ветвления.

4.2. Подфаза надземного резиды. Длительность от нескольких месяцев до 2–3 и более лет в зависимости от степени подвижности субстрата. К концу осени листья опадают. В течение зимы отмирает большая часть побега. Базальный участок с почками регулярного возобновления сохраняется под снежным покровом до весны в составе надземной части корневища. Весной почки трогаются в рост, формируются новые симподиальные системы. Резид при этом выполняет функцию закрепления, опоры и снабжения боковых побегов минеральными веществами и водой.

4.3. Подфаза подземного резиды. Длительность несколько десятков лет. Постепенно резид засыпается субстратом и входит в состав подземной части корневища. Он продолжает выполнять функцию поставки минеральных

веществ и воды. Эти участки разрушаются спустя 6–7 лет, что приводит к вегетативному размножению особи.

Структурно-функциональные зоны этого типа монокарпических побегов следующие (рис. 2, а):

- нижняя зона торможения (1–2 метамера, в узлах которых находятся кататиллы и паракататиллы);
- зона возобновления (5–7 метамеров, почки которых развиваются на следующий год, в узлах расположены паракататиллы и листья срединной формации);
- средняя зона торможения (1–2 метамера с листьями срединной формации, пазушные почки которых не трогаются в рост);
- зона обогащения (1–2 метамера с листьями срединной формации, из пазушных почек которых развиваются побеги обогащения);
- зона главного соцветия.

Формула: НЗТ–ЗВ–СЗТ–ЗО–ГС.

Монокарпические побеги второго типа силлептические (иногда – пролептические). Они состоят из 5–7 метамеров с удлинёнными междоузлиями, узлами с листьями срединной формации и почками. Эти побеги не полегают, а в конце вегетационного периода отмирают полностью. Мы выделяем 4 фазы морфогенеза.

1. Фаза почки. Инициальная силлептическая пазушная почка закладывается в конце фазы вегетативного побега предыдущего порядка ветвления. Она входит в состав верхнего метамера побега с листом срединной формации.

2. Фаза вегетативного ассимилирующего побега. Длительность около 1 месяца. В конце весны пазушная почка трогается в рост, формируются 5–7 метамеров, несущие в узлах листья срединной формации и почки. Побег нарастает ортотропно и выполняет функцию образования и накопления питательных веществ.

3. Фаза вегетативно-генеративного побега. Длительность около 4 месяцев. На побеге закладывается терминальное соцветие, он зацветает, затем переходит к плодоношению. Плоды развиваются до середины осени, затем опадают.

4. Фаза вторичной деятельности. Длительность от 1 до 1,5 месяцев. В конце осени плоды полностью опадают, в то время как побег продолжает выполнять функцию ассимиляции и опоры для побегов последующих порядков ветвления. К началу зимы побег отмирает полностью. В целом эта фаза соответствует подфазе вторичного вегетативного ассимилирующего побега.

В структуре этих монокарпических побегов мы выделяем следующие структурно-функциональные зоны (рис. 2, б):

- зона торможения (4–6 метамеров побега, почки которых не трогаются в рост);

– зона обогащения (1–2 метамера побега, из пазушных почек которого развиваются побеги обогащения);

– главное соцветие.

Формула: 3Т–3О–ГС.

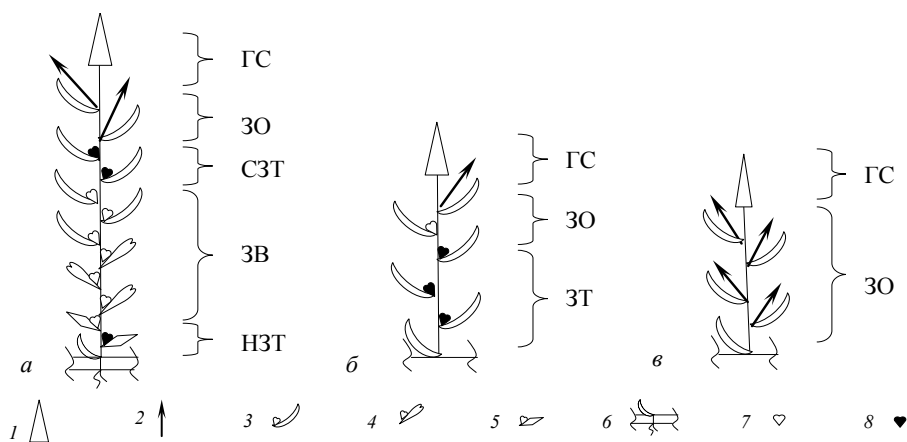


Рис. 2. Структурно-функциональное зонирование монокарпических побегов *Solanum dulcamara* L.: а – побег, развивающийся из почки регулярного возобновления (побег n-го порядка ветвления); б – побег, развивающийся из пазушной почки на приросте этого года (побег n+1 и последующих порядков ветвления); в – побег, развивающийся из пазушной почки на последнем приросте этого года (побег последнего порядка ветвления). 1 – соцветие; 2 – растущий однолетний побег; 3 – лист срединной формации с пазушной почкой; 4 – паракатафилл с пазушной почкой; 5 – катафилл с пазушной почкой; 6 – часть многолетнего побега с отмершим листом срединной формации; 7 – пазушная почка зоны возобновления или зоны обогащения; 8 – пазушная почка зоны торможения

У **монокарпических побегов третьего типа** выделяем 3 фазы морфогенеза.

1. Фаза почки. Инициальная почка обогащения закладывается у побега предпоследнего порядка ветвления в конце лета и входит в состав верхнего метамера побега с листом срединной формации.

2. Фаза вегетативного ассимилирующего побега. Длительность около 15 дней. В начале осени пазушная почка трогается в рост и формируются 5–7 метамеров с листьями срединной формации и пазушными почками в узлах. Побег нарастает ортотропно и выполняет функцию образования и накопления питательных веществ.

3. Фаза вегетативно-генеративного побега. Длительность от 1 до 1,5 месяцев. В середине осени закладывается и реализуется терминальное соцветие. Во время зацветания все пазушные почки побега трогаются в рост. Дочерние побеги, однако, в скором времени отмирают, не переходя к цветению. В начале зимы монокарпический побег полностью отмирает.

Монокарпические побеги третьего типа имеют всего две структурно-функциональные зоны (см. рис. 2, в):

– зона обогащения (5–7 метамеров, из пазушных почек которых развиваются побеги обогащения);

– зона верхушечного соцветия.

Формула: ЗО–ГС.

Заключение

Таким образом, наземная экибиоморфа *S. dulcamara* (полукустарник) представлена совокупностью симподиально нарастающих осей из монокарпических побегов 3 типов. Полное формирование такой оси происходит за один вегетационный период. Монокарпические побеги различаются числом метамеров, структурно-функциональным зонированием, количеством и продолжительностью фаз полного онтогенеза. С увеличением порядка ветвления у побегов постепенно сокращаются зоны возобновления и торможения, увеличивается размер зоны обогащения. Побеги не проходят некоторые фазы полного онтогенеза: у монокарпических побегов второго типа отсутствуют подфазы надземного и подземного резиды, а у побегов третьего типа исчезает целая фаза вторичной деятельности.

Вероятно, это адаптация к условиям сезонного климата: развитие побегов ускоряется, вся структура становится однолетней с многолетней базальной частью. В целом ее можно считать синфлоресценцией в понимании W. Troll [8].

Литература

1. Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М. : Наука, 1976. С. 203–250.
2. Зозулин Г.М. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане // Проблемы экологической морфологии растений. М. : Наука, 1976. С. 45–54.
3. Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75–86.
4. Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М. : Наука, 1981. 165 с.
5. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. : Советская наука, 1952. 390 с.
6. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. : Высш. шк., 1962. 378 с.
7. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1964. Т. 3. С. 146–208.
8. Troll W. Die Infloreszenzen. Jena : Fischer Verlag, 1964. Bd. 1. 615 s.
9. Борисова И.В., Попова Г.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботанический журнал. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
10. Мусина Л.С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.
11. Мусина Л.С. Эколого-морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекорневых жизненных форм трав в некоторых группах сложноцветных : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 14 с.

12. Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51–66.
13. Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Rosaceae*) // Ботанический журнал. 1986. Т. 71, № 2. С. 154–167.
14. Савиных Н.П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 34–41.
15. Савиных Н.П. Биоморфология вероник и сопредельных государств : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с.
16. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М. : Наука, 1977. 158 с.
17. Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров : Изд-во ВятГГУ, 2009. 130 с.
18. Пояркова А.И. *Solanaceae* // Флора Европейской части СССР / под ред. А.А. Федорова. Л., 1981. Т. 5. С. 179–201.
19. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 196 с.
20. Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Доклады совещания по стационарным геоботаническим исследованиям. Л., 1954. С. 145–159.
21. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина. 1959. Т. 100, вып. 5. С. 3–37.
22. Скрипчинский В.В., Дударь Ю.А., Шевченко Г.Т. Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпического побега и ритмов сезонного развития травянистых растений // Труды Ставропольского НИИ сельского хозяйства. Вып. X: Морфогенез растений. Ч. 2. Ставрополь, 1970. С. 2–15.
23. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М. : Наука, 1971. 360 с.
24. Шилова Н.В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л. : Наука, 1988. 212 с.

Поступила в редакцию 27.04.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 1 (17). P. 32–42

doi: 10.17223/19988591/17/3

Irina A. Zhuravleva, Yuri A. Bobrov

Vyatka State University of Humanities, Kirov, Russia

STRUCTURE OF *Solanum dulcamara* L. (*Solanaceae*) SEMISHRUB MONOCARPIC SHOOTS

*In the preface the history of investigation of methodological basis for separation and description of structure functional zones of monocarpic shoots of plants is briefly analyzed. Basic zones described so far are defined. The meaning of these zones is shown. In the section "Material and methods of research" the object of study (*Solanum dulcamara* L.) is defined. Systematical location, geographical distribution and ecological characteristics of the plant are described. The presence of three*

ecobiomorphes in this species (subshrub, vine and prostrate shrub) is shown. Locations of the material collection (Kirov and Yaroslavl region; herbariums LE, MHA, SYKO, IBIW, TK, NS, NSK, MOSP, SYKT) and methods of its processing are characterized.

*Seasonal development of *S. dulcamara* shoot axis is shown in the basic part of the article. Three types of monocarpical shoots that are present in the structure of sympodial axis are marked out on these grounds: 1) shoot of n level developing from bud of regular renewal; 2) shoots of $n+1$ and next level of branching developing from axillary buds on present year shoots; 3) shoots of final level of branching developing from top axillary buds of final shoot of present year.*

The full development of monocarpic shoots is defined. Four phases are marked out in shoot development of the first type (bud, vegetative assimilated shoot, vegetative & generative shoot, shoot of secondary activity with three subphases – secondary vegetative assimilated shoot, overground rezid, underground rezid). Five phases are marked out in shoots of the second type (the same as the first type's phases). Three phases are marked out in shoots of the third type (phase "shoot secondary activity" is absent).

Coming from ideas of W. Troll (1964) in such monocarpic shoots the same structure functional zones are determined: 5 zones in shoots of the first type; 1 zones in shoots of the second type; 2 zones in shoots of the third type. Formulas of shoots' structure for each type are compiled: first type: lower inhibition zone – innovation zone – middle inhibition zone – amplification zone – zone of main inflorescence; second type: inhibition zone – innovation zone – zone of main inflorescence; third type: innovation zone – zone of main inflorescence.

*It is shown that monocarpic shoots of *S. dulcamara* are distinguished from each other by the number of metamers, the number and the duration of phases of full development of shoots and their structure functional zones. Probably, this fact should be regarded as adaptation to conditions of seasonal climate, and the structure – as the synflorescence according to W. Troll (1964).*

Key words: *Solanum dulcamara*; Solanaceae; sympodial axis, monocarpical shoot, seasonal development; full ontogenesis shoot; structural and functional zoning.

Received April 27, 2011

УДК 581.543:635.92(571.1)
doi: 10.17223/19988591/17/4

Т.И. Фомина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск)

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗИМНЕЗЕЛЕННЫХ ПОЛИКАРПИКОВ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Исследованы сезонные ритмы развития и репродуктивная способность 38 видов зимнезеленых поликарпиков, перспективных в культуре в качестве декоративных растений. Установлено, что их сезонное развитие в условиях лесостепной зоны Западной Сибири характеризуется следующими особенностями: наиболее длительная для многолетников вегетация, интенсивное развитие в первой половине вегетационного периода, приуроченность сроков начала цветения к поздневесеннему и раннелетнему периодам. Большинство исследованных видов образуют полноценные семена и способны к вегетативному расселению.

Ключевые слова: *сезонный ритм развития; феноритмотип; биоморфа; зимнезеленые виды; репродуктивная способность.*

Введение

При оценке интродукции полезных видов растений наибольшее значение имеют устойчивость ритмов сезонного развития и репродуктивная способность. У декоративных видов, кроме того, с сезонной ритмикой связана продолжительность декоративного эффекта, определяемая сроками и длительностью цветения и вегетации (феноритмотипом).

В коллекции декоративных видов природной флоры Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск) в результате многолетних наблюдений были выделены ритмологические группы по срокам весеннего отрастания, срокам начала цветения, продолжительности цветения и длительности вегетации [1, 2]. В настоящей работе рассматриваются особенности сезонного развития группы видов, постоянно сохраняющих ассимиляционный аппарат и способных к круглогодичной вегетации. По классификациям И.В. Борисовой [3] и Р.А. Карписоновой [4] они относятся к ритмологической группе длительновегетирующих видов, феноритмотипу весенне-летне-зимнезеленому.

Биологическое значение зимнезелености в континентальном климате состоит в том, что сохранение ассимиляционного аппарата в течение зимы позволяет растениям переходить к фотосинтезу весной в максимально короткие сроки и осуществлять наибольшую в конкретных условиях среды продуктивность [5, 6]. При благоприятных условиях перезимовки старые листья фотосинтезируют не только раньше, но и интенсивнее молодых [7].

Зимнезеленость – факультативный биоморфологический признак, зависящий от климатических факторов, экологических условий местообитания и онтогенетического состояния растений [6, 8, 9].

Ранее [2] нами была проанализирована связь зимнезелености с эколого-географическим и поясно-зональным распространением видов. При том, что зимнезеленые виды представлены почти во всех ареалогических группах, их численность, как правило, убывает с усилением континентальности климата. Наиболее многочисленны эти виды в европейской группе, менее представлены в евросибирской и евразийской группах, среди азиатских и североамериканских видов их еще меньше, а в голарктической группе они отсутствуют. Поясно-зональное распределение зимнезеленых видов показало их приуроченность к горным условиям, меньшее, но примерно одинаковое представительство в лесных и степных ценозах и редкую встречаемость среди луговой и болотной растительности.

С практической точки зрения зимнезеленые поликарпики представляют наиболее перспективную группу многолетних растений, используемых в озеленении: благодаря длительной вегетации они обеспечивают декоративное состояние композиций в течение всего сезона.

Цель исследования – изучение сезонных ритмов развития и репродуктивной способности зимнезеленых поликарпиков в связи с перспективами их культивирования в природно-климатических условиях лесостепной зоны Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) в период 1995–2009 гг. Объектами послужили 38 видов, относящихся к биоморфологической группе поликарпических зимнезеленых растений (табл. 1). Это полукустарнички (*Iberis sempervirens* L., *Vinca minor* L., *Thymus* L.); каудексовые растения (*Dianthus arenarius* L., *D. gratianopolitanus* Vill., *Linum perenne* L.); кистеконовые (*Campanula persicifolia* L.) и короткокорневищные виды (*Dracocephalum grandiflorum* L., *Geum coccineum* Sibth. et Smith., *Veronica* L.); рыхлодерновинные поликарпики (*Cerastium biebersteinii* DC, *Veronica prostrata* L.); длиннокорневищные (*Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Geranium macrorrhizum* L.), а также столонообразующие (*Hieracium aurantiacum* L.) и наземноползучие травы (*Stachys bysantina* C. Koch, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Sedum* L. и др.). По габитуальным признакам большинство зимнезеленых видов представляют почвопокровные растения, некоторые образуют куртины или подушки и лишь немногие в их числе – кустовые многолетники.

Климат г. Новосибирска, расположенного на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, в Северопреселтайской лесостепной провинции, характеризуется как континентальный, умеренно-холодный с недостаточным увлажнением. Сумма температур воздуха выше 10°C, обеспечивающих ак-

Т а б л и ц а 1

**Характеристика сезонной ритмики и репродуктивной способности зимнезеленых видов
в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН**

Вид	Фенологические фазы				Период, кол-во дней		Группа начала цветения	Семенное размноже- ние, балл	Вегетативная подвижность	Устойчи- вость к выпре- ванию, балл
	Весеннее отрастание	Цветение		Зрелые семена	до цве- тения	до цве- тения				
		начало	конец							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Vinca minor</i> L.	26.04±4	15.05±4	07.06±3	—	20±3	28±3	PВ	1	Подвижен	3
<i>Achillea tomentosa</i> L.	26.04±3	01.06±1	02.07±2	18.07±2	38±4	30±2	ПВ	1	Подвижен	2
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	27.04±4	22.05±4	04.06±2	24.06±2	28±7	15±5	ПВ	3+	Подвижен	1
<i>Hieracium aurantiacum</i> L.	02.05±2	09.06±2	25.09±3	02.07±3	40±4	105±0	РЛ	3+	Подвижен	2
<i>Draba sibirica</i> (Pall.) Thell.	20.04±4	11.05±4	31.05±2	20.06±1	18±5	19±2	PВ	3+	Подвижен	3
<i>Iberis sempervirens</i> L.	22.04±1	26.05±3	13.06±1	13.07±4	31±4	19±3	ПВ	1	Неподвижен	3
<i>Campanula persicifolia</i> L.	30.04±2	23.06±2	01.09±3	26.07±2	55±3	70±4	РЛ	3+	Малоподвижен	2
<i>Cerastium biebersteinii</i> DC.	04.05±1	11.06±2	29.06±1	14.07±6	36±3	20±2	РЛ	2	Малоподвижен	1
<i>Dianthus arenarius</i> L.	28.04±3	12.06±2	20.07±4	14.07±1	46±3	39±5	РЛ	3+	Неподвижен	2
<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	27.04±2	19.06±6	21.07±11	16.07±2	53±5	35±7	РЛ	3	Неподвижен	2
<i>Eremogone saxatilis</i> (L.) Ikonn.	28.04±2	02.06±3	16.08±6	16.07±4	34±4	63±7	ПВ	3+	Неподвижен	3
<i>Steris viscaria</i> (L.) Rafin.	27.04±4	07.06±2	23.06±4	04.07±2	40±5	13±1	РЛ	3	Неподвижен	1
<i>Sedum acre</i> L.	26.04±3	13.06±2	11.07±3	19.07±3	49±5	30±6	РЛ	3+	Подвижен	2
<i>S. hybridum</i> L.	27.04±2	22.06±2	17.07±2	01.08±1	54±4	23±3	РЛ	3	Подвижен	3
<i>S. reflexum</i> L.	27.04±2	25.06±3	19.07±2	01.08±2	63±3	25±2	РЛ	3	Подвижен	3
<i>S. rupestre</i> L.	27.04±4	26.06±3	10.07±3	30.07±3	54±10	18±5	Л	2	Подвижен	3
<i>S. spurium</i> Bieb.	26.04±2	01.07±1	06.08±7	04.08±2	66±3	38±8	Л	3	Подвижен	3
<i>Geranium macrorrhizum</i> L.	27.04±2	02.06±1	26.06±2	—	45±4	22±3	ПВ	1	Подвижен	3
<i>Dracocephalum grandiflorum</i> L.	25.04±2	23.05±2	09.06±2	23.06±1	28±1	16±2	ПВ	2	Малоподвижен	2
<i>Horminum pyrenaicum</i> L.	30.04±4	03.06±3	10.08±11	09.07±3	31±4	67±13	ПВ	3	Малоподвижен	2
<i>Stachys bysantina</i> C. Koch	27.04±4	28.06±2	21.08±2	20.08±2	59±5	53±4	Л	3	Подвижен	2
<i>Thymus altaicus</i> Klokov et Shost.	26.04±3	05.06±2	23.01±1	11.07±2	39±2	17±3	ПВ	3+	Подвижен	3

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Th. mongolicus</i> (Ronn.) Romm.	02.05±3	09.06±2	19.09±3	28.07±5	38±4	103±2	РЛ	2	Подвижен	1
<i>Linum perenne</i> L.	29.04±2	03.06±2	26.09±5	26.07±4	33±4	113±7	ПВ	3+	Неподвижен	3
<i>Phlox subulata</i> L.	28.04±3	18.05±2	22.06±2	10.07±6	23±4	35±3	ПВ	1	Подвижен	2
<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	27.04±2	08.05±1	01.06±1	18.07±6	11±2	23±2	РВ	3	Неподвижен	3
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	04.05±1	22.06±3	13.07±5	–	50±5	34±1	РЛ	1	Подвижен	3
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench.	28.04±2	18.06±2	03.07±2	24.07±3	50±3	18±1	РЛ	3	Малоподвижен	3
<i>Geum coccineum</i> Sibth. et Smith.	29.04±4	21.05±1	12.06±2	03.07±2	21±5	22±2	ПВ	3	Малоподвижен	3
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch	26.04±3	09.05±2	31.05±2	27.06±4	13±1	22±3	РВ	3	Подвижен	3
<i>Heuchera sanguinea</i> Engelm.	29.04±3	12.06±2	09.08±7	23.07±7	44±3	59±7	РЛ	3	Неподвижен	3
<i>Saxifraga caespitosa</i> L.	28.04±3	26.05±2	11.06±2	30.06±4	25±4	16±2	ПВ	3	Подвижен	2
<i>Penstemon digitalis</i> Nutt.	10.05±3	26.06±5	23.07±5	10.10±2	45±6	27±4	Л	3	Малоподвижен	3
<i>Veronica incana</i> L.	01.05±2	26.06±1	03.08±5	23.08±4	54±2	38±4	Л	3	Малоподвижен	2
<i>V. porphyriana</i> Pavl.	24.04±4	12.06±3	08.07±5	03.08±4	49±5	25±7	РЛ	3+	Малоподвижен	3
<i>V. prostrata</i> L.	03.05±3	27.05±1	15.06±4	27.07±3	25±3	19±3	ПВ	2	Малоподвижен	2
<i>V. spicata</i> L.	01.05±3	27.06±1	06.08±3	29.08±2	59±2	39±3	Л	3	Малоподвижен	3
<i>Viola hirta</i> L.	26.04±2	30.04±3	16.05±3	12.06±2	5±1	15±2	РВ	3+	Неподвижен	3

Примечание. Группа по срокам начала цветения: РВ – ранневесенняя; ПВ – поздневесенняя; РЛ – раннелетняя; Л – летняя. Семенное размножение: 1 – не плодоносит (или редко и единично), 2 – плодоносит слабо, 3 – плодоносит обильно, «+» – образует самосев. Устойчивость к выпреванию: 1 – слабая, 2 – средняя, 3 – высокая.

тивную вегетацию растений, составляет в среднем $1\,920^{\circ}\text{C}$. Продолжительность безморозного периода от 92 до 144 дней, вегетационного периода (со среднесуточными температурами воздуха выше 5°C) – 158 дней. Средне-многолетнее количество осадков равно 442 мм, из них с апреля по октябрь выпадает 338 мм. Средняя температура зимних месяцев равна -15°C , летних $16-19^{\circ}\text{C}$ [10].

Результаты исследования и обсуждение

Сезонный цикл развития весенне-летне-зимнезеленых видов начинается с возобновления вегетации весной, сразу после схода снега, в условиях Новосибирска – во второй декаде апреля. Развертывание новых листьев (отрастание) у большинства видов также проходит в ранние сроки, в третьей декаде апреля при сумме положительных температур воздуха $30-90^{\circ}\text{C}$. У 8 видов (*Cerastium biebersteinii*, *Lysimachia nummularia* L., *Veronica incana* L. и др.) отрастание среднее по срокам и приурочено к первой декаде мая (см. табл. 1). Длительность вегетации зимнезеленого феноритмотипа определяется периодом от схода снежного покрова весной и его установления осенью. По средне-многолетним данным, в Новосибирске продолжительность этого периода составляет 201 ± 1 дней, с 12 апреля по 2 ноября.

Очень важным временным промежутком в сезонном цикле является период, предшествующий цветению, по которому можно судить о темпах развития видов [4]. У зимнезеленых поликарпиков он варьирует в очень широких пределах: от 5 ± 1 дней у *Viola hirta* L. до 66 ± 3 дней у *Sedum spurium* Bieb. Однако по средней продолжительности рассматриваемого периода (40 ± 1 дней) эти виды близки к гемизфемероидам (38 ± 2 дней) и значительно опережают другие длительно вегетирующие феноритмотипы. Так, у весенне-летнезеленых видов период до цветения длится 51 ± 1 дней, у весенне-летне-осеннезеленых – 56 ± 1 дней. Данный показатель при сравнении феноритмотипов свидетельствует о высокой интенсивности развития зимнезеленых видов.

Цветение зимнезеленых поликарпиков наступает в период с третьей декады апреля до середины июля. По срокам начала цветения виды составляют 4 группы (табл. 2). Среди них отсутствуют позднелетние виды, которые начинают цвести со второй половины июля. В спектре цветения данного феноритмотипа доминируют поздневесенние и раннелетние виды, при этом на долю ранневесенних приходится 13,2%, а летние виды составляют 15,8%.

Средняя продолжительность цветения в группах значительно варьирует, возрастая при переходе от весенних групп к летним. Наиболее короткий период цветения у ранневесенних видов – около 3 недель, у поздневесенних он существенно удлиняется. Раннелетние виды отличаются максимальной продолжительностью цветения. Период цветения видов летней группы сокращается в среднем на 12 дней, но все же продолжительнее, чем у весенних.

Т а б л и ц а 2

Показатели цветения зимнезеленых видов в ЦСБС СО РАН

Группа по срокам начала цветения	Даты начала цветения	Период цветения, кол-во дней	Количество видов, %
Ранневесенние	27.04–15.05	21±1	13,2
Поздневесенние	16.05–05.06	34±3	34,2
Раннелетние	06.06–25.06	49±4	36,8
Летние	26.06–15.07	37±2	15,8

По длительности цветения отдельные виды существенно различаются. Кроме того, выявлена определенная зависимость этого признака от сроков начала цветения. Короткоцветущие виды с периодом цветения менее 1 месяца составляют 55,3% и встречаются во всех группах по срокам зацветания. Например, *Veronica prostrata*, *Saxifraga caespitosa* L., *Thymus altaicus* Klovov et Shost. – поздневесенние; *Filipendula vulgaris* Moench., *Sedum hybridum* L., *S. reflexum* L., *Steris viscaria* (L.) Rafin. – раннелетние; *Sedum rupestre* L., *Pentstemon digitalis* Nutt. – летние виды. Однако все без исключения ранневесенние виды отличаются коротким цветением (*Vinca minor*, *Bergenia crassifolia*, *Viola hirta*, *Primula macrocalyx* Bunge, *Draba sibirica* (Pall.) Thell.).

Средняя продолжительность цветения, 1–2 месяца, свойственна растениям 9 видов (28,9%), также относящихся к разным группам по началу цветения. Так, *Achillea tomentosa* L. и *Phlox subulata* L. – поздневесенние; *Lysimachia nummularia*, *Dianthus arenarius*, *Heuchera sanguinea* Engelm. – раннелетние; *Veronica spicata* L., *Sedum spurium*, *Stachys bysantina* – летние виды.

Среди зимнезеленых поликарпиков 6 видов (15,8%) относятся к длительноцветущим, с периодом цветения более 2 месяцев – *Campanula persicifolia*, *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Hieracium aurantiacum*, *Horminum pyrenaicum* L., *Linum perenne* и *Thymus mongolicus* Ronn. (Ronn.). По срокам начала цветения это исключительно поздневесенние и раннелетние виды. Благодаря продолжительному цветению они участвуют как в летнем, так и в поздне-летне-осеннем спектре.

Большинство интродуцированных зимнезеленых многолетников образуют полноценные семена – 26 видов (68,4%), из них 12 видов продуцируют самосев (см. табл. 1). Способность к образованию самосева особенно важна для малолетников *Campanula persicifolia*, *Linum perenne*, *Veronica porphyriana* Pavl., *Viola hirta*, которые могут таким путем самовозобновляться в посадках. У ряда видов (15,8) способность к семенной репродукции ослаблена (*Achillea tomentosa*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Veronica prostrata* и др.). Это проявляется в низкой завязываемости семян или преобладании в урожае щуплых семян. Тем не менее семенное размножение данных видов возможно.

Некоторые виды в условиях интродукции вообще не плодоносят (*Geranium macrorrhizum*, *Lysimachia nummularia*), у других (*Cerastium biebersteinii*, *Iberis sempervirens*, *Phlox subulata*, *Vinca minor*) плодоношение единичное

или редкое, не обеспечивающее семенное размножение. Отсутствие плодоношения, как правило, компенсируется хорошей способностью к вегетативному размножению, поэтому такие виды не представляют трудностей в культуре. Изученные зимнезеленые поликарпики, за исключением *Linum perenne*, в той или иной степени (в зависимости от их жизненной формы) способны к искусственному вегетативному размножению.

Большое значение для культивирования видов имеет их способность к естественному вегетативному размножению с расширением занимаемого пространства. Она также обусловлена биоморфологическими особенностями видов, определяющими степень их вегетативной подвижности. Вегетативно неподвижные виды, к которым относятся *Iberis sempervirens*, *Primula macrocalyx* и все каудексовые растения, не способны к самостоятельному вегетативному размножению. У вегетативно малоподвижных видов, представленных в основном короткокорневищной биоморфой, за счет нарастания корневищ образуются куртины, у некоторых видов весьма долговечные (*Filipendula vulgaris*, *Horminum pyrenaicum*, *Penstemon digitalis*). Длиннокорневищные, столонообразующие и наземноползучие виды вегетативно очень подвижны. Благодаря этому они способны к вегетативному расселению и длительному самоподдержанию на окультуренных участках.

В условиях культуры исследованные виды зимнезеленых поликарпиков, как правило, неприхотливы. Однако некоторые виды в зимний период под снегом подвержены выпреванию. Как известно, выпревание происходит вследствие длительного пребывания растений при температуре, близкой к 0°C, недостатке света и повышенной влажности, что наиболее выражено при раннем установлении (по непромерзшей почве) снежного покрова или его большой высоте в мягкие зимы [11]. В таких условиях растения усиленно расходуют запасы метаболитов на дыхание, истощаются, что приводит к отмиранию зимующих органов. На посадках почвопокровных видов после схода снега образуются проплешины. Кроме того, выпревание приводит к отставанию в росте и развитии поврежденных растений, нарушению дифференциации генеративных органов, что отрицательно влияет на продуктивность и декоративные качества зимнезеленых многолетников.

Многолетние наблюдения показали, что некоторые виды устойчивы к выпреванию (*Bergenia crassifolia*, *Penstemon digitalis*, *Sedum reflexum*). Другие, напротив, повреждаются регулярно и сильно (*Antennaria dioica*, *Cerastium biebersteinii*, *Steris viscaria*). В той или иной степени склонны к выпреванию 20 видов различных биоморф. Степень повреждения зависит не только от вида и погодных условий осенне-зимнего периода, но также от онтогенетического состояния растений: старые посадки более подвержены выпреванию.

Выводы

Сезонное развитие зимнезеленых видов в условиях лесостепной зоны Западной Сибири характеризуется следующими особенностями: наиболее

длительная для многолетников вегетация (от снега и до снега), интенсивное развитие в первой половине вегетационного периода, приуроченность сроков начала цветения к поздневесеннему и раннелетнему периодам (с 16 мая по 25 июня).

Большинство исследованных видов образуют полноценные семена, многие из них продуцируют самосев. В то же время 15,8% видов не способны к семенной репродукции. При этом все виды, за исключением *Linum perenne*, способны к вегетативному размножению, большинство – в той или иной степени к вегетативному расселению.

Зимнезеленые поликарпики устойчивы к колебаниям температур и, благодаря длительной вегетации, обеспечивают декоративный эффект композиций в течение всего сезона даже в нецветущем состоянии. Посадки видов, подверженных выпреванию, следует размещать на открытых и возвышенных участках, регулярно проводить деление и пересадку растений.

Литература

1. Фомина Т.И. Основные закономерности интродукции декоративных видов природной флоры в лесостепи Западной Сибири // Интродукция нетрадиционных и редких растений : материалы VIII Междунар. науч.-метод. конф. 8–12 июня 2008 г. Мичуринск, 2008. Т. 2. С. 151–153.
2. Фомина Т.И. Эколого-географические закономерности сезонного развития декоративных видов природной флоры в лесостепной зоне Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2010. № 330. С. 188–192.
3. Борисова И.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Труды БИН им. В.Л. Комарова. Сер. 3. Геоботаника. 1965. Вып. 17. С. 64–99.
4. Карпионов Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М. : Наука, 1985. 205 с.
5. Ворошилов В.Н. Ритм развития у растений. М. : Изд-во АН СССР, 1960. 136 с.
6. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М. : Наука, 1965. 287 с.
7. Семенова-Тяньшанская А.М. Изменение ритмики развития степных и луговых сообществ в зависимости от разных режимов их использования // Проблемы ботаники. 1962. Т. 6. С. 399–409.
8. Горышина Т.К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 127 с.
9. Шулькина Т.В. Особенности сезонного развития некоторых видов рода *Campanula* L. // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 1. С. 109–117.
10. Научно-прикладной справочник по климату СССР. (Сер. 3. Многолетние данные. Ч. 1–6, вып. 20). СПб. : Гидрометеиздат, 1993. 717 с.
11. Моисейчик В.А. Агрометеорологические условия и перезимовка озимых культур. Л. : Гидрометеиздат, 1975. 295 с.

Поступила в редакцию 18.02.2011 г.

Tatyana I. Fomina

Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy
of Sciences, Novosibirsk, Russia

BIOLOGICAL PECULIARITIES OF WINTERGREEN POLYCARPIC SPECIES IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF WESTERN SIBERIA

In the collection of wild ornamental species of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS (Novosibirsk) due to long-term supervisions some rhythmological groups and phenorhythmotypes were revealed. There were discussed the features of seasonal development and reproductive capacity of 38 species – semishrubs and grassy perennial plants, related to long-vegetative rhythmological group and spring-summer-wintergreen phenorhythmotype.

Seasonal development of wintergreen species in the forest-steppe zone of Western Siberia was characterized by the following features: the longest vegetation period, intensive development in the first half of vegetative period, late-spring or early-summer terms of the flowering beginning. Duration of wintergreen species vegetation is determined by a period from loss snow-cover in spring and its formation in autumn. On average, the data for years research, duration of this period in Novosibirsk was 201 ± 1 days. Duration of the period, preceding flowering, was equal to 40 ± 1 days. While comparing different phenorhythmotypes high intensity of seasonal development of wintergreen species was testified. Late-spring or early-summer species, efflorescing from May, 16 for June, 25 prevailed in the spectrum of flowering of this phenorhythmotype. They also differed in the most long period of flowering.

Most of introduced wintergreen species produced filled seeds – 26 species (68,4%), including 12 species with self-seeding. A capacity for vegetative reproduction, conditioned by biomorphological features, was expressed at various degree. Vegetative mobile species – long-rhizomatous, stoloniferous and ground-covering were capable of vegetative dispersion and self-renewal on cultivated sites. The investigated species of wintergreen phenorhythmotype were easy to cultivate. However, 20 species of different life forms were subject to damping out under snow in winter period. It was revealed that wintergreen species present the most perspective group of ornamental perennial plants for cultivation: long vegetation and resistance to temperature fluctuations provide the high decorative effect during all vegetative period.

Key words: wintergreen species; seasonal rhythm; rhythmological group; phenorhythmotype; biomorpha; reproductive capacity.

Received February 18, 2011

УДК 581.9 (571.52)
doi: 10.17223/19988591/17/5

С.А. Шереметова¹, А.Л. Эбель², Т.Е. Буко¹

¹Институт экологии человека СО РАН (г. Кемерово)

²Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ГОРНОЙ ШОРИИ

Впервые приводятся данные о флоре сосудистых растений Горной Шории, расположенной на юге Кемеровской области между южными отрогами Кузнецкого Алатау и Салаирского кряжа. Как показали исследования, флора Горной Шории насчитывает 977 видов, относящихся к 115 семействам и 431 роду. Выявлены наиболее крупные по объему семейства и роды. Впервые для Кемеровской области отмечено 44 вида растений, для Горной Шории – 119 видов, в том числе обнаружено 5 новых редких для области видов. Приведен анализ редких и исчезающих видов по основным типам местообитаний. В высокогорных сообществах охране подлежат 12 видов растений. Этот список предложено дополнить впервые обнаруженными для Кемеровской области видами *Trifolium eximium*, *Gastrolychnis tristis*, *Aconitum leucostomum*.

Ключевые слова: флора; Горная Шория; новые виды; редкие виды.

Горная Шория расположена между южными отрогами Кузнецкого Алатау и Салаирского кряжа в верхнем течении р. Томи и ее притоков – рр. Кондомы и Мрассу. Для центральной и северной ее частей характерны сильное расчленение и наибольшие высоты; на юге рельеф заметно сглаживается. Средние высоты 250–300 м, наибольшая – около 1 600 м. Преобладающими горными породами являются девонские сланцы, местами прорванные гранитами. Коренные породы почти везде покрыты мощным плащом бурых глин. На наиболее возвышенных местах и крутых склонах коренные породы выходят на поверхность [1. Т. 15].

Климат Горной Шории отличается от остальной территории Кемеровской области большей влажностью. Значительная часть осадков выпадает в летний период. Среднегодовые температуры близки к отрицательным.

Район исследований, согласно геоботаническому районированию, предложенному А.В. Куминовой [2. С. 44–45], относится к Кондомо-Мрасскому горно-таежному району.

Для Горной Шории характерны следующие растительные сообщества: леса (кедрово-пихтовые, пихтовые, мелколиственные), луговые сообщества; в высокогорьях представлены ерниковые фитоценозы, субальпийские высокоотравные и красочные альпийские луга, высокогорные тундры и болота. Наряду с отмеченными сообществами на указанной территории широко представлены скальные типы местообитаний, приуроченные к долинам рр. Мрассу, Кондома, Ортолык, Кабырза; на них формируются петрофитные группировки растений.

Работы ботаников, исследовавших в разное время Горную Шорию, были посвящены в основном типам сообществ, определяющим особенности этого региона, – черневой тайге и липовым лесам [2–9]. В 1990-х гг. и в начале нынешнего века в Кемеровской области (в том числе на территории Горной Шории) работали многие ботаники из Новосибирска, Кемерова, Барнаула и Томска; результаты, отражающие в основном дополнения к составу флоры, опубликованы в ряде работ [10–17]. Однако отдельных работ, посвященных в целом флоре Горной Шории, до настоящего времени не проводилось. Материалы, представленные в данной работе, получены в результате многолетних полевых исследований авторов, учтены литературные данные.

В представленном списке расположение и объем семейств даны согласно сводке «Флора Сибири» [18]. Роды и виды внутри семейств расположены в алфавитном порядке. Для каждого семейства после его названия (в скобках через косую черту) указаны число родов и число видов, цифрами – типы местообитаний, указана встречаемость видов, единичные местонахождения процитированы.

Типы местообитаний: 1) высокогорные тундры; 2) альпийские и субальпийские луга и редколесья; 3) каменистые и щебнистые осыпи, скалы; 4) хвойные леса; 5) лиственные и смешанные леса; 6) заросли кустарников по долинам рек и ручьев, пойменные луга; 7) лесные луга, вырубки, опушки; 8) суходольные луга; 9) остепненные луга и кустарники по южным склонам; 10) берега водоемов, сырые луга, заболоченные леса, галечники по берегам рек; 11) болота; 12) водоемы; 13) поля, залежи, огороды, пустыри, свалки, жилые массивы; 14) обочины дорог, железнодорожные насыпи. Виды, впервые указанные для Кемеровской области, отмечены звездочкой, для Горной Шории – двумя звездочками.

Lycopodiaceae (2/4): *Lycopodium annotinum* L. – 3, 4, 6 изредка; *L. clavatum* L. – 2, 3, 4, 6, изредка; *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub – 2, 3, изредка; *D. complanatum* (L.) Holub – 4, 7, изредка.

Hupersiaceae (1/1): *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. – 2, 3, очень редко (горы Патын, Большая Куль-Тайга).

Equisetaceae (1/6): *Equisetum arvense* L. – 3, 5, 6, 7, 8, 13, часто; *E. fluviatile* L. – 6, 10, 11, часто; *E. hyemale* L. – 4, 5, 6, 10, изредка; *E. palustre* L. – 6, 10, 11, часто; *E. pratense* Ehrh. – 3, 4, 5, 6, изредка; *E. sylvaticum* L. – 3, 4, 5, 6, 7, 13, часто.

Ophioglossaceae (1/1): *Ophioglossum vulgatum* L. – 4, 5, 10, очень редко (в 7 км на запад от с. Кузедеево, Евсеевский лог; окр. с. Усть-Кабырза).

Botrichiaceae (1/1): *Botrychium lunaria* (L.) Sw. – 4, 5, 7, редко.

Cryptogrammaceae (1/1): *Cryptogramma stelleri* (S.G. Gmelin) Prantl – 3, редко.

Polypodiaceae (1/2): *Polypodium sibiricum* Sipl. – 3, изредка; *P. vulgare* L. – 3, редко.

Hypolepidaceae (1/1): *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill [19. С. 930] – 5, 7, часто.

Thelypteridaceae (3/3): *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub – 2, изредка; *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt – 4, изредка; *Thelypteris palustris* Schott – 10, 11, редко.

Aspleniaceae (1/2): **Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. – 3, очень редко (окр. с. Учунен, урочище Самарский лог, скалы на берегу р. Мундыбаш); *A. ruta-muraria* L. – 3, изредка.

Athyriaceae (4/12): *Athyrium destentifolium* Tausch ex Opiz – 4, 7, 6, изредка; *A. filix-femina* (L.) Roth – 4, 5, 6, обычное; **A. monomachii* (Kom.) Kom. – 4, 5 [20. С. 197–204]; **A. sinense* Rupr. – 4, 5 [20. С. 203]; *Cystopteris altajensis* Gureeva – 3, изредка; *C. fragilis* (L.) Bernh. – 3, изредка; *C. montana* (Lam.) Desv. – 3, 4 [21. С. 48]; *C. sudetica* A. Br. et Milde – 3, 4, изредка; *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata – 4, 5, изредка; *Gymnocarpium continentale* (Petr.) Pojark. – 3, редко; *G. dryopteris* (L.) Newm. – 3, 4, 5, часто; *G. jessoense* (Koidz.) Koidz. – 3, 4, редко.

Dryopteridaceae (Aspidiaceae) (2/6): *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs – 3, 4, 5, изредка; *D. cristata* (L.) A. Gray – 4, 5, 11 [22. Т. 1. С. 235]; **D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray – 4, 5 [22. Т. 1. С. 243]; *D. expansa* (C. Presl) Fraser 4, 5, изредка; *D. filix-mas* (L.) Schott – 4, 5, изредка; *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee – 4, 5, изредка.

Onocleaceae (1/1): *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. – 4, 5, 6, обычно.

Woodsiaceae (1/5): **Woodsia acuminata* (Fomin) Sipl. – 3 [23. С. 223–232]; **W. calcarea* (Fomin) Schmakov – 3 [22. С. 223–232]; **W. heterophylla* (Turcz. Ex Fomin) Schmakov – 3 [23. С. 223–232]; *W. glabella* R. Br. – 3, редко; *W. ilvensis* (L.) R. Br. – 3, изредка.

Salviniaceae (1/1): *Salvinia natans* (L.) All. – 12, очень редко (окр. станции Смирновка).

Pinaceae (2/4): *Abies sibirica* Ledeb. – 2, 4, 5, обычно; *Picea obovata* Ledeb. – 4, 5, изредка; *Pinus sibirica* Du Tour – 2, 4, 5, обычно; *P. sylvestris* L. – 3, 4, 5, редко.

Cupressaceae (1/2): *Juniperus sabina* L. – 3, редко; *J. sibirica* Burgsd. – 3, редко.

Ephedraceae (1/1): *Ephedra monosperma* G.G. Gmel. ex C.A. Mey. – 3, редко.

Typhaceae (1/3): *Typha latifolia* L. – 10, 11, изредка; ***T. angustifolia* L. – 10, 11, изредка; ***T. laxmannii* Lepech. – 10, редко.

Sparganiaceae (1/3): *Sparganium emersum* Rehm. – 11, 12, часто; *S. erectum* L. – 10, часто; *S. glomeratum* Laest. – 10, 11, редко.

Potamogetonaceae (1/12): *Potamogeton alpinus* Balb. – 12, часто; ***P. austro-sibiricus* Kasch. – 12, очень редко (окр. п. Кантус, р. Таяс); *P. berchtoldii* Fieb. – 12, часто; *P. compressus* L. – 12, редко; *P. crispus* L. – 12, обычно; *P. lucens* L. – 12, обычно; *P. natans* L. – 12, часто; *P. obtusifolius* Mert. et Koch. – 12, обычно; *P. pectinatus* L. – 12, обычно; *P. perfoliatus* L. – 12, обычно; ***P. praelongus* Wulf. – 12, редко; *P. pusillus* L. – 12, изредка.

Najadaceae (1/1): *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. – 12 [21. С. 368].

Juncaginaceae (1/1): *Triglochin palustre* L. – 10, 12, редко.

Scheucheriaceae (1/1): *Scheuchzeria palustris* L. 11, 12, редко.

Alismataceae (2/3): *Alisma gramineum* Jej. – 10, редко; *A. plantago-aquatica* L. – 10, часто; *Sagittaria natans* Pall. – 12, изредка

Butomaceae (1/1): *Butomus umbellatus* L. – 10, 11, изредка.

Hydrocharitaceae (1/2): *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle – 12, изредка; *Hydrocharis morus-ranae* L. – 12, редко.

Poaceae (33/83): *Agrostis clavata* Trin. – 4, 5, 7, 10, 14, изредка; *A. gigantea* Roth – 4, 5, 7, 10, часто; ***A. sibirica* V. Petrov – 10, очень редко (пос. Мрас-су, берег руч. Малый Карашлан); *A. stolonifera* L. – 10, 14, обычно; *A. tenuis* Sibth. – 7, 10, обычно; *A. vinealis* Schreb. – 7, редко; *Alopecurus aequalis* Sobol. – 10, обычно; *A. pratensis* L. – 7, 8, 9, обычно; *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love – 2, изредка; ***Avena fatua* L. – 13, 14, изредка; *Beckmannia syzigachne* (Steudel) Fern. – 10, изредка; *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. – 4, 5, 7, 9, часто; *B. sylvaticum* (Huds.) Beauv. – 4, 7, изредка; *Bromopsis benekenii* (Lange) – 4, 5, редко; *B. inermis* Leyss. – 7, 8, 9, обычное; *B. sibirica* (Drobov) Peschkova – 7, 8, 9, редко; ***Bromus arvensis* L. – 13, очень редко (дол. р. Мунжи близ устья руч. Кызыл у пос. Васеевского); ***B. secalinus* L. – 13, очень редко (р. Антроп); *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth – 4, 5, 7, часто; **C. canescens* (Web.) Roth – 5, 7, редко; *C. epigeios* (L.) Roth – 5, 7, 8, 9, часто; **C. langsдорфii* (Link) Trin. – 4, 5, 7, обычно; *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. – 10, 11, редко; *C. obtusata* Trin. – 4, 5, 7, часто; *C. pavlovii* Roshev. – 4, 5, 6, 7, редко; *C. purpurea* (Trin.) Trin. – 6, 10, 11, обычно; *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. – 6, очень редко (пос. Базас); *Dactylis glomerata* L. – 4, 5, 7, часто; *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. – 7, 10; обычно; *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. – 13, 14, изредка; *Elymus caninus* (L.) L. – 7, 9, 10, часто; *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel. – 3, 7, 9, редко; *E. ircuitensis* Peschkova – 6, 7, редко; *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. – 4, 5, 7, изредка; *E. sibiricus* L. – 7, 8, 9, 14, 14, изредка; *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski – 3, очень редко (дол. р. Бол. Анзас); ***E. lolioides* (Kar. et Kir.) Nevski – 3, очень редко (Подкатунская грива); *E. repens* (L.) Beauv. – 7, 8, 9, 13, обычно; *Eragrostis amurensis* Probat. – 10, 13, 14, редко; *E. pilosa* (L.) Beauv. – 10 [21. С. 434]; *Festuca altissima* All. – 4, 7, изредка; *F. gigantea* (L.) Villar – 4, 5, 7, 10, обычно; *F. ovina* L. – 1, 2, 3, редко; *F. pratensis* Huds. – 5, 7, 8, 10, 14, часто; *F. rubra* L. – 4, 5, 7, 10, 11, 14, изредка; ***Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski – 4, редко; *G. notata* Chevall. – 10, 14, обычно; *G. triflora* (Korsh.) Kom. – 10, обычно; *Helictotrichon schelianum* (Hackel) Kitag. – 9 [21. С. 418]; *H. pubescens* (Huds.) Pilg. – 5, 7, 8, изредка; *Hierochloa odorata* (L.) Beauv. – 8, 9, 10, изредка; *H. sibirica* (Tzvelev) Czer. – 5, 7, 11 [21. С. 422]; ***Hordeum jubatum* L. – 14, очень редко (г. Мыски; г. Калтан); ***Koeleria cristata* (L.) Pers. – 3, редко; **Leersia oryzoides* (L.) Sw. – 10, 14, обычно в бассейне р. Кондома; *Melica altissima* L. – 3, 9, изредка; *M. nutans* L. – 4, 5, часто; *M. transsilvanica* Schur. – 3, редко; *Milium effusum* L. – 4, 5, 7, часто; *Phalaroides arundinacea* L. – 10; 11, часто; *Phleum*

phleoides (L.) Karst. – 7, 8, 9, редко; *P. pratense* L. – 5, 7, 8, 9, часто; *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud. – 10; изредка; *Poa angustifolia* L. – 9, редко; ***P. annua* L. – 10, 14, редко; *P. krylovii* Reverd. – 3, 10 [21. С. 428]; *P. nemoralis* L. – 4, 5, 7, изредка; *P. palustris* L. – 3, 4, 6, 5, 7, 10, часто; *P. pratensis* L. – 5, 7, 8, 9, 14, обычно; *P. remota* Forsell. – 10, изредка; **P. sergievskajae* Probat. – 5, 7, редко; *P. sibirica* Roshev. – 1, 4, 5, 7, 8, часто; *P. supina* Schrader – 5, 7, 8, 14, обычно; *P. trivialis* L. – 4, 5, 10, 11, обычно; *P. urssulensis* Trin. – 3, 9, редко; ***Puccinellia hauptiana* Krecz. – 14, очень редко (ст. Учуден); *Setaria pumila* (Poir.) P.B. – 14, редко; *S. viridis* (L.) P.B. – 13, 14, изредка; ***Stipa capillata* L. – 9, редко; *S. pennata* L. – 9, редко; ***Trisetum altaicum* Roshev. – 2, очень редко (вершина горы Большая Куль-Тайга); *T. sibiricum* Rupr. – 4, 5, 7; изредка.

Cyperaceae (6/59): *Carex acuta* L. – 10, обычно; *C. altaica* Gorodk. – 2, 10, изредка; *C. appropinquata* Schum. – 10, 11, изредка; *C. arnellii* Christ – 5, 7, редко; *C. aterrima* Hoope – 2, 10, изредка; ***C. atherodes* Spreng. – 10, 11, изредка; *C. brunescens* (Pers.) Poir. – 3, 4, 10, 11, редко; *C. canescens* L. – 2, 10, 11, изредка; *C. capillaris* L. – 2, 7, 10, редко; *C. caryophyllea* Latourg. – 9, редко; *C. cespitosa* L. – 10, 11, обычно; **C. chordorrhiza* Ehrh. – 11, очень редко (Верх. р. Мрассу, сфагновое болото); ***C. curaica* Kunth – 10, очень редко (с. Самарский лог); *C. diandra* Schrank – 10, 11, изредка; *C. disperma* Dew. – 10, изредка; *C. elongata* L. – 10, 11, обычно; *C. juncella* (Fries) Th. Fries – 10, 11, редко; ***C. lachenalii* Schkuhr – очень редко (вершина горы Большая Куль-Тайга, луг); *C. lasiocarpa* Ehrh. – 11, редко; ***C. ledebouriana* С.А. Мей. – 2, 3, очень редко (горы Большая Куль-Тайга, Патын); ***C. leporella* L. – 4, 5, 7, обычно; *C. limosa* L. – 2, 11, редко; ***C. loliacea* L. – 11, очень редко (р. Таймет); *C. macroura* Meinsh. – 3, 4, 5, 7, обычно; *C. magellanica* Lam. – 10, 11, изредка; *C. media* R.Br. – 2, 7, 10, редко; ***C. microglochin* Wahlenb. – 11, очень редко (верховье р. Мрассу); *C. muricata* L. – 4, 5, 6, редко; *C. nigra* (L.) Reichard – 10, редко; *C. norvegica* Retz. – 1, очень редко (гора Большая Куль-Тайга); *C. pallescens* L. – 2, 4, 11, обычно; *C. panicea* L. – 10, редко; *C. pauciflora* Lightf. – 2, 11, редко; *C. pediformis* С.А. Мей. – 3, редко; **C. polyphylla* Kar. et Kir. – 5, 7, 14, обычно; *C. rhynchophysa* С.А. Мей. – 10, 11, обычно; *C. rostrata* Stokes – 10, 11, изредка; *C. serotina* (Merat) Malyshev – 10 [21. С. 405]; *C. stenocarpa* Turcz. ex V. Krecz. – 1, 3, редко; *C. sylvatica* Huds. – 4, 5, изредка; *C. vesicaria* L. – 10, 11, изредка; *Cyperus fuscus* L. – 10, очень редко (р. Мрассу); *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. – 10, редко; *E. austriaca* Hayek – 10, 11, обычно; *E. mamillata* Lindb. fil. – 10, 11, редко; *E. ovata* (Roth.) Roem. et Schult. – 10, 11, редко; *E. palustris* (L.) Roem. et Schult. – 10, 11, изредка; *E. quinqueflora* (F.X. Hartm.) O. Schwarz – 11 [21. С. 396]; ***Eriophorum gracile* Koch – 11, очень редко (верховья р. Мрассу); *E. humile* Turcz. ex Steud. – 1 [21. С. 393]; *E. polystachyon* L. – 10, 11, изредка; *E. scheuchzeri* Hoppe – 11, очень редко (гора Мустар); *E. vaginatum* L. – 11, редко; *Scirpus lacustris* L. – 10, обычно; *S. orientalis* Ohwi – 10, 11, изредка; ***S. radicans* Schkuhr – очень редко (дол. р. Кондома возле Белого Камня);

S. sylvaticus L. – 10, 11, обычно; **Rhynchospora alba* Vahl – 10, очень редко (пос. Усть-Анзас, верховья р. Мрассу); ***Trichophorum caespitosum* (L.) Hartm. – 11, очень редко (водораздел рр. Ак-Мрассу и Иксу, гора Мустар).

Araceae (2/2): *Acorus calamus* L. – 10, 11 [21. С. 436]; *Calla palustris* L. – 10, 11, 12, изредка.

Lemnaceae (2/4): *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. – 12, изредка; *Lemna minor* L. – 12, часто; *L. trisulca* L. – 12, изредка; *L. turionifera* Landolt – 12, редко.

Juncaceae (2/15): *Juncus alpino-articulatus* Chaix. (*J. alpinus* Vill.) – 10, изредка; *J. articulatus* L. – 10, обычно; *J. bufonius* L. – 10, 11, обычно; *J. compressus* Jacq. – 10, 11, 14, обычно; *J. conglomeratus* L. – 10, очень редко (дол. р. Мрассу); *J. effusus* L. – 10, 11, 14, обычно; *J. filiformis* L. – 10, 11, обычно; *J. ranarius* Song. et Perrier ex Billot – 10, 14, редко; *J. tenuis* Willd. – 10, 14, изредка; ***J. trifidus* L. – 1, 3, редко; *Luzula confusa* Lindl. – 1, 2, очень редко (гора Патын); *L. pallidula* Kirschner – 5, 7, 10, обычно; *L. pilosa* (L.) Willd. – 4, 5, 7, обычно; *L. sibirica* V. Krecz. – 1, 2, редко; *L. spicata* (L.) DC. – 1 [21. С. 391].

Melanthiaceae (1/3): *Veratrum lobelianum* Bernh. – 2, 5, 7, обычно; *V. nigrum* L. – 5, 7, 9, изредка; *Zigadenus sibiricus* (L.) A. Gray – 3, 5, 7 [21. С. 371].

Liliaceae (4/5): *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Kryl. – 2, 4, 5, 7, обычно; *Tulipa patens* Agardh. ex Schult. et Schult. fil. – 3, очень редко (Подкатунская грива); *Gagea fedtschenkoana* Pasch. – 3 [21. С. 370]; *G. granulosa* Turcz. – 5, 7, обычно; *Lilium pilosiusculum* (Freyn) Miscz. – 4, 5, 7, 8, обычно.

Alliaceae (1/6): *Allium microdictyon* Prokh. – 2, 4, 5, обычно; *A. nutans* L. – 3, редко; ***A. obliquum* L. – 5, 7, очень редко (окр. Спасской резиденции, дол. р. Таза); *A. rubens* Schrad. ex Willd. – 3, изредка; *A. schoenoprasum* L. – 2, 10, изредка; *A. strictum* Schrad. – 3, 9, редко.

Hemerocallidaceae (1/1): *Hemerocallis minor* Mill. – 7, 9, редко.

Asparagaceae (1/1): *Asparagus officinalis* L. – 9, изредка.

Convallariaceae (2/3): *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt – 4, 5, обычно; *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim. – 4, 5, 6, 7, 8, 9, изредка; *P. odoratum* (Mill.) Druce – 3, 4, 5, 7, 8, обычно.

Trilliaceae (1/1): *Paris quadrifolia* L. – 4, 5, 6, обычно.

Iridaceae (1/2): **Iris bloudowii* Ledeb. – 3, 7, очень редко (среднее течение р. Кабырза); *I. ruthenica* Ker.-Gawl. – 5, 7, 8, изредка.

Orchidaceae (16/24): *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. – 4, 5, 7, редко; *Corallorhiza trifida* Chatel. – 11, редко; *Cypripedium calceolus* L. – 5, 7, редко; *C. guttatum* Sw. – 4, 5, 7, изредка; *C. macranthon* Sw. – 4, 5, 7, изредка; *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova – 10, 11, редко; *D. cruenta* (O.F. Muell.) Soo – 6, 10, 11, изредка; *D. fuchsii* (Druce) Soo – 5, 7, изредка; *D. incarnata* (L.) Soo – 10, 11, изредка; *D. meyeri* (Reichenb.fil.) Aver – 10, 11, изредка; ***Epipactis helleborine* (L.) Crantz. – 5, очень редко (окр. пос. Усть-Анзас); *E. palustris* (L.) Crantz. – 6, 10, изредка; *Epipogium aphyllum* Sw. – 4, 5, редко; *Goodyera repens* (L.) R. Br. – 4, редко; *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. – 5, 6, изредка; *Herminium monorchis* (L.) R. Br. – 10, 11, редко; ***Listera cordata*

(L.) R. Br. – 4, 5, 10, 11, редко; *L. ovata* (L.) R. Br. – 4, 6, 7, редко; *Malaxis monophyllos* (L.) Sw – 4, 5, 10, редко; *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. – 4, 5, редко; *Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht. – 4, 5, 7, редко; *Orchis militaris* L. – 4, 5, 7, редко; *Platanthera bifolia* (L.) Rich. – 5, 7, изредка; *Spirantes amoena* (Bieb.) Spreng. – 10, 11.

Salicaceae (2/17): *Populus balsamifera* L. – 13, часто; *P. laurifolia* Ledeb. – 6, изредка; *P. nigra* L. – 6, изредка; *P. tremula* L. – 4, 5, обычно; *Salix bebbiana* Sarg. – 5, 6, 7, 11, изредка; *S. caprea* L. – 5, 7, 10, часто; *S. cinerea* L. – 10, 11, изредка; *S. dasyclados* Wimm. – 10, изредка; *S. glauca* L. – 1, 3, часто; *S. hastata* L. – 1, часто; ***S. jenssenaensis* (Fr. Schmidt) B. Floder. – 1, редко; ***S. rhamnifolia* Pall. – 11, очень редко (гора Мустар); *S. rhamnifolia* subsp. *Saposhnikovii* (A.S. Skvorts.) N. Bolschakov – 11, очень редко (гора Мустар); *S. rorida* Laksch. – 10, часто; *S. rosmarinifolia* L. – 1, 11, редко; *S. triandra* L. – 10, изредка; *S. viminalis* L. – 6, 10, изредка.

Betulaceae (2/7): ***Betula divaricata* Ledeb. – 2, очень редко (Иксинский перевал); ***B. humilis* Schrank – 10, очень редко (гора Патын); *B. pubescens* Ehrh. – 6, 10, 11, обычно; *B. pendula* Roth – 5, обычно; *B. rotundifolia* Spach – 1, изредка; *B. tortuosa* Ledeb. – 2, 11, редко; *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar – 10, 11, обычно.

Ulmaceae (1/3): *Ulmus pumila* L. – 13, редко; *U. laevis* Pall. – 13, изредка; *U. glabra* Huds. – 13, редко.

Cannabaceae (2/2): *Cannabis sativa* L. – 13, изредка; *Humulus lupulus* L. – 5, 6, 7, часто.

Urticaceae (2/5): *Parietaria micrantha* Ledeb. – 3, редко; *Urtica dioica* L. – 5, 6, 7, 10, 13, обычно; *U. urens* L. – 13, редко; **U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz – 5, 6, 7, изредка; **U. sondenii* (Simm.) Avror. ex Geltman – 5, очень редко (окр. с. Самарский лог).

Santalaceae (1/2): *Thesium refractum* C.A. Mey. – 3, 7, изредка; *T. repens* Ledeb. – 3, 5, 7, часто.

Aristolochiaceae (1/1): *Asarum europaeum* L. – 4, 5, 7, часто.

Polygonaceae (9/27): *Aconogonon alpinum* (All.) Schur – 2, 7, 8, 9, обычно; *Bistorta officinalis* Delarbre – 2, 7, 10, 11, обычно; *B. vivipara* (L.) S.F. Gray – 10, 11, изредка; *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn. – 13, 14, редко; *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love – 13, 14, обычно; **F. dumetorum* (L.) Holub. – 3, 9, очень редко (устье р. Чиболзы, окр. с. Усть-Кабырза); *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray – 10, 11, 12, редко; *P. hydropiper* (L.) Spach – 10, 11, обычно; *P. lapathifolia* (L.) S.F. Gray – 10, обычно; **P. maculosa* S.F. Gray – 14, редко; *P. tomentosa* (Schrank) Bicknell – 13, 14, обычно; *Polygonum arenastrum* Boreau – 13, 14, часто; *P. aviculare* L. – 13, 14, обычно; **P. calcatum* Lindm. – 13, 14, очень редко (окр. пгт. Шерегеш, гора Зеленая); *P. neglectum* Bess. – 14, изредка; *Rheum compactum* L. – 3, редко; ***Rumex acetosa* L. – 7, 10, редко; *R. acetosella* L. – 7, 8, 9, 13, 14, обычно; *R. alpestris* Jacq. – 1, 2, 10, изредка; *R. aquaticus* L. – 10, 11, обычно; ***R. crispus* L. – 6, 10, редко; *R. longifolius*

DC. – 7, 10, 11, изредка; **R. obtusifolius* s.l. – 6, 10, 14, изредка; *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. – 8, 10, 13, 14, обычно; *R. stenophyllus* Ledeb. – 10, редко; *R. thyrsiflorus* Fingerh. – 7, 10, изредка; **Truellum sieboldii* (Meissn.) Sojak – 6, 14, редко.

Chenopodiaceae (3/10): ***Atriplex patula* L. – 10, 14, очень редко (окр. с. Кузедеево; с. Кондома); ***A. sagittata* Borkh. – 14, 15, очень редко (ст. Учун-лен); *Axyris amaranthoides* L. – 13, 14, изредка; *Chenopodium album* L. – 13, 14, обычно; *Ch. glaucum* L. – 10, 13, обычно; ***Ch. hybridum* L. – 3, 14, очень редко (долина р. Мрассу); ***Ch. polyspermum* L. – 10, изредка; **Ch. strictum* Roth – 11, 13, изредка; *Ch. suecicum* J. Murr – 10, 13, обычно; *Ch. urbicum* L. – 10, 13 [21. С. 102].

Amaranthaceae (1/2): *Amaranthus retroflexus* L. – 13, 14, обычно; *A. blitum* L. – 13, очень редко (г. Калтан).

Caryophyllaceae (21/40): *Agrostemma githago* L. – 13, 14 [20. С. 93]; *Arenaria viscida* Hall. f. ex Lois. – 13, 14, очень редко (пос. Спасск, г. Таштагол); *Cerastium arvense* L. – 3, 8, 9, редко; *C. davuricum* Fisch. ex Spreng. – 2, 5, 6, 7, обычно; *C. holosteoides* Fries – 5, 9, 10, 13, 14, обычно; *C. pauciflorum* Stev. ex Ser. – 3, 4, 6, обычно; *Cocciganthe flos-cuculi* (L.) Fourg. – 10, 11, изредка; *Dianthus barbatus* L. – 7, 8, редко; *D. superbus* L. – 5, 6, 10, обычно; *D. versicolor* Fisch. ex Link – 7, 9, изредка; ***Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr. – 3, 13, 14, изредка; **Gastrolychnis tristis* (Bunge) Czer. – 3, очень редко (гора Куль-Тайга); *Gypsophila altissima* L. – 3, 5, 9, редко; *G. patrinii* Ser. – 3, редко; **G. perfoliata* L. – 13, очень редко (г. Таштагол); *Lychnis chalcedonica* L. – 6, 7, 10, изредка; *Melandrium album* (Mill.) Garcke – 5, 7, 8, 9, 13, 14, обычно; ***Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell. – 2, очень редко (горы Большая Куль-Тайга, Мустаг, Патын); *M. stricta* (Sw.) Hiern – 11 [21. С. 91]; ***M. verna* (L.) Hiern – 1, 3, очень редко (горы Патын, Большая Куль-Тайга); *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl – 4, 5, 6, 7, 10, обычно; *Oberna behen* (L.) Ikonn. – 5, 7, 8, 9, 13, обычно; *Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn. – 3, 10, изредка; *Sagina procumbens* L. – 10, очень редко (пос. Спасск, окр. пос. Мрассу на руч. Малый Карашлан); *S. saginoides* (L.) Karst. – 3, 10, очень редко (пос. Спасск; пос. Мрассу, руч. Малый Карашлан); ***Saponaria officinalis* L. – 10, очень редко (с. Усть-Кабырза, дол. р. Кондома); *Scleranthus annuus* L. – 10, 14, очень редко (окр. пос. Спасск); ***Silene chamerensis* Turcz. – 1, 3, очень редко (горы Патын, Большая Куль-Тайга, Мустаг); *S. graminifolia* Turcz. – 3, очень редко (дол. р. Мрассу); *S. nutans* L. – 5, 7, 9, очень редко (Подкатунская гряда; р. Кабырзу); *S. amoena* L. – 5, 7, 8, 9, 10, обычно; **Spergula arvensis* L. – 13, 14, редко; *S. sativa* Boenn. – 13, 14, редко; ***Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl – 14, редко; *Stellaria bungeana* Fenzl – 4, 5, 6, 7, 10, обычно; *S. crassifolia* Ehrh. – 10, 11, редко; *S. graminea* L. – 5, 6, 7, 8, 9, обычно; *S. media* (L.) Vill. – 10, 13, 14, обычно; *S. palustris* Retz – 10, 11, изредка; ***S. peduncularis* Bunge – 3, очень редко (лев. бер. р. Таз ниже пос. Барнаулки), *S. uliginosa* Murray – 10, редко.

Nymphaeaceae (2/2): *Nymphaea candida* J. Presl. – 12, редко; *Nuphar pumila* (Timm) DC. – 12, изредка.

Ceratophyllaceae (1/1): *Ceratophyllum demersum* L. – 12, изредка.

Paeoniaceae (1/1): *Paeonia anomala* L. – 4, 5, 7, часто.

Ranunculaceae (19/48): *Aconitum anthoroideum* DC. – 3, изредка; *A. baicalense* Turcz. ex Rapaics – 3, редко; *A. barbatum* Pers. – 4, 5, 6, 7, изредка; *A. leucostomum* Worosch. – 2, очень редко (гора Б. Куль-Тайга); ***A. pascoii* Worosch. – 1, очень редко (гора Б. Куль-Тайга); *A. septentrionale* Koelle – 2, 4, 5, 7, обычно; *A. volubile* Pall. ex Koelle – 4, 5, 6, 7, 10, часто; *Actaea erythrocarpa* Fisch. – 4, 5, 7, изредка; *A. spicata* L. – 4, 5, 7, редко; *Adonis apennina* L. – 3, 5, 7, изредка; *A. vernalis* L. – 9, редко; *Anemone sylvestris* L. – 5, 7, 9, редко; ***Anemonastrum crinitum* (Juz.) Holub. – 1, редко; *Anemonoides altaica* (Fisch. ex C.A. Mey.) Holub – 3, 4, 5, 7, часто; *A. caerulea* (DC.) Holub – 4, 5, 6, 7, часто; *A. jenseensis* (Korsh.) Holub – 4, 5, 7, 10 [21. С. 66]; *A. reflexa* (Stephan) Holub – 4, 5, редко; *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link. – 2, изредка; *A. sibirica* Lam. – 5, 7, изредка; *Atragene speciosa* Weinm. – 3, 4, 5, 7, часто; *Batrachium aquatile* (L.) Dumort. – 12 [21. С. 68]; *B. circinatum* (Sibth.) Spach – 12 [21. С. 69]; ***B. eradicatum* (Laest.) Fries – 12, очень редко (верховья р. Мрассу); *B. kauffmannii* (Clerc) V. Krecz. – 12, изредка; *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch – 12 [21. С. 69]; ***Callianthemum sajanense* (Regel) Witasck. – 1, 2, редко; *Caltha palustris* L. – 10, 11, 12, обычно; *Cimicifuga foetida* L. – 5, 7, изредка; *Consolida regalis* S.F. Gray – 13, 14 [21. С. 63]; *Delphinium elatum* L. – 5, 7, 8, обычно; *D. retropilosum* (Huth) Sambuk – 5, 7, 8, редко; *Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene – 10 [21. С. 68]; *Pulsatilla patens* (L.) Mill. – 3, 9, изредка; *Ranunculus acris* L. – 4, 5, 6, 7, изредка; *R. borealis* Trautv. – 4, 5, 6, 7, 11, редко; *R. grandiflorus* C.A. Mey. – 2, 3, 4, 10, часто; *R. krylovii* Ovcz. – 2, 4, 5, редко; *R. monophyllus* Ovcz. – 4, 5, 6, 7, 10, часто; **R. pohleanus* Tzvel. – 8, очень редко (окр. г. Таштагола); *R. polyanthemus* L. – 4, 5, 7, 8, изредка; *R. propinquus* C.A. Mey. – 4, 4, 7, 8, 10, изредка; *R. repens* L. – 10, 11, часто; *R. reptans* L. – 10, 11, редко; *R. sceleratus* L. – 10, 11, 13, часто; *Thalictrum foetidum* L. – 3, 9, изредка; *T. minus* L. – 4, 5, 7, обычно; *T. simplex* L. – 4, 5, 7, изредка; *Trollius asiaticus* L. – 5, 7, 8, обычно.

Papaveraceae (1/1): *Chelidonium majus* L. – 3, 10, 13, 14, часто.

Fumariaceae (1/1): *Corydalis bracteata* (Steph.) Pars. – 2, 4, 5, 7, 13, обычно.

Brassicaceae (24/43): *Alyssum obovatum* (C.A. Mey.) Turcz. – 3, редко; *Arabis pendula* L. – 3, 6, 7, 10, 13, обычно; *A. sagittata* (Bertd.) DC. – 7, 8, 10, 13, редко; *Armoracia rusticana* Gaertn. – 13, 14, изредка; *Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb. – 5, 7, 10, 13, 14, обычно; *B. stricta* Andrz. – 6, 10, 11, 13, обычно; *Berteroa incana* (L.) DC. – 5, 8, 13, 14, изредка; *Brassica campestris* L. – 13, обычно; *B. juncea* (L.) Czern. – 13, 14, изредка; *Bunias orientalis* L. – 8, 13, 14, изредка; *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. – 13, 14, обычно; *Cardamine amara* L. – 10 [21. С. 134]; *C. bellidifolia* L. – 2, 10 [21. С. 133]; *C. impatiens* L. – 4, 5, 10, обычно; *C. macrophylla* Willd. – 4, 5, 10,

обычно; *C. parviflora* L. – 6, 7, 10 [21. С. 133]; *C. pratensis* L. – 6, 10, 11, изредка; *C. trifida* (Poir. ex Lam.) B.M.G. Jones – 5, 6, 10 [21. С. 133]; *Descurania sophia* (L.) Webb ex Prantl – 9, 13, 14, обычно; *Draba flandnizensis* Wulf. – 1, 3, очень редко (г. Патын); ***D. lanceolata* Royle – 3, очень редко (р. Мрасцу); *D. nemorosa* L. – 7, 8, 9, 13, 14, обычно; *D. sibirica* (Pall.) Thell. – 7, 8, изредка; ***Erysimum altaicum* C.A. Mey. – 3, очень редко (с. Старый Карчит); *E. cheiranthoides* L. – 3, 7, 9, 13, 14, обычно; *E. marschallianum* Andr. – 3, 9, 13, 14, изредка; *Hesperis sibirica* L. – 6, 7, 10, обычно; *Isatis costata* C.A. Mey. – 3, редко; *Lepidium densiflorum* Schrad. – 13, 14, изредка; *L. ruderales* L. – 13, 14, обычно; *Macropodium nivale* (Pall.) R. Br. – 1, 3, редко; *Neslia paniculata* (L.) Desv. – 13, 14, изредка; *Rorippa palustris* (L.) Bess. – 10, 11, 13, обычно; **R. sylvestris* (L.) Bess. – 10, редко; *Sinapis alba* L. – 13 [21. С. 139]; *S. arvensis* L. – 13, 14, обычно; *S. loeselii* L. – 13, 14, обычно; *S. officinale* (L.) Scop. – 13, 14, редко; ***Stevenia incarnata* (Pall. ex DC.) R. Kam. – 3, очень редко (окр. сс. Усть-Кабырза, Старый Карчит, Сензас); *Thlaspi arvense* L. – 13, 14, обычно; *Turritis glabra* L. – 3, 13, 14, изредка; *Camelina sativa* (L.) Crantz – 13, 14 [21. С. 142].

Droseraceae (1/2): *Drosera anglica* Huds. – 11, редко; *D. rotundifolia* L. – 11, редко.

Crassulaceae (3/7): *Orostachys spinosa* (L.) C.A. Mey. – 3, редко; ***Rhodiola quadrifida* (Pallas) Fischer et Meyer – 1, очень редко (гора Б. Куль-Тайга); ***Rh. rosea* L. – 1, 3, очень редко (гора Б. Куль-Тайга); *Sedum aizoon* L. – 5, 7, 10, редко; ***S. ewersii* Ledeb. – 3, изредка; *S. hybridum* L. – 3, часто; *S. telephium* L. – 3, 5, 6, 7, 10, изредка.

Saxifragaceae (3/6): *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch – 3, часто; *Chrysosplenium nudicaule* Bunge – 10, редко; *Chrysosplenium sibiricum* (Ser.) Charcev. – 3, 10, изредка; *Saxifraga aestivalis* Fischer et Meyer – 3, 10, редко; *S. cernua* L. – 3, 10, редко; *S. sibirica* L. – 3, 10, редко.

Parnassiaceae (1/1): *Parnassia palustris* L. – 10, изредка.

Grossulariaceae (2/5): *Grossularia acicularis* (Smith) Spach – 3, редко; *Ribes atropurpureum* C.A. Mey. – 4, 5, 6, 10, часто; *R. glabellum* (Trautv. ex Meyer) Hedl. – 4, 5, 6, 10, изредка; *R. nigrum* L. – 3, 4, 5, 6, часто; *R. spicatum* Robson – 4, 4, 6, 10, изредка.

Rosaceae (19/54): *Agrimonia pilosa* Ledeb. – 4, 5, 7, 8, 9, 10, обычно; *Alchemilla bungei* Juz. – 8, изредка; ***A. hebescentis* Juz. – 8, очень редко (р. Антроп); *A. gracilis* Opiz – 7, 8, 9, изредка; ***A. murbeckiana* Buser. – 8, очень редко (г. Таштагол); *A. omalophylla* Juz. – 4, 5, редко; ***A. orbicans* Juz. – 5, 8; *A. pachyphylla* Juz. – 5, 8, изредка; ***A. sibirica* Zam. – 7, 8, изредка; *Chamaerodos erecta* (L.) Bunge – 4, 10, редко; *Comarum palustre* L. – 10, 11, редко; *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt – 3, 9, обычно; ***C. uniflorus* Bunge – 3, редко; *Crataegus sanguinea* Pall. – 5, 7, 8, 9, изредка; ***Dryas oxyodonta* Juz. 1, редко; ***Filipendula stepposa* Juz. – 7, очень редко (перевал Консинский разлом); *F. ulmaria* (L.) Maxim. – 5, 6, 7, 8, 10, 11, обычно; *F. vul-*

garis Moench – 5, 7, 8, 9, изредка; *Fragaria vesca* L. – 4, 5, 7, часто; *F. viridis* (Duch.) Weston – 7, 8, 9, часто; *Geum allepicum* Jacq. – 4, 5, 6, 7, 13, 14, часто; *G. rivale* L. – 10, 11, часто; *Padus avium* Mill. – 4, 5, 6, 13, обычно; *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz – 3, 6, 10, изредка; *Potentilla acaulis* L. – 9, изредка; *P. anserina* L. – 10, 13, 14, обычно; *P. nivea* L. – 3, 4 [21. С. 191]; *P. argentea* L. – 5, 7, 8, 13, часто; *P. bifurca* L. – 3, 9, 13, 14, часто; *P. canescens* Bess. – 8, 13, часто; *P. chrysantha* Trev. – 5, 7, 8, 9, часто; *P. flagellaris* Willd. ex Schlecht. – 5, 6, 7, 8, 9, изредка; *P. fragarioides* L. – 5, 7, 8, 9, изредка; *P. longifolia* Willd. ex Schlecht. – 3, 5, 8, 9, часто; *P. multifida* L. – 3, 9, 13, 14, изредка; *P. norvegica* L. – 10, 13, изредка; *P. nudicaulis* Willd. ex Schlecht. – 9, 13, изредка; *P. paradoxa* Nutt. ex Torr. et Gray – 10, 13, часто; *P. sericea* L. – 3, 9, редко; *P. tergemina* Sojak. – 9, 14, изредка; *P. virgata* Lehm. – 5, 9, редко; *Rosa acicularis* Lindl. – 5, 7, 8, часто; *R. majalis* Herrm. – 5, 7, 8, часто; *Rubus caesius* L. – 10, изредка; *R. idaeus* L. – 5, 6, 7, обычно; *R. sachalinensis* Levl. – 3, редко; *R. saxatilis* L. – 3, 4, 5, 7, обычно; *Sanguisorba officinalis* L. – 5, 7, 8, 10, часто; **Sibbaldia procumbens* L. – 2, изредка; *Sorbus sibirica* Hedl. – 4, 5, 6, 7, обычно; *Spiraea chamaedryfolia* L. – 3, 5, 6, 7, часто; *S. hypericifolia* L. – 3, редко; *S. media* Franz Schmidt – 3, 4, 5, 7, часто; *S. salicifolia* L. – 10, 11, изредка.

Fabaceae (12/43): *Astragalus ceratoides* Bieb. – 3, изредка; *A. danicus* Retz. – 5, 7, 8, часто; *A. frigidus* (L.) Bunge – 2, 3 [21. С. 200]; *A. glycyphyllos* L. – 5, 7, редко; **A. kaufmannii* Kryl. s. str. – 9, очень редко (окр. с. Усть-Кабырза, р. Пызас); *A. uliginosus* L. – 5, 7, редко; ***A. stenoceras* С.А. Mey. – 3, 9, очень редко (пос. Кантус); **A. vaginatus* Pall. – 3, очень редко (р. Мрассу, ТК); *Caragana arborescens* Lam. – 3, 5, 7, 9, 13, часто; ***C. frutex* (L.) C. Koch – 3, 7, 9, обычно; *Hedysarum austrosibiricum* B. Fedtsch. – 1, 2, очень редко (гора Б. Куль-Тайга); *H. neglectum* Ledeb. – 2, 3 [21. С. 204]; *Lathyrus frolovii* Rupr. – 5, 7, редко; *L. gmelinii* Fritsch – 2, 4, 5, 7, обычно; *L. humilis* (Ser.) Spreng. – 5, 7, 8, 9, изредка; *L. palustris* L. – 10, редко; *L. pisiformis* L. – 5, 7, обычно; *L. pratensis* L. – 5, 7, 10, часто; *L. tuberosus* L. – 8, 9, 13, изредка; *L. vernus* (L.) Bernh. – 4, 5, 7, обычно; **Lotus sergievskiae* R. Kam. et Kovalevsk. – 13, очень редко (Ольжерасский разрез); **Lupinus polyphyllus* Lindley – 13, редко; *Medicago falcata* L. – 8, 9, 13, часто; *M. lupulina* L. – 8, 10, 14, изредка; *M. sativa* L. – 8, 13, изредка; *Melilotoides platycarpus* (L.) Sojak – 5, 7, 10, изредка; *Melilotus albus* Medik. – 6, 7, 8, 13, 14, часто; *M. officinalis* (L.) Pall. – 9, 13, 14, часто; *Oxytropis campanulata* Vass. – 5, 7, 8, 9, обычно; **Trifolium eximium* Stephan ex DC. – 3, очень редко (гора Патын); *T. hybridum* L. – 4, 5, 10, 13, обычно; *T. lupinaster* L. – 5, 7, 8, 9, 11, 13, обычно; *T. pratense* L. – 8, 9, 13, 14, обычно; *T. repens* L. – 5, 6, 7, 8, 13, 14, обычно; *Vicia amoena* Fisch. – 7, 9, 14, изредка; *V. cracca* L. – 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, обычно; ***V. lilacina* Ledeb. – 7, изредка; *V. megalotropis* Ledeb. – 7, редко; *V. multicaulis* Ledeb. – 3, 9, изредка; *V. sepium* L. – 5, 6, 7, 13, 14, часто; *V. sylvatica* L. – 4, 5, 7, часто; ***V. tenuifolia* Roth – 7, 8, 14, редко. *V. unijuga* A.Br. – 5, 7, часто.

Aceraceae (1/1): *Acer negundo* L. – 13, 14, обычно.

Geraniaceae (2/9): *Erodium cicutarium* (L.) L'Her. – 13, 14, часто; *Geranium albiflorum* Ledeb. – 2, 4, обычно; *G. bifolium* Patr. – 5, 7, 8, обычно; *G. krylovii* Tzvelev – 1, 2, 4, 7, часто; *G. laetum* Ledeb. – 7, очень редко (улус Набыхташ на р. Мрассу); *G. pratense* L. – 6, 7, 8, 9, часто; *G. pseudosibiricum* J. May. – 5, 6, 7, 8, 9, часто; *G. robertianum* L. – 4, редко; *G. sibiricum* L. – 6, 8, 9, 13, 14, часто.

Oxalidaceae Lindl. (1/1): *Oxalis acetosella* L. – 4, 5, обычно.

Linaceae S.F. Gray (1/1): **Linum perenne* L. – 2, очень редко (гора Патынь).

Polygalaceae R.Br. (1/1): *Polygala hybrida* DC. (*Polygala comosa* Schkuhr.) – 5, 8, 9, изредка.

Euphorbiaceae Juss. (1/7): *Euphorbia altaica* C.A. Mey. – 2, 3, 7, 10, редко; *E. discolor* Ledeb. (*E. borealis*) – 3, 5, 7, 9, 10, изредка; *E. esula* L. – 3, 5, 7, 10, изредка; ****E. jennisseiensis** Baikov – 5, 7, 8, очень редко (д. Старый Карчит, окрестности Кузедеево); **E. latifolia* – 6, 10, 13, очень редко (с. Кузедеево); *E. lutescens* C.A. Mey. – 2, 5, 7, 8, обычно; *E. virgata* Waldst. et Kit. – 9, 13, 14, часто.

Callitrichaceae (1/1): *Callitriche hermaphroditica* L. – 12, изредка.

Empetraceae (1/1): *Empetrum nigrum* L. – 1, 2, 3, изредка.

Balsaminaceae (1/2): *Impatiens glandulifera* Royle – 10, 13, изредка; *I. noli-tangere* L. – 4, 5, 7, 10, часто.

Rhamnaceae (1/1): *Frangula alnus* Mill. – 6, 10, изредка.

Tiliaceae (1/1): *Tilia sibirica* Bayer – 4, 5, редко.

Malvaceae (3/3): *Althaea officinalis* L. – 10 [21. С. 170]; ****Lavatera thuringica** L. – 3, 9, редко; *Malva pusilla* Smith – 13, 14, часто.

Hypericaceae (1/3): *Hypericum ascyron* L. – 7, 10, редко; *H. hirsutum* L. – 5, 7, изредка; *H. perforatum* L. – 5, 7, 8, 9, 13, часто.

Violaceae (1/14): ****Viola altaica** Ker. Gawl. – 1, 2, редко; ****V. arvensis** Murr. – 13, 14, редко; *V. biflora* L. – 2, 4, 7, 10, обычно; *V. canina* L. – 3, редко; *V. collina* Bess. – 5, 7, 8, 10, редко; *V. elatior* Fries – 3, 5, 8, 10, изредка; *V. hirta* L. – 5, 6, 7, обычно; ****V. mauritii** Tepl. – 3, очень редко (окр. пос. Мрассу; дол. р. Бол. Теш близ устья р. Мал. Теш); *V. mirabilis* L. – 4, 5, 6, 7, обычно; *V. nemoralis* Kutz. (*V. canina* auct. non L. р. max р.) – 4, 5, 6, 7, обычно; ****V. pumila** Chaix (*V. stagnina* auct. non Kit.) – 9, очень редко (Подкатунская гряда); *V. rupestris* F.W. Schmidt (*V. arenaria* DC.) – 3, 5, 7, 9, 10, обычно; ****V. selkirkii** Pursh ex Goldie – 3, 4, редко; *V. uniflora* L. – 4, 5, 6, 7, обычно.

Thymelaeaceae (1/1): *Daphne mesereum* L. – 4, 5, изредка.

Elaeagnaceae (2/2): *Elaeagnus angustifolia* L. – 13, редко; *Hippophae rhamnoides* L. – очень редко, 13 (Осинниковский разрез).

Lythraceae (1/1): *Lythrum virgatum* L. – 10, часто.

Onagraceae (4/13): *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. – 3, 5, 7, 10, 13, часто; *Circaea alpina* L. – 4, 5, обычно; *C. caulescens* (Kom.) Hara – 3, 7,

редко; *C. lutetiana* L. – 3, 4, 6, редко; *Epilobium adenocaulon* Hausskn. – 5, 7, 10, обычно; ***E. anagallidifolium* Lam. (*E. alpinum* L.) – 1, очень редко (гора Б. Куль-Тайга, ТК); *E. hirsutum* L. – 10, 11, изредка; *E. montanum* L. – 4, 5, 7, обычно; *E. palustre* L. – 10, 11, обычно; **E. pseudorubescens* A. Skvorts. – 10, 13, 14, изредка; *E. roseum* Schreb. – 10, 11, редко; **E. tianschanicum* Pavlov – 4, 10, очень редко (верх. р. Мрассу); *Oenothera biennis* L. – 14, редко; *O. rubricaulis* Klebahn. – 13, 14, очень редко (окр. г. Мыски).

Haloragaceae (1/3): *Myriophyllum sibiricum* Kom. – 12, часто; *M. spicatum* L. – 12, редко; *M. verticillatum* L. – 12 [21. С. 219].

Hippuridaceae (1/1): *Hippuris vulgaris* L. – 12, изредка.

Apiaceae (23/31): *Aegopodium alpestre* Ledeb. – 4, 5, 7, изредка; *A. podagraria* L. – 4, 5, 6, 7, обычно; *Angelica decurens* (Ledeb.) B. Fedtsch. – 10, 11, часто; *A. sylvestris* L. – 5, 7, часто; *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. – 4, 5, 6, 7, 10, часто; *Aulacospermum anomalum* (Ledeb.) Ledeb. – 3, изредка; *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm. 5, 7, обычно; ***B. multinerve* DC. – 3, часто; *Carum carvi* L. – 5, 8, 13, 14, часто; *Chaerophyllum prescottii* DC. – 7, 8, редко; *Cicuta virosa* L. – 10, 11, изредка; *Conioselinum tataricum* Hoffm. – 5, 6, 7, изредка; *Conium maculatum* L. – 13, 14, редко; *Heracleum dissectum* Ledeb. – 5, 7, обычно; *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V. Tichomirov – 5, 7, редко; *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. – 10, 11, редко; *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb. – 4, 5, редко; *Pastinaca sylvestris* Mill. – 13, 14, изредка; *Peucedanum baicalensis* (Redow. ex Willd.) Koch – 9, редко; *P. morisonii* Bess. ex Spreng. – 5, 8, 9, изредка; *Pimpinella saxifraga* L. – 7, 8, 14, часто; ***Phlojodicarpus vilosus* (Turcz. ex Fisch. et C.A. Mey.) Ledeb. – 1, редко; *Pleurospermum uralense* Hoffm. – 2, 4, 5, 7, обычно; *Sanicula europaea* L. – 4, 5, редко; *S. giraldii* H. Wolff – 4, 5, редко; ***Schultzia crinita* (Pall.) Spreng. – 1, 2, изредка; *Seseli buchtormense* (Fisch. ex Hornem.) Koch – 3 [21. С. 237]; ***S. condensatum* (L.) Reichenb. – 3, часто; *S. ledebourii* G. Don – 7 [21. С. 237]; *S. libanotis* (L.) Koch – 3, изредка; *Sium latifolium* L. – 10, изредка.

Cornaceae (1/1): *Swida alba* (L.) Opiz – 10, изредка.

Pyrolaceae (3/7): *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton – 4 [21. С. 161]; *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara – 4 [21. С. 161]; *O. secunda* (L.) House – 4 [21. С. 160]; *Pyrola asarifolia* Michaux – 4 [21. С. 158]; *P. chlorantha* Sw. – 4, 5, редко; *P. minor* L. – 1, 4, 5, изредка; *P. rotundifolia* L. – 1, 4, 5, изредка.

Monotropaceae (1/1): *Hypopitis monotropa* Crantz. – 4, 5, редко.

Ericaceae (4/5): ***Arctous alpina* (L.) Niedenzu – 1, очень редко (гора Патын); *Andromeda polifolia* L. – 1, 11, редко; *Ledum palustre* L. – 10, 11, редко; *Rhododendron aureum* Georgi – 1, очень редко (гора Патын); ***Rh. dauricum* L. – 3, 4, редко.

Vacciniaceae (2/4): *Oxycoccus palustris* Pers. – 10, 11, изредка; *Vaccinium myrtillus* L. – 1, 2, 4, изредка; *V. uliginosum* L. – 1, 11, редко; *V. vitis-idaea* L. – 1, 4, изредка.

Primulaceae (6/11): *Androsace filiformis* Retz. – 6, 10, 13, обычно; *A. laciflora* Fisher ex Duby – 3, 7, 9, 11, 13, 14, часто; *A. maxima* L. – 3, 9, редко;

A. septentrionalis L. – 3, 9, 11, 13, 14, изредка; *Cortusa altaica* Losinsk. – 2, 3, очень редко (подножие горы Б. Куль-Тайга, перевал Консинский разлом); *Lysimachia vulgaris* L. – 6, 10, 11, часто; *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichb. – 10, 11, изредка; *Primula cortusoides* L. – 5, 7, 8, обычно; *P. macrocalyx* Bunge – 5, 7, 8 [21. С. 163]; *P. pallasii* Lehm. – 2, 4, 5, изредка; *Trientalis europaea* L. – 4, 5, часто.

Limoniaceae (1/1): *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss. – 3, 9, редко.

Gentianaceae (5/8): *Ciminalis grandiflora* (Laxm.) Zuev (*Gentiana grandiflora* Laxm.) – 1, 2, редко; *C. pseudoaquatica* (Kusn.) Zuev (*G. pseudoaquatica* Kusn.) – 6, 8, 9 [21. С. 252]; *Dasystephana macrophylla* (Pallas) Zuev (*G. macrophylla* Pallas) – 2, 5, 7, 8, 9, изредка; *D. pneumonanthe* (L.) Zuev (*G. pneumonanthe* L.) – 5, 6, 7, 8, редко; *D. septemfida* (Pallas) Zuev (*G. fischeri* P. Smirn.) – 2, 4, 10, редко; *Gentianella amarella* (L.) Boerner (*G. amarella* L.) – 6, 7, 8, 9, изредка; *Gentianopsis barbata* (Froehl.) Ma (*G. barbata* Froehl.) – 3, 5, 6, 7, изредка; *Swertia obtusa* Ledeb. – 1, 2, редко.

Menyanthaceae (2/2): *Menyanthes trifoliata* L. – 10, 11, изредка; *Nymphoides peltata* (S.G. Gmelin) O. Kuntze – 12 [21. С. 255].

Apogynaceae (1/1): *Trachomium lancifolium* (Russanov) Pobed. – 3, 10, редко.

Convolvulaceae (2/2): *Calystegia sepium* (L.) R.Br. – 6, 10, изредка; *Convolvulus arvensis* L. – 13, 14, обычно.

Cuscutaceae (1/2): *Cuscuta europaea* L. – 6, 7, 8, изредка; *C. lupuliformis* Krocke – 5, 6, изредка.

Polemoniaceae (2/2): *Collomia linearis* Nutt. – 13, 14, редко; *Polemonium caeruleum* L. – 2, 4, 5, 6, 7, обычно.

Hydrophyllaceae (1/1): *Phacelia tanacetifolia* Benth – 13, 14 [20. С. 269].

Boraginaceae (11/17): *Brunnera sibirica* Steven – 4, 6, 10, изредка; *Cynoglossum officinale* L. – 9, 13, 14, изредка; *Echium vulgare* L. – 13, 14, изредка; *Eritrichium pectinatum* (Pallas) DC. – 3, редко; *Hackelia deflexa* (Wahlenb.) Opiz. – 3, изредка; *Lappula tuvinica* Ovczinnicova – 9, редко; *L. squarrosa* (Retz.) Dumort. – 9, 10, 13, 14, часто; *Lithospermum officinale* L. – 9, 13, 14, изредка; *Myosotis arvensis* (L.) Hill – 5, 6, 8, 9, 13, изредка; *M. caespitosa* K.F. Schultz – 4, 6, 10, 11, изредка; *M. imitata* Serg. – 5, 8, 9, изредка; *M. krylovii* Serg. – 4, 5, 7, часто; *M. scorpioides* L. – 4, 10, 11, обычно; *Nonea rossica* Steven – 9, 13, изредка; *Onosma gmelinii* Ledeb. – 3, очень редко (Подкактунская грива); *O. simplicissima* L. – 3, 9, редко; *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem. – 5, 7, 8, обычно.

Lamiaceae (18/32): *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy – 14, редко; *Dracocephalum grandiflorum* L. – 1, 2, 3, 10, изредка; *D. krylovii* Lipsky – 3, очень редко (поселки Усть-Анзас, Усть-Кабырза, Челей); *D. nutans* L. – 5, 8, 9, 13, 14, часто; *D. ruyschiana* L. – 5, 7, 8, 9, 13, изредка; *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl. – 7, 8, 13, 14, изредка; *Galeopsis bifida* Boenn. – 7, 6, 13, 14, часто; *G. speciosa* Miller – 7, 13, 14, изредка; *Glechoma hederacea* L. – 4, 5, 6, 7, 10, 13, обычно; *Lamium album* L. – 4, 5, 6, 7, обычно; *Leonurus glaucescens* Bunge – 3, 7, 9, 13,

изредка; *L. tataricus* L. – 9, 14, изредка; *Lycopus europaeus* L. – 6, 10, изредка; *Mentha arvensis* L. – 6, 10, 11, изредка; **M. gracialis* Sole – 14, очень редко (г. Таштагол); *M. x piperita* L. – 13, очень редко (пос. Кондома); ***Nepeta cataria* L. – 13, редко; *N. nuda* L. (*Nepeta pannonica* L.) – 7, 8, 9, 13, изредка; *Origanum vulgare* L. – 3, 5, 7, 8, 9, обычно; *Phlomis tuberosa* L. – 5, 7, 9, 13, часто; *Prunella vulgaris* L. – 5, 6, 7, 8, 10, 13, обычно; *Salvia verticillata* L. – 3, 14, редко; *Schizonepeta multifida* (L.) Briq. – 3, 9, редко; *Scutellaria galericulata* L. – 10, изредка; *S. mongolica* K. Sobol. – 3, 10, изредка; *S. scordiifolia* Fischer ex Schrank – 3, 9, 13, редко; *Stachys palustris* L. – 10, 11, 13, часто; ***S. sylvatica* L. – 4, 5, 6, 7, 10, часто; *Thymus jensiseensis* Iljin – 3, 10, изредка; *T. mongolicus* (Ronn.) Ronn – 3 [21. С. 297]; ***T. proximus* Serg. – 3, изредка; *T. sibiricus* (Serg.) Klokov et Schost. – 3, 10, редко; *Ziziphora clinopodioides* Lam. – 3, изредка.

Solanaceae (3/4): *Hyoscyamus niger* L. – 13, 14, изредка; *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don. fil. – 3, редко; *Solanum kitagawae* Schönbeck-Temesy – 3, 6, 10, 11, изредка; *S. nigrum* L. – 13, редко.

Scrophulariaceae (10/32): *Chaenorhinum minus* (L.) Lange – 13, 14, очень редко (г. Таштагол, устье р. Каз, окр. д. Клепочная); *Euphrasia hirtella* Jordan ex Reuter – 5, 7, 8, 13 [21. С. 278]; ***E. brevipilia* Burn. Et Greml. – 4, 5, 13, 14, изредка; *E. pectinata* Ten. – 3, 7, 8, 11, 13, 14, часто; *E. stricta* D. Wolff ex J.F. Lehm. – 4, 5, 7, 8, 9, 13, 14, часто; ***E. vernalis* List – 13, 14, редко; *Limosella aquatica* L. – 10, 11, изредка; *Linaria acutiloba* Fischer ex Reichenb. – 3, 8, 13 [21. С. 273]; *L. vulgaris* Miller – 8, 9, 13, 14, часто; *Melampyrum cristatum* L. – 5, 7, 8 [21. С. 277]; *Odontites vulgaris* Moench – 8, 9, 13, 14, изредка; ***Pedicularis brachystachys* Bunge – 1, 2, 3, очень редко (гора Патын); *P. incarnata* L. – 3, 5, 7, 8, 9, часто; *P. sibirica* Vved. – 5, 7, 8, 9, редко; *Rhinanthus aestivalis* (N. Zinger) Schischkin et Serg. – 8, 10, 13, редко; *R. serotinus* (Schoenheit) Oborny – 5, 7, 8, 10, 13, 14, часто; *Scrophularia altaica* Murray – 3, 4 [21. С. 273]; *S. nodosa* L. – 10, изредка; *S. umbrosa* Dumort. – 10 [21. С. 273]; *Verbascum thapsus* L. – 3, 8, 9, 13, часто; *Veronica anagallis-aquatica* L. – 10, 11, изредка; *V. beccabunga* L. – 10, 11, часто; *V. chamaedrys* L. – 5, 7, 8, 9, часто; ***V. densiflora* Ledeb. – 1, 3, очень редко (гора Куль-Тайга); *V. incana* L. – 3, 9, изредка; *V. krylovii* Schischkin – 5, 7, 8, 9, изредка; *V. longifolia* L. – 5, 7, 10, часто; **V. officinalis* L. – 10, очень редко [24. С. 58]; ***V. porphyriana* Pavlov – 3, 9, изредка; ***V. scutellata* L. – 10, 11, очень редко (р. Антроп); *V. serpyllifolia* L. – 5, 6, 7, 10, изредка; *V. spicata* L. – 3, 7, 8, 9, 13, изредка.

Orobanchaceae (1/2): *Orobanche alsatica* Kirschl. – 5, 7, 8, 9, изредка; *O. pallidiflora* Wimmer et Grab. – 4, 5, 7, изредка.

Lentibulariaceae (1/1): *Utricularia vulgaris* L. – 12, редко.

Plantaginaceae (1/4): *Plantago lanceolata* L. – 8, 10, 14, изредка; *P. major* L. – 7, 8, 13, 14, изредка; *P. media* L. – 7, 8, 13, 14, часто; ***P. urvillei* Opiz – 9, 13, изредка.

Rubiaceae (2/11): *Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed. – 3, 4, 5, 6, 7, обычно; *Galium boreale* L. – 4, 5, 7, 8, 9, обычно; *G. mollugo* L. – 5, 7, 8, 13, 14, изредка; *G. odoratum* (L.) Scop. – 4, 5, изредка; *G. palustre* L. – 10, 11, изредка; *G. physocarpum* Ledeb. – 5, 7, 8, 9, изредка; *G. trifidum* L. – 10, 11 [21. С. 256]; *G. triflorum* Michaux – 3, 4, редко; *G. uliginosum* L. – 6, 10, 11, часто; *G. vailantii* DC. – 13, 14, изредка; *G. verum* L. – 3, 8, 9, 13, обычно.

Caprifoliaceae (2/5): *Linnaea borealis* L. – 4, изредка; *Lonicera altaica* Pallas – 3, 4, 5, изредка; *L. pallasii* Ledeb. – 4, 5, 7, изредка; *L. tatarica* L. – 3, 5, 7, 9, 10, 13, изредка; *L. xylosteum* L. – 3, 4, 5, 6, часто.

Sambucaceae (1/1): *Sambucus sibirica* Nakai – 4, 5, 10, обычно.

Viburnaceae (1/1): *Viburnum opulis* L. – 4, 5, 7, 10, обычно.

Adoxaceae (1/1): *Adoxa moschatellina* L. – 4, 5, 6, часто.

Valerianaceae (2/4): *Patrinia sibirica* (L.) Juss. – 1, 2, 3, изредка; ***Valeriana altaica* Sumn. – 1, 2, 3, очень редко (гора Патын); *V. rossica* P.Smironov – 3, 9, изредка; *V. transjensisensis* Kreyer – 3, 8, 9, изредка.

Dipsacaceae (2/2): ***Knautia arvensis* (L.) Coulter – 8, 9, 13, изредка; *Scabiosa ochroleuca* L. – 3, 9, 13, изредка.

Cucurbitaceae (1/1): *Echinocystis lobata* (Michaux) Torrey et Gray – 10, 13, 14, часто.

Campanulaceae (2/13): *Adenophora golubinzvaeana* Reverd. – 2, 7, редко; **A. lamarkii* Fisher – 2, очень редко (гора Патын); *A. liliifolia* (L.) A. DC. – 5, 6, 7, 8, часто; **A. tricuspidata* (Fisher ex Schultes) A. DC. – 2, 3, очень редко (горы Патын и Б. Куль-Тайга); *Campanula altaica* Ledeb. – 5, 7, 8, 9, изредка; *C. bononiensis* L. – 9, очень редко (Подкатунская грива); *C. cervicaria* L. – 4, 5, 6, 7, изредка; *C. glomerata* L. – 5, 8, 9, изредка; *C. patula* L. – 7, 13 [21. С. 302]; **C. rapunculoides* L. – 7, 13, очень редко (р. Пызас); ***C. rotundifolia* L. – 1, 3, 5, 7, 10, часто; *C. sibirica* L. – 5, 7, 8, 9, 13, изредка; *C. trachelium* L. – 4, 5, 7, редко.

Asteraceae (51/130): *Achillea asiatica* Serg. – 5, 7, 8, 9, 14, изредка; *A. millefolium* L. – 5, 7, 8, 9, 13, 14, часто; *Alfredia cernua* (L.) Cass. – 4, 5, 7, изредка; *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. – 3, 4, 5, изредка; *Anthemis subtinctoria* Dobroc. – 8, 9, 13, 14, изредка; *Arctium lappa* L. – 13, 14, редко; ***A. leiospermum* Juz. et C. Serg. – 13, 14, очень редко (г. Таштагол, г. Мундыбаш); *A. tomentosum* Mill. – 10, 13, 14, часто; *Artemisia absinthium* L. – 8, 13, 14 [21. С. 327]; *A. bargusinensis* Spreng. – 9 [21. С. 323]; *A. dracunculus* L. – 9, 13, изредка; *A. frigida* Willd. – 3, 9, изредка; *A. glauca* Pall. ex Willd. – 9, 13, изредка; *A. gmelinii* Web. ex Stechm. – 3, 7, изредка; *A. integrifolia* L. – 5, 7 [21. С. 324]; *A. laciniata* Willd. – 5, 8, 9, 10, изредка; *A. latifolia* Ledeb. – 3, 5, 7, 8, 9, изредка; *A. macrantha* Ledeb. – 3, 8, 9, изредка; *A. rupestris* L. – 3, изредка; *A. santolinifolia* Turcz. ex Bess. – 3, 9 [21. С. 326]; *A. sericea* Web. ex Stechm. – 3, 9, изредка; *A. sieversiana* Willd. – 13, 14, изредка; *A. vulgaris* L. – 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, обычно; *Aster alpinus* L. 1, 2, 3, 9, изредка; *Bidens cernua* L. – 10, 11, изредка; *B. radiata* Thuill. – 10, 11, изредка; *B. tripartita* L. – 10, 11, из-

редка; *Cacalia hastata* L. – 4, 5, 6, 7, 10, 11, обычно; *Carduus crispus* L. – 10, 13, 14, часто; *C. nutans* L. – 3, 9, 13, 14, редко; *Carlina biebersteinii* Bernh. ex Hornem. – 9, 10, редко; *Centaurea cyanus* L. – 13, редко; *C. jacea* L. – 8, 9, 13, часто; ***C. phrygia* L. – 7, 8, 9, очень редко (с. Кузедеево); *C. scabiosa* L. – 5, 7, 6, 8, 9, часто; *Chamomilla recutita* (L.) Rauschert – 13, 14, редко; *Ch. suaveolens* (Pursh) Rydb. – 13, 14, изредка; *Cichorium intibus* L. – 13, 14, изредка; *Cirsium helenioides* (L.) Hill – 3, 5, 7, 10, часто; *C. heterophyllum* (L.) Hill – 3, 5, 7, изредка; *C. incanum* (S.G. Gmel.) Fisch. – 8, 10, 13, 14, изредка; *C. serratuloides* (L.) Hill. – 5, 7, изредка; *C. setosum* (Willd.) Bess. – 10, 13, 14, обычно; *C. vulgare* (Savi) Ten. – 10, 13, 14, изредка; *Cosmos bipinnatus* Cav. – 13, 14, редко; *Crepis lyrata* (L.) Froel. – 3, 4, 5, 7, часто; *C. praemorsa* (L.) Tausch – 5, 7, 8, 9, изредка; *C. sibirica* L. – 4, 5, 7, 8, часто; *C. tectorum* L. – 3, 13, 14, обычно; *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel. – 13 [21. C. 313]; *Doronicum altaicum* Pall. – 1, 2, 3, изредка; *Erigeron acris* L. – 7, 8, 9, 11, часто; *E. canadensis* L. – 13, 14, часто; *E. elongatus* Ledeb. – 3, 5, 8, 10, изредка; ***E. eriocalyx* (Ledeb.) Vierh. – 1, 2, 3, очень редко (гора Б. Куль-Тайга); ***Galatella biflora* (L.) Nees – 9, изредка; *Galinsoga parviflora* Cav. – 13, 14 [21. C. 318]; ***Gnaphalium norvegicum* Gunn. – 2, 11, очень редко (гора Лысуха); *Gn. sylvaticum* L. – 4, 5, 7, 8, 11, изредка; *Gn. uliginosum* L. – 6, 10, изредка; *Helianthus annuus* L. – 13, 14, редко; ***H. tuberosus* L. – 13, 14, редко; *Hieracium chamar-dabanense* Tupitzina – 3, 8 [21. C. 353]; *H. ganeschii* Zahn – 3, 4, 5, очень редко (р. Антроп); *H. korschinskyi* Zahn – 3, 4, 5, 7, 11, изредка; *H. krylovii* Nevski et Schljak – 3, 4, 7, изредка; *H. kusnetzkiense* Schischkin – 3, 7 [21. C. 353]; *H. narymense* Schischk. et Serg. – 3, 4, 5, 7, редко; **H. robustum* Fries – 8, 9, редко; *H. schischkinii* Juxip – 3, 4, 5, 7, очень редко (гора Мундыбаш); *H. tuvinicum* Krasnob. et Schaulo – 3, 4, 7, 11, редко; *H. umbellatum* L. – 5, 7, 8, 9, часто; ***H. veresczaginii* Schischkin et Serg. – 4, 5, 7, очень редко (р. Б. Теш); *H. virosum* Pall. – 3, 9, редко; *Inula aspera* Poir. – 3, 9, редко; *I. britannica* L. – 9, 10, 14, изредка; *I. helenium* L. – 6, 8, 11, 13, редко; ***I. salicina* L. – 4, 5, 7, 8, 9, 10, часто; *Lactuca serriola* L. – 13, 14, редко; *L. sibirica* (L.) Benth. ex Maxim. – 6, 7, 10, изредка; ***Lapsana communis* L. – 13, 14, редко; *Leontodon autumnalis* L. – 7, 8, 13, изредка; *Leucanthemum vulgare* Lam. – 7, 8, 9, 13, часто; *Ligularia glauca* (L.) O. Hoffm. – 5, 7, 8, 9, изредка; *L. sibirica* (L.) Cass. – 10, 11, редко; *Matricaria perforata* Merat – 13, 14, часто; *Petasites frigidus* (L.) Cass. – 10, 11 [21. C. 327]; *P. radiatus* (J.F. Gmel.) Toman – 10, изредка; *Picris davurica* Fisch. – 9, 13, редко; *P. hieracioides* L. – 3, 7, 8, 13, обычно; *Pilosella dublitzkii* (Fedtsch. B. et Nevski) Tupitzina – 2, 4 [21. C. 356]; *P. lydiae* (Schischk. et Steinb.) Tupitzina – 4, 5, 7, изредка; ***P. vaillantii* (Tausch) Sojak – 8, 13, изредка; *Ptarmica impatiens* (L.) DC. – 3, 7, изредка; ***P. ledebouri* (Heimerl.) Serg. – 2, очень редко (гора Мустар); *P. salicifolia* (Bess.) Serg. – 10, 11 [21. C. 319]; *Saussurea alpina* (L.) DC. – 1, 2, редко; *S. controversa* DC. – 3, 4, 5, изредка; *S. frolovii* Ledeb. – 1, 2, редко; *S. latifolia* Ledeb. – 2, 3, 4, 5, часто; *S. parviflora* (Poir.) DC. – 6, 10, изредка; *Scorzonera*

austriaca Willd. – 3, 9, изредка; *S. radiata* Fisch. ex Ledeb. – 1, 2, 9, редко; *Senecio erucifolius* L. – 5, 7, 8, 9, изредка; *S. fluviatilis* Wallr. – 7, 10, 11, редко; *S. jacobaea* L. – 5, 7, 9, 14, изредка; *S. nemorensis* L. – 4, 5, 6, 7, часто; *S. viscosus* L. – 13, 14, редко; *S. vulgaris* L. – 13, 14, редко; *Serratula coronata* L. – 4, 5, 6, 7, изредка; *Solidago canadensis* L. – 13, редко; ***S. dahurica* Kitag. – 3, 4, 5, 10, изредка; ***S. gebleri* Juz. – 1, 2, редко; *S. virgaurea* L. – 5, 7, 10, обычно; *Sonchus arvensis* L. – 13, 14, обычно; *S. asper* (L.) Hill – 13, 14 [21. С. 347]; *S. oleraceus* L. – 13, 14, редко; *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) – 2, обычно; *S. orientale* (Serg.) Czer. (*Rhaponticum orientale* (Serg.) Peschkova) – 2, очень редко (гора Патын); ***Tanacetum boreale* Fisch. ex DC. – 2, 10, очень редко (гора Б. Куль-Тайга); *T. vulgare* L. – 8, 9, 14, обычно; *Taraxacum officinale* Wigg. – 5, 6, 7, 8, 9, 13, 14, обычно; *T. printzii* Dahlst. – 6, 7, 10 [21. С. 350]; *Tephroses integrifolia* (L.) Holub – 3, 9, часто; *Tragopogon orientalis* L. – 9, изредка; ***T. sibiricus* Ganesch. – 9, редко; *Trommsdorffia maculata* (L.) Bernh. – 7, 8, 9, обычно; *Tussilago farfara* L. – 10, 13, 14, обычно; *Xanthium strumarium* L. – 13, 14, редко; **Youngia tenuifolia* (Willd.) Bab. et Stebbins – 3, 9, редко.

Флористическое разнообразие изученной территории представлено 977 видами высших сосудистых растений, относящимися к 115 семействам и 431 роду. Сосудистые споровые растения (хвощи, плауновидные, папоротники) составляют 45 видов, из них папоротников – 34 вида. По десять и более видов включают 24 семейства; в совокупности они содержат 749 видов, или 76,6%, всего видового состава изучаемой территории. Богаче других в видовом отношении представлены семейства *Asteraceae* (130 видов), *Poaceae* (83), *Cyperaceae* (59), *Rosaceae* (54), *Ranunculaceae* (48), *Brassicaceae* и *Fabaceae* (по 43 вида), *Caryophyllaceae* (40), *Lamiaceae* и *Scrophulariaceae* (по 32 вида), *Apiaceae* (31). По десять и более родов содержат 12 семейств: *Asteraceae* (51 вид), *Poaceae* (33), *Brassicaceae* (24), *Apiaceae* (23), *Caryophyllaceae* (21), *Ranunculaceae* (19), *Rosaceae* (19), *Lamiaceae* (18). В изученной флоре 66 семейств представлены только одним родом, а 41 из них – лишь одним видом.

В ходе наших исследований впервые для области отмечены 44 вида: *Asplenium septentrionale*, *Epilobium pseudorubescens*, *Gastrolychnis tristis*, *Leersia oryzoides*, *Mentha gracialis*, *Trifolium eximium* и др.; для Горной Шории – 119 видов: *Agrostis sibirica*, *Aconitum pascoii*, *Chenopodium hybridum*, *Eriophorum gracile*, *Listera cordata*, *Minuartia biflora*, *Typha laxmannii* и др.

В существующую систему особо охраняемых территорий Кемеровской области входит Государственный природный национальный парк «Шорский», на территории которого охраняется большая часть редких растений Горной Шории. В 2000 г. издана Красная книга Кемеровской области [25], в которую включены 65 видов сосудистых растений, подлежащих охране на территории Горной Шории. В результате исследований обнаружено 5 новых редких для Кемеровской области видов.

Очевидно, что охрана отдельных видов неразрывно связана с охраной сообществ в целом, поэтому приводим анализ редких и исчезающих видов по основным типам местообитаний. В высокогорных сообществах охране подлежат 12 видов: *Aconitum pascoi*, *Veronica densiflora*, *Dasystephana septemfida*, *Rhodiola rosea* L., *Saussurea frolovii*, *Patrinia sibirica*, *Arctous alpina*, *Rhododendron aureum*, *Adenophora golubinzvaeana*, *Callianthemum sajanense*, *Hyperzia selago*. Этот список предлагаем дополнить следующими видами: *Erigeron eriocalyx*, *Cortusa altaica*, *Minuartia verna*, *Minuartia biflora*, *Rhodiola quadrifida*, а также впервые обнаруженными для Кемеровской области *Trifolium eximium*, *Gastrolychnis tristis*, *Aconitum leucostomum*.

Территория Кемеровской области, а именно Горная Шория, – уникальный рефугиум третичной растительности, где сохранилась самая крупная в Сибири формация широколиственного леса из *Tilia sibirica* Bayer. Также большой интерес представляют черневые леса, которые на территории Кемеровской области представлены наиболее широко. В данных сообществах охране подлежат 23 вида. Особого внимания заслуживают такие виды, как *Osmorhiza aristata*, *Sanicula europaea*, *Polystichum braunii*, *Ophioglossum vulgatum*, *Tilia sibirica*, *Geranium robertianum*, *Polypodium vulgare*. Некоторые из них в Кемеровской области встречаются только в лесных сообществах Горной Шории: *Tilia sibirica*, *Sphaerotorrhiza trifida*, *Scrophularia altaica*, *Ophioglossum vulgatum*, *Geranium robertianum*. В других типах сообществ (луговых, болотных, водных и околоводных) отмечено 17 редких видов растений. На территории Кемеровской области только в Горной Шории из них встречаются: *Scirpus validus*, *Campanula bononiensis*, *Physochlaina physaloides*. Петрофитные группировки на скальных выходах по берегам рр. Мрассу и Кондомы включают в свой состав большое количество редких видов и являются уникальными для пояса черневой тайги. Наиболее интересны в этом отношении окрестности г. Спасска (верховье р. Кондомы), Катунская грива (среднее течение р. Кондомы), верхнее и среднее течение р. Мрассу. Всего редких видов в этих сообществах 12: *Tulipa patens*, *Physochlaina physaloides*, *Dracocephalum krylovii*, *Rheum compactum*, *Allium rubens*, *Aconitum biflorum*, *Ziziphora clinopodioides*, *Ephedra distachia*, *Asplenium ruta-muraria*, *Artemisia santolinifolia*, *Gypsophila patrini*, *Melica altissima*.

Литература

1. Ресурсы поверхностных вод СССР: Алтай и Западная Сибирь. Средняя Обь. Л. : Гидрометеиздат, 1972. Т. 15. 408 с.
2. Куминова А.В. Растительность Кемеровской области. Новосибирск : Зап.-Сиб. филиал АН СССР. Биол. ин-т., 1949. 167 с.
3. Крылов П.Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Известия Императорского Томского университета. Томск, 1891. В. 1. С. 1–40.
4. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 253 с.
5. Ревердатто Л.Ф. К вопросу о судьбе Липового острова в Кузнецком Алатау // Известия Томского университета. 1925. Т. 25. С. 277–280.

6. Баранов В.И., Смирнов М.Н. Пихтовая тайга на предгорьях Алтая. Пермь : Кн. изд-во, 1931. 96 с.
7. Грубов В.И. О современном состоянии Липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау // Советская ботаника. 1940. № 1. С. 84–85.
8. Хлонов Ю.П. Липа и липняки Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во АН СССР, 1965. 154 с.
9. Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1985. 156 с.
10. Барышева О.В., Яковлева Г.И. Новые виды растений во флоре Кемеровской области // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 4. С. 156–159.
11. Буко Т.Е., Шереметова С.А., Куприянов А.Н. и др. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Кемеровской области // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 12. С. 1903–1907.
12. Буко Т.Е., Шереметова С.А., Эбель А.Л. Новые местонахождения редких видов, внесенных в «Красную книгу Кемеровской области» // Ботанические исследования Сибири и Казахстана : сб. науч. трудов. Кемерово : Ирбис, 2009. Вып. 15. С. 91–93.
13. Шереметова С.А., Буко Т.Е. Флористические находки в Кемеровской области // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул ; Кемерово : Ирбис, 2006. Вып. 12. С. 68–73.
14. Шереметова С.А., Буко Т.Е., Эбель А.Л. Новые для Горной Шории виды сосудистых растений // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Кемерово: Ирбис, 2009. Вып. 15. С. 86–90.
15. Эбель А.Л. Флористические находки в Кемеровской области // Ботанические исследования Сибири и Казахстана : сб. науч. трудов. Кемерово : Ирбис, 2004. Вып. 10. С. 123–125.
16. Эбель А.Л., Буко Т.Е., Шереметова С.А. и др. Новые для Кемеровской области виды сосудистых растений // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 1. С. 106–113.
17. Эбель А.Л., Шереметова С.А., Буко Т.Е. Флористические находки в бассейне Томи (Западная Сибирь) // Бюллетень МОИП. Отд. биол., 2009. Т. 114, вып. 3. С. 87–90.
18. Флора Сибири : в 14 т. Новосибирск : Наука, 1987–2003.
19. Гуреева И.И., Пейдж К.Н. Род *Pteridium* (Hypolepidaceae) в Северной Евразии // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 6. С. 915–933.
20. Шмаков А.И. Семейство *Athygiaceae* – Кожедыжниковые // Флора Алтая. Барнаул : АзБука, 2005. Т. 1.
21. *Определитель* растений Кемеровской области / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2001. 477 с.
22. Шмаков А.И. Семейство *Dryopteridaceae* – Щитовниковые. Род *Dryopteris* – Щитовник // Флора Алтая. Барнаул : АзБука, 2005.
23. Шмаков А.И. Семейство *Woodsiaceae* – Вудсиевые // Флора Алтая. Барнаул : АзБука, 2005. Т. 1.
24. Красноборов И.М., Шмаков А.И., Герман Д.А. и др. Новинки во флоре Кемеровской области, Республики Алтай и Алтайского края // *Turczaninovia*. 2002. № 2. С. 54–59.
25. Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / под ред. И.М. Красноборова. Кемерово, 2000. 244 с.

Поступила в редакцию 03.08.2011 г.

Svetlana A. Sheremetova¹, Aleksandr L. Ebel², Tatjana E. Buko¹

¹*Institute of Human Ecology of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Kemerovo, Russia*

²*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

LIST OF VASCULAR PLANTS FOR THE MOUNTAIN SHORIA (KEMEROVO OBLAST)

So far there have not been any special works devoted to the whole flora of the Mountain Shoria. This region is located in the south of Kemerovo Oblast between southern spurs of the Kuznetsk Alatau and the Salair. The climate of the Mountain Shoria differs from the rest of Kemerovo Oblast by greater humidity. The major portion of the precipitation falls in summer. Average annual rates of temperature are close to negative values. According to geobotanical zoning by A.V. Kuminova the study area refers to Kondoma-Mrassu mountain taiga district. The material presented in this paper was obtained as a result of long-term field study of the authors. The published data is also taken into consideration. In the paper number of genera and number of species were indicated for each family, types of habitats, species occurrence and single locations were cited.

Floristic diversity of study area is 977 species of vascular plants belonging to 115 families and 431 genera. The richest families and genera were revealed. 24 families include 10 or more species. They cover 749 species or 76,6% of total species composition of the study area. 44 plants for Kemerovo Oblast and 119 plants for the Mountain Shoria were registered for the first time, including 5 new found rare species for the region. The grouping of rare and endangered species in accordance with basic types of habitats was provided. There are 12 protected species in high-mountain communities. It was proposed to append this list by taxa for the first time recorded for Kemerovo Oblast: *Trifolium eximium*, *Gastrolychnis tristis* and *Aconitum leucostomum*.

The territory of Kemerovo Oblast, namely the Mountain Shoria, is a unique refuge of tertiary vegetation, which remained the largest in Siberia formation of broad-leaved forests of *Tilia sibirica*. Also taiga forests, the most widely spread in Kemerovo Oblast, are of great interest. 23 species are subject to protection in these communities. Some of them occur only in forest communities of the Mountain Shoria for the whole territory of Kemerovo Oblast. In other types of communities – meadows, aquatic habitats and wetlands – 17 rare plant species were recorded. The following species are found only in the Mountain Shoria: *Scripus validus*, *Campanula bononiensis* and *Physochlaina physaloides*. Petrophyte groups on rocky outcrops along the banks of Mrassu and Kondoma rivers include a large number of rare species and are quite unique for taiga zone. The neighborhood Spassk city (headstream of Kondoma river), Katunskaya griva cliff (middle flow of Kondoma river), upper and middle flow of Mrassu river are most interesting on this point. The total number of rare species in these communities is 12.

Key words: flora; the Mountain Shoria; new species; rare species.

Received August 3, 2011

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.5:599.742.4(571.56-15)

doi: 10.17223/19988591/17/6

Е.С. Захаров, В.М. Сафронов

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск)

ЭКОЛОГИЯ СОБОЛЯ (*Martes zibellina* L.) В ЗАПАДНОЙ ЯКУТИИ

Популяционная группировка соболя в Западной Якутии возникла в результате естественного расселения автохтонных популяций северо-запада Якутии и Красноярского края, а также потомков прибайкальских зверьков, интродуцированных в бассейне р. Лены. В последнее десятилетие западно-якутская группировка достигла максимальной численности в связи с увеличившейся миграционной активностью и притоком соболей со смежных территорий. В текущее время ее рост прекратился под воздействием интенсивного промысла, появилась тенденция сокращения. Рассмотрены структурно-функциональные, экологические и морфологические параметры группировки. По ряду экологических признаков она занимает промежуточное положение между исходными популяциями, по морфометрическим показателям наиболее близка к автохтонной форме, более приспособленной к природно-климатическим условиям региона. Демографические особенности группировки (большая доля молодняка текущего года, повышенный отход взрослых особей, особенно самок, упрощенная структура репродуктивного ядра) существенно отличают ее от популяций вида в южно- и среднетаежных частях ареала.

Ключевые слова: интродуцент; половая и возрастная структура; репродукция; потенциальная плодовитость; питание; фенотип.

Введение

Преобладающая часть территории Якутии населена интродуцированными популяциями соболя (*Martes zibellina* L.), созданными в результате искусственного расселения витимских соболей (*M. z. vitimensis* Nadeev et Timofeev) в 1950–1960 гг. Автохтонная форма сохранилась в основном в Северо-Западной Якутии, населенной оленеко-жиганским соболем, относящимся к енисейскому подвиду (*M. z. yenissensis* Ognev) [1]. Популяционная группировка вида в Западной Якутии восстановилась самостоятельно в результате естественного расселения аборигенных зверьков из северо-западной части Якутии и Красноярского края, а также потомков интродуцентов из бассейна Средней Лены в 1960–1970 гг. В настоящее время эта группировка достигла высокой численности и интенсивно эксплуатируется.

В ней добывается ежегодно 7–8 тыс. особей. Сведения об экологии вида в этом регионе ограничиваются данными по численности в отдельные годы.

В настоящей статье рассматриваются эколого-популяционные особенности западно-якутской группировки соболя в сравнении с популяциями-основателями Юго- и Северо-Западной Якутии.

Материалы и методики исследования

Западная Якутия охватывает бассейн р. Вилюй и включает 5 преимущественно сельскохозяйственных районов (Вилюйский, Верхневилуйский, Нюрбинский, Сунтарский, часть Кобяйского района) и Мирнинский район с локально развитой горнодобывающей промышленностью.

Материал собирался в разных участках этого региона в 2002–2010 гг. Учетные работы проводились в 2003, 2008 и 2009 гг. с использованием методов абсолютного и относительного учетов [2]. Исследовано 660 тушек соболей, собранных у охотников в 2002–2003 и 2007–2010 гг. Возраст зверьков определялся по годовым слоям в цементе клыков [3]. Потенциальная плодовитость установлена по количеству желтых тел беременности на серийных срезах яичников [4]. Ожидаемая плодовитость определялась подсчетом blastocyst в рогах матки [5]. Для анализа состава питания использовано содержимое 244 желудков и экскрементов. Упитанность животных определялась визуально по наличию и распределению подкожного и внутреннего жира [6]. Количественная оценка упитанности дана по массе жира в области почек. Индекс упитанности рассчитывался по отношению массы окопочечного жира к весу тушки без шкурки (в г/кг) [7]. Оценка окраски соболиных шкурок дана в соответствии со шкалой К.М. Еремеевой [8]. Статистическая обработка данных проводилась по общепринятым методам [9] с использованием программы MS Excel. Средние значения и их квадратичная ошибка рассчитывались по выборкам, взятым за отдельный промысловый сезон или в целом за период исследований. Различия сравниваемых величин считались статистически значимыми при уровне $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Послепромысловая плотность населения соболя в бассейне верхнего течения р. Вилюй в конце 1960-х гг. оценивалась в 0,17 экз./1000 га, а численность – в 5 тыс. особей (Отчет проектно-изыскательской экспедиции Главохоты РСФСР, 1970). В середине 1980-х гг. вся западно-якутская (вилуйская) группировка после окончания охотничьего сезона насчитывала 7,9 тыс. соболей [10]. Примерно на том же уровне она оставалась в конце следующего десятилетия – 7–7,8 тыс. особей [11]. В 2000-х гг. заселение соболем бассейна р. Вилюй с сопредельных территорий увеличилось в результате повышения миграционной активности, связанной с потеплением климата [12]. К 2008–2009 гг. численность вилуйской группировки возросла до 19–20 тыс. особей при плотности населения от 0,8 до 1,2 экз./1 000 га. Позднее

появилась тенденция ее сокращения, обусловленная чрезмерным давлением промысла.

В 1960–1970 гг. относительное количество молодых зверьков в промысловых пробах из различных районов Якутии варьировало в небольших пределах (23,5–36,6%) [13]. В последнее десятилетие доля сеголеток в Юго-Западной Якутии возросла до 44,2–77,4% ($n = 436$), в Северо-Западной – до 51,9–85,1% ($n = 687$), а в Западной – до 52,0–77,8% (рис. 1). Это объясняется несколькими причинами: упрощением и омоложением возрастной структуры популяций в результате длительной интенсивной эксплуатации; неравномерным территориальным распределением промысла, сосредоточившемся в ближних, наиболее доступных угодьях, где опромышленные участки заполняются в основном расселяющимся молодняком; возросшим избирательным изъятием сеголеток вследствие увеличившейся подвижности под действием изменившегося климата [12]. В Западной Якутии сокращение доли сеголеток ($52,0 \pm 3,7\%$) отмечено только зимой 2009–2010 гг. в связи с уменьшением их расселения на фоне общего снижения численности группировки под влиянием усилившегося промысла.

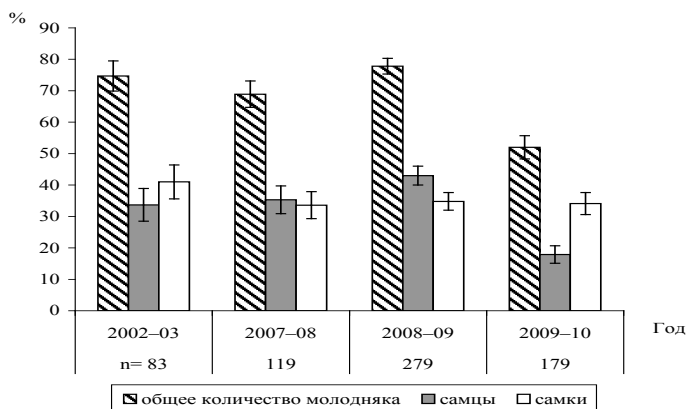


Рис. 1. Относительное количество молодняка текущего года в популяционных пробах соболя в Западной Якутии

В среднем за период наблюдений на сеголеток приходилось $68,8 \pm 1,8\%$, в том числе на самцов $33,5 \pm 1,8\%$, на самок – $35,3 \pm 1,9\%$ от общего объема биопробы. Взрослые особи занимали $31,2 \pm 1,8\%$, самцы – $20,7 \pm 1,6\%$, самки – $10,5 \pm 1,2\%$. Как следует из этих данных, наименьшим количеством в группировке (выборке) характеризовались взрослые самки.

Среди взрослых преобладали самцы ($66,5 \pm 3,3\%$). Их наибольшая доля отмечена в 2008–2009 гг. ($75,8 \pm 5,5\%$) при повышенной подвижности популяции. Соотношение полов среди молодых зверьков в зимние периоды 2002–2003 и 2007–2008 гг. было близким к 1:1. В промысловый сезон 2008–

2009 гг. в структуре молодняка появились территориальные различия. В целом по региону среди сеголеток статистически значимо преобладали самцы ($55,3 \pm 3,4$; $p < 0,02$). В западной его части (Мирнинский район), граничащей с Красноярским краем, их относительное количество ($59,9 \pm 3,8\%$; $p < 0,01$) значительно превышало долю самок. На востоке региона, примыкающего к Центральной Якутии, доминировали самки ($60,0 \pm 7,0\%$; $p < 0,05$). Если полагать, что половое соотношение среди расселяющихся сеголеток должно быть равным или в пользу более активных самцов, то их преобладание на западе указывало на интенсивное расселение соболей, а меньшее количество на востоке – на отсутствие этого процесса. В следующую зиму 2009–2010 гг. увеличение числа самок в прибылой группе наблюдалось по всему региону ($65,6 \pm 4,9\%$; $p < 0,01$). Это подтверждает сделанный выше вывод о снижении интенсивности расселения и изменении общего состояния популяции в худшую сторону к зиме 2009–2010 гг. В среднем за 2002–2010 гг. соотношение полов среди молодых соболей было равным (самки – $51,3 \pm 2,3\%$, самцы – $48,7 \pm 2,3\%$).

Подавляющее большинство взрослых соболей составляли особи в возрасте 1+ лет ($64,1 \pm 3,3$). В каждой последующей возрастной группе убыль животных достигала в среднем 56,7% (рис. 2). При такой ежегодной смертности до среднего возраста 3–5 лет доживало 5,7%, до 6–8 лет – 2,9%, а до 9–10 лет и старше – лишь 1,3% особей от числа сеголеток. Особенно велик отход взрослых самок. Среди молодых соболей их соотношение с самцами 1:1, у взрослых животных – 1:2. Если в южно- и среднетаежной зонах репродуктивное ядро популяций соболя формируют особи 1–8 лет [14, 15], то на западе Якутии его образуют особи 1–5 лет, составляющие 90,8% взрослого поголовья. Более старшие по возрасту животные немногочисленны (9,2%) и не играют заметной роли в воспроизводстве. Как следует из этих данных, репродуктивное ядро западно-якутской группировки складывается небольшим числом возрастных групп. Оно ежегодно обновляется более чем на половину и тесно зависит от регулярного пополнения молодняком, что характерно для северотаежных популяций вида в Якутии [12].

Потенциальная плодовитость самок, установленная по количеству желтых тел беременности, равнялась $3,14 \pm 0,26$ ($n = 22$). Годовые изменения этого показателя не отмечены. Ожидаемая плодовитость, определенная по количеству зародышевых пузырьков в рогах матки самок, составляла $2,26 \pm 0,39$ и была ниже потенциальной на 28,0% ($p < 0,05$). В размножении принимали участие 26,7–54,5%, в среднем 31,4% взрослых самок. Среди самок в возрасте 1+ размножалось только 13,6%, в группе 2+ и старше – от 50,0 до 83,3%, в среднем 64,0% особей. По величине потенциальной плодовитости западно-якутская группировка занимает промежуточное положение между юго-западной ($2,78 \pm 0,15$; $n = 40$) и нативной популяциями ($3,43 \pm 0,21$; $n = 23$), от которых она произошла. Это согласуется с известным для некоторых частей ареала вида увеличением размеров выводков в северных популяциях [16].

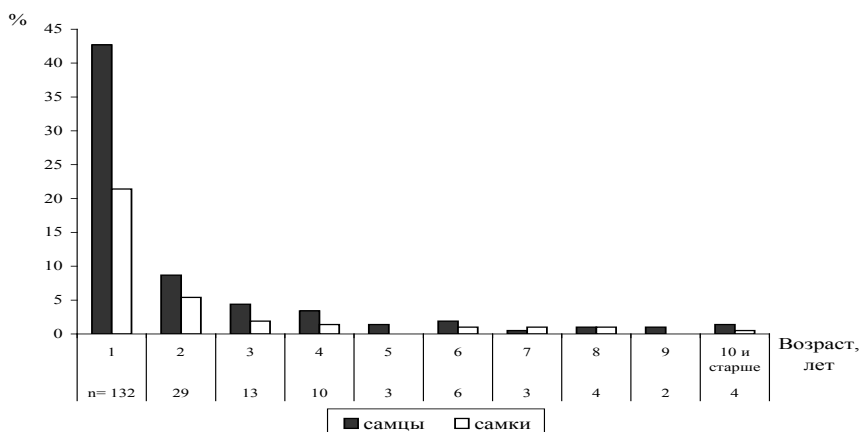


Рис. 2. Соотношение особей разного возраста и пола среди взрослых соболей в Западной Якутии в зимние периоды 2002–2010 гг.

Основу зимнего питания соболя составляли корма животного происхождения (84,8% встречаемости от общего количества проб). Растительные корма поедались намного реже (9,4%), а в отдельные зимние сезоны совсем не употреблялись в пищу. Исключительно мясные виды корма встречены в 90,6% желудков, чисто растительные – в 1,6%, смешанные – в 7,8% проб (рис. 3).

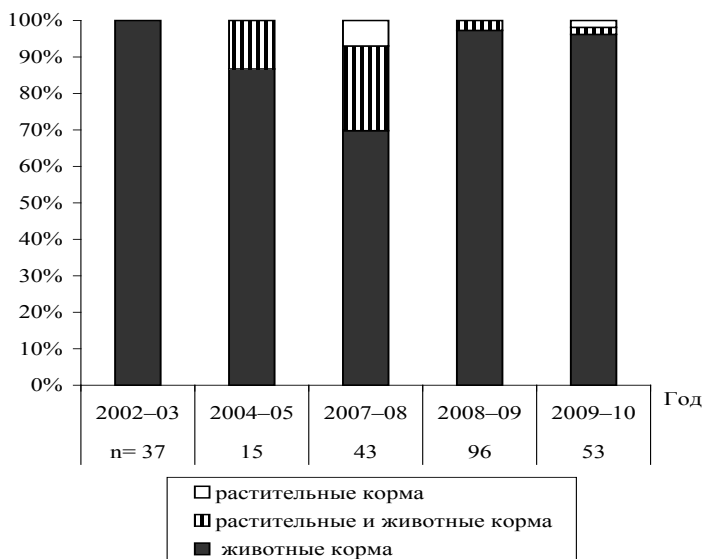


Рис. 3. Соотношение животных и растительных кормов в питании соболя Западной Якутии в 2002–2010 гг.

Зимой 2002–2003 гг. все просмотренные желудки и экскременты соболей включали только животные корма (рис. 3). Преобладали серые полевки ($54 \pm 8,2\%$), в основном полевка-экономка (80%). Часто поедались птицы ($43,2\%$), в основном из семейства тетеревиных ($56,3\%$). Лесные полевки потреблялись сравнительно мало ($16,6 \pm 6,1\%$) в связи с депрессией численности. В следующую зиму 2004–2005 гг. они заняли ведущее место в питании соболей ($86,6 \pm 8,8\%$; $p < 0,01$), особенно красная полевка ($73,3\%$). Птицы ($13,3 \pm 8,8\%$) и другие виды корма (заяц-беляк, бурундук, землеройки) поедались мало. Из растительных объектов в заметном количестве использовались только ягоды голубики ($13,3 \pm 8,8\%$). В следующий промысловый сезон 2007–2008 гг. в кормах преобладали лесные полевки ($65,1 \pm 7,3\%$), особенно красная ($44,2 \pm 7,6\%$). Красно-серая полевка ($20,9 \pm 6,2\%$) поедалась наравне с серыми полевками ($23,2 \pm 6,4\%$) и птицами ($25,6 \pm 6,7\%$). Возросла пищевая роль голубики ($27,9 \pm 6,8\%$). Иногда она потреблялась без добавления мясных кормов и полностью занимала обследованные пробы ($7,0\%$). В одном желудке отмечены семена кедра ($2,3\%$), редкого для региона. Зимой 2008/09 гг. первое место по потреблению занимали полевка-экономка ($43,8 \pm 5,1\%$) и красная полевка ($32,3 \pm 4,8\%$), затем красно-серая полевка ($17,7 \pm 3,9\%$). Сравнительно часто поедались птицы ($16,7 \pm 3,8\%$). Растительные корма мало привлекали внимание соболей ($6,3 \pm 2,5\%$). В зимний сезон 2009–2010 гг. наблюдался сходный режим питания: доминировали полевка-экономка ($39,6 \pm 6,7\%$) и красная полевка ($28,3 \pm 6,2\%$), меньше поедалась красно-серая полевка ($15,1 \pm 4,9\%$). Более заметным стало кормовое значение птиц ($28,3 \pm 6,2\%$).

Таким образом, основу зимнего питания соболя в Западной Якутии составляют корма животного происхождения – лесные и серые полевки. Растительная пища не превышала значимости дополнительного корма вследствие однообразия фитоценозов северной лиственничной тайги. По преимуществу плотоядному типу питания западно-якутский соболь сходен с соболями северо-запада Якутии [1]. Он в большей мере зависит от численности мышевидных грызунов, чем соболи Южной и Северо-Восточной Якутии, обитающие в районах произрастания кедра и кедрового стланика, обогащающих их кормовую базу. Эти трофические зависимости, связанные с эколого-географическими условиями обитания, могут иметь немаловажное значение в динамике численности вида в Западной Якутии.

Среди 27 соболей, добытых ружейным способом, у 24 (88,9%) желудки содержали пищу, у остальных (11,1%) были пустыми. Масса желудков с пищей составляла в среднем $45,5 \pm 4,4$ г, что может отражать объем потребления корма за один период активности. У самцов он составлял в среднем $48,5 \pm 7,3$ г (lim. 12,5–97,0 г; $n = 13$), у самок – $41,9 \pm 4,5$ г (lim. 24,5–76,5 г; $n = 11$).

Соболи с хорошо выраженными подкожными и внутренними отложениями жира, диагностируемые как средне- и высокоупитанные, составляли $32,9 \pm 1,8\%$ выборки. Далее в тексте они объединены в группу упитанных.

Зверьки без видимых жировых отложений, особенно в области почек, относились к категории низко упитанных.

Доля упитанных особей среди самцов ($n = 358$) составляла $35,7 \pm 2,5\%$ (lim. 23,5–50,0%). У самок ($n = 302$) этот показатель был несколько ниже ($29,5 \pm 2,6\%$; lim. 23,4–40,0%) и варьировал в меньшем диапазоне. Изменения количества упитанных особей по зимним сезонам обнаруживали положительную корреляцию с частотой потребления лесных полевок ($r = 0,6 \pm 0,56$) и обратную связь с поеданием серых полевок ($r = -0,9 \pm 0,3$). И это вполне понятно, если учесть количественное соотношение лесных и серых полевок в таежных сообществах Якутии. Обилие красной полевки достигает здесь 114–139 экз./га, красно-серой – 38–42, а мозаично распространенной полевки-экономки – лишь 5–6 экз./га [17]. Для насыщения полевкой-экономкой соболь вынужден выходить в открытые станции, где ее численность выше. Поэтому при преимущественном питании экономкой, требующем длительного кормопойска, он оказывается в худших условиях поддержания энергетического баланса, чем при поедании фоновых лесных видов – красной и красно-серой полевок, что следует учитывать при оценке влияния кормовой базы на прирост хищника, который в значительной степени зависит от зимнего физиологического состояния самок. Вместе с тем нельзя не отметить, что наибольшее количество упитанных соболей наблюдалось зимой 2007–2008 гг. (рис. 4), когда главный корм – красная полевка – дополнялся ягодами голубики. Ранее было показано, что при питании голубикой, когда ее достаточно много, локомоторная деятельность соболя меньше, чем при поиске живой добычи, и это может способствовать накоплению жировых запасов в организме при наличии основной группы корма [18].

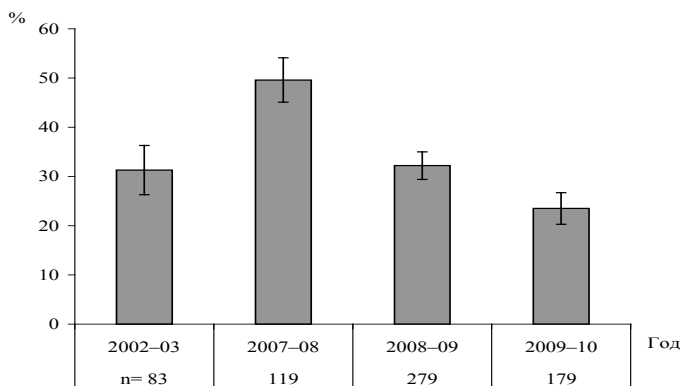


Рис. 4. Относительное количество упитанных соболей в зимние периоды 2002–2010 гг.

Среди сеголеток доля упитанных зверьков составляла в среднем $32,8 \pm 2,2\%$ (рис. 5). В группе годовалых ($28,8 \pm 3,9\%$) и 2-летних соболей ($20,7 \pm 7,6\%$)

этот показатель ниже, но различия статистически не значимы. В возрастных группах 3–8 лет количество упитанных особей увеличилось ($51,3 \pm 8,0\%$; $p < 0,05$) и оставалось большим в престарелом возрасте (рис. 5). Повышение упитанности в возрасте трех и более лет можно объяснить преимущественно оседлым образом жизни полновозрастных животных [18].

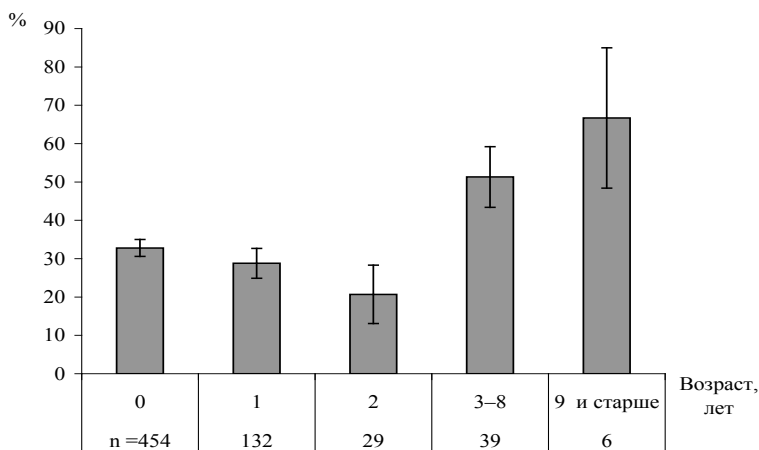


Рис. 5. Относительное количество упитанных соболей в разных возрастных группах в 2002–2010 гг.

Индекс упитанности соболей составлял в среднем $1,51 \pm 0,09$ г/кг ($n = 217$) и характеризовался большим размахом изменчивости (lim. 0,39–10,0 г/кг). Средний индекс упитанности самцов ($1,61 \pm 0,1$ г/кг; lim. 0,39–10,0) статистически значимо превышал таковой у самок ($1,36 \pm 0,1$ г/кг; lim. 0,39–7,2 г/кг; $p < 0,01$). Возрастные различия по этому показателю в промежутке от 0+ до 8+ лет не выявлены (сеголетки – $1,52 \pm 0,09$ г/кг, группа 1+–8+ лет – $1,26 \pm 0,13$ г/кг), в возрасте 9+ и более лет он возрастал до $4,94 \pm 2,2$ г/кг, в чем проявлялось сходство с рассмотренной выше динамикой относительного количества упитанных особей (рис. 6). Индекс упитанности связан положительной корреляцией с потреблением животных кормов ($r = 0,8 \pm 0,4$) и обратной корреляцией с растительными кормами в рационе ($r = -0,74 \pm 0,47$).

Процент упитанных соболей в западно-якутской группировке ($32,9 \pm 1,8\%$) значительно меньше, чем на юго-западе ($60,1 \pm 2,3\%$; $p < 0,01$), но выше в сравнении с северо-западом Якутии ($28,1 \pm 1,7\%$; $p < 0,05$). По индексу упитанности ($1,51 \pm 0,09$ г/кг) она также занимала среднее место – между юго-западными ($1,64 \pm 0,3$ г/кг) и северо-западными популяциями ($1,04 \pm 0,15$).

В прошлом на территории Западной Якутии обитала светлоокрашенная форма соболя, относящаяся к енисейскому подвиду, в XVII–XVIII вв. она была здесь истреблена [1]. Современная популяционная группировка произошла от смешения местной и южнотаежной форм, последствия которого представляют большой интерес. По ряду экологических показателей, рассмо-

тренных выше, она занимает промежуточное положение между исходными популяциями, что обусловлено, вероятнее всего, природно-климатическими условиями обитания. Район характеризуется менее жестким климатом, чем на северо-западе, но значительно более суровым в сравнении с южно-якутской тайгой. Что касается морфометрических признаков, то по массе тела различия не выявлены. По длине тела самцы ($450,9 \pm 1,7$ мм; $n = 38$) и самки ($415,5 \pm 1,9$ мм; $n = 19$) вилюйской группировки превосходят как юго-западных (самцы – $442,5 \pm 1,7$ мм; $p < 0,01$, $n = 47$; самки – $401,0 \pm 2,2$ мм; $p < 0,01$, $n = 32$), так и автохтонных соболей северо-запада (самцы $446,4 \pm 1,5$ мм; $p < 0,05$, $n = 72$; самки – $409,3 \pm 2,1$; $p < 0,05$, $n = 36$). По данным В.Г. Монахова [19], они отличаются от популяций-основателей отклонением краниологических признаков в сторону их увеличения.

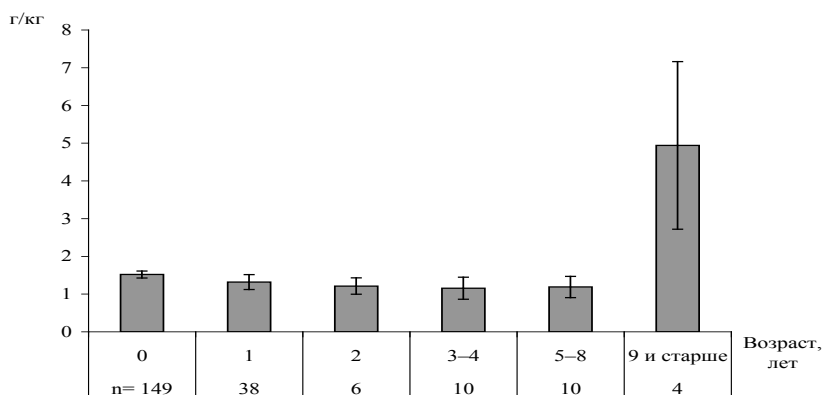


Рис. 6. Изменения индекса упитанности соболей в разных возрастных группах в 2002–2010 гг.

Из 34 237 шкурок вилюйских соболей, поступивших в официальные заготовки в 1994–2005 гг., к светлым (IV категория) относились 79,4%, к средним (III категория) – 14,8, к темным (I и II категории) – лишь 5,8%, что свидетельствовало об их сходстве с оленеко-жиганскими соболями (соответственно 75,4, 19,3 и 5,3%; $n = 22\ 340$) и различии с приленскими, имеющими более темную окраску (45,9, 37,5 и 16,6%; $n = 56\ 392$). Они характеризовались сходным индексом окраски шкурок ($1,24 \pm 0,03$) с оленеко-жиганскими зверьками ($1,34 \pm 0,06$) и отличались по этому показателю от приленских ($1,73 \pm 0,04$; $p < 0,01$). Изложенное позволяет полагать, что фенооблик западно-якутского соболя тяготеет к енисейскому подвиду и сформировался под преобладающим влиянием автохтонных соболей.

Заключение

Масштабное восстановление численности соболя в середине прошлого века привнесло большие изменения в структуру ареала вида. Одним из зве-

ньев этого процесса в Якутии стало появление популяционной группировки соболя в бассейне р. Вилюй, возникшей в результате естественного расселения и смешения автохтонной и интродуцированной популяций, принадлежащих к разным подвидовым формам. По ряду экологических особенностей эта группировка занимает промежуточное положение между исходными популяциями, а по морфологическим признакам более близка к автохтонным оленеко-жиганским соболям. Это может объясняться сходством природно-климатических условий на западе и северо-западе Якутии, позволившим автохтонам, лучше приспособленным к этим условиям, полнее освоить новую территорию и больше повлиять на формирование вилюйской группировки, чем соболи-интродуценты, расселяющиеся с юга. В свою очередь фенотипические признаки потомков этих интродуцентов также могли приблизиться к сложившемуся здесь типу под влиянием действующих условий существования [20]. Их преобразование у соболя активно происходит уже в первые годы после интродукции [21].

В последнее десятилетие западно-якутская группировка достигла максимальной численности в связи с увеличившейся миграционной активностью и притоком соболей со смежных территорий. На данном этапе ее рост прекратился под лимитирующим влиянием промысла. Она характеризуется большой долей сеголетов и упрощенной структурой репродуктивного ядра вследствие повышенного отхода взрослых особей, особенно самок. Последние характеризуются меньшей упитанностью по сравнению с самцами, свидетельствующей о высокой напряженности энергетического баланса в зимний период – одной из причин их преждевременной элиминации. Ускоренная смена поколений в репродуктивном ядре, его тесная зависимость от пополнения молодняком, обусловленные обитанием в экологическом пессимуме, составляют важную демографическую особенность западно-якутской группировки соболя, что необходимо учитывать при прогнозировании ее численности и промысловой эксплуатации.

Литература

1. *Тавровский В.А.* Соболи Северо-Западной Якутии и пути восстановления его промысла // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии. М. : Изд-во АН СССР, 1958. С. 50–142.
2. *Тимофеев В.В.* Учет соболей и белок. Иркутск : Иркут. кн. изд-во, 1963. 48 с.
3. *Клевезаль Г.А.* Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М. : Т-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.
4. *Залекер В.Л.* Материалы по половому циклу соболя (*Martes zibellina* L.) // Труды ВНИИОП. Вып. IX. М., 1950. С. 135–151.
5. *Туманов И.Л.* Определение плодовитости куниц и соболей: экспресс-метод // Охота и охотничье хозяйство. 1988. № 10. С. 15.
6. *Тимофеев В.В., Надеев В.Н.* Соболи. М. : Изд-во техн. и эконом. литературы по вопросу заготовок, 1955. 403 с.

7. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Института экологии растений и животных. Свердловск, 1968. Вып. 58. С. 346–348.
8. Еремеева К.М. Географическая изменчивость окраски соболей // Труды Московского пушно-мехового института, 1952. Т. 3. С. 81–89.
9. Лакин Г.Ф. Биометрия. М. : Высшая школа, 1980. 294 с.
10. Бельк В.И., Седалищев В.Т., Аникин Р.К. и др. Итоги реакклиматизации соболя в Якутии // Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров : ВНИИОЗ, 1990. С. 194–206.
11. Седалищев В.Т., Попов А.Л. Ресурсы соболя в Якутии и проблемы его охраны // Рациональное использование ресурсов соболя в России : материалы IV Всерос. науч.-производст. конф. Красноярск, 2001. С. 46–53.
12. Сафронов В.М. Охотничье-промысловые млекопитающие Якутии и проблемы их использования // Вестник охотоведения. 2007. Т. 4, № 3. С. 252–265.
13. Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г. и др. Млекопитающие Якутии. М. : Наука, 1971. 660 с.
14. Соколов Г.А. Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск : Наука, 1979. 256 с.
15. Монахов В.Г. Возрастная структура популяций соболя (*Martes zibellina*) // Зоологический журнал. 1983. Т. 62, вып. 9. С. 1398–1406.
16. Монахов Г.И. Репродуктивный процесс в популяциях соболя // Бюллетень МОИП, отд. биол. Т. 78, вып. 6. 1973. С. 53–64.
17. Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л. и др. Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья. Новосибирск : Наука, 1988. 200 с.
18. Сафронов В.М., Николаев А.Н., Однокурцев В.А. Очерк зимней экологии соболя (*Martes zibellina* L.) в Западном Предверхоянье // Фауна и экология млекопитающих Якутии. Якутск : ЯФ СО АН СССР, 1985. С. 24–25.
19. Монахов В.Г. Окраска и размеры соболей в аборигенных и интродуцированных популяциях Якутии // Вестник охотоведения. 2006. Т. 3, № 1. С. 249–262.
20. Шварц С.С. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале : труды Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1959. Вып. 18. С. 3–22.
21. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург : НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.

Поступила в редакцию 27.12.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 1 (17). P. 73–84

doi: 10.17223/19988591/17/6

Eugene S. Zakharov, Valery M. Safronov

*Institute of Biological Problems of Cryolithozone of Siberian Department
of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russia*

ECOLOGY OF SABLE (*Martes zibellina* L.) IN WESTERN YAKUTIA

The population grouping of sable in the Western Yakutia has resulted from natural moving of autochthonic sables of the northwest of Yakutia and Krasnoyarsk region, and also descendants of the Baikal region sables, aliens in the pool of the Lena river. During last decade the population of west-yakut grouping reached the ceiling level in

connection with the increased migration activity and inflow of sables from adjacent territories. During current time its growth has stopped under the influence of an intensive craft, there was a reduction tendency. The age-sex composition was different from the big share of underyearling species ($68,8 \pm 1,8\%$). Adults sables occupied $31,2 \pm 1,8\%$, including males $20,7 \pm 1,6\%$, females – $10,5 \pm 1,2\%$. The overwhelming majority was made up by small animals on the second year of life ($64,1 \pm 3,3$). More senior age groups aren't numerous: till 3–5 years lived 5,7%, till 6–8 years – 2,9%, till 9–10 years and more senior – 1,3% of individuals from the number underyearling. Especially big withdrawal is with females of reproductive age. Among young sables their parity with males is 1:1, with adults – 1:2. Breeding nucleus is formed by sables of 1–5 years representing 90,8% of an adult livestock. 31,4% of adult females took part in reproduction. Among one-year-old females 13,6%, at the age of two and more years – 64,0% of individuals bred. Potential breeding power of females equaled $3,14 \pm 0,26$ and was above than in alien ($2,78 \pm 0,15$) but it is less than in native populations ($3,43 \pm 0,21$), what reflects geographical variability of breeding power. The basis of winter food was made by animal forages (84,8%). Vegetative forages were eaten in a small amount that is typical of light coniferous taiga with impoverished phytocenoses. According to the quantity of well-fad individuals ($32,9 \pm 1,8\%$) and the index of their fatness ($1,51 \pm 0,09$ g/kg) the grouping took an average place between alien ($60,1 \pm 2,3\%$ and $1,64 \pm 0,3$) and autochthonic ($28,1 \pm 1,7\%$ and $1,04 \pm 0,15$ g/kg) populations. According to morphological signs (weight and length of a body and coloring of a fur cover) it is closest to the autochthonic form which has developed in similar nature and climatic conditions. It appears from this that the west-yakut sable was generated under prevailing influence of native populations and is closer to the Yenisei subspecies.

The accelerated alternation of generations in a breeding nucleus, its close dependence from replenishment by the young growth, caused by a cold climate and the impoverished forage reserve make an important demographic feature of the west-yakut grouping of a sable that is necessary to consider at forecasting of its number and trade operation.

Key words: aliens; age-sex composition; reproduction; potential fecundity; nutrition; phenotype.

Received December 27, 2011

УДК 574.42

doi: 10.17223/19988591/17/7

А.Е. Кухта, С.С. Москвитин

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск),
Зоологический музей Томского государственного университета (г. Томск)

ГИБЕЛЬ ПТИЦ НА АВТОДОРОГАХ В ОКРЕСТНОСТЯХ г. ТОМСКА

Изучена гибель птиц на типичных пригородных автомобильных трассах в окрестностях г. Томска. Определен видовой состав погибших птиц в весенне-летний период, всего обнаружено 68 птиц 13 видов. Выявлена зависимость гибели от прилегающего к дороге ландшафта: чаще всего птицы погибали на участках дороги, проходящих через населённые пункты (2,4 птиц/10 км), менее интенсивная гибель наблюдалась на участках дорог, окруженных лесным ландшафтом (1,1 птиц/10 км) и полями (0,5 птиц/10 км). Показана зависимость гибели птиц от интенсивности движения. Проанализировано локомоторное поведение птиц в околodорожном пространстве, на основании чего выявлены виды, наиболее часто сбиваемые автотранспортом в различные периоды. Определён пик максимальной гибели птиц на автодорогах в весенне-летний сезон. Обследование полотна автодорог с использованием велосипеда позволило увеличить охватываемое пространство и повысить точность собранных данных.

Ключевые слова: виды птиц; гибель птиц; ландшафтное окружение.

Введение

Дороги привлекают птиц во все времена года, что связано не только с дорожным полотном, но и с биотопом, через который проложена дорога [1, 2], где птицы гнездятся, фуражируют и отдыхают [3–7]. В результате этого дороги являются местом их гибели, связанной с автотранспортными средствами. Каждый регион имеет свою специфику, определяемую плотностью дорог, их качеством, ландшафтно-биотопическими особенностями пространств, их окружающих, фаунистическим составом, климатическими и погодными условиями данной местности и т.п. [8–16]. Поэтому исследования размера гибели животных на конкретных территориях представляют отдельный интерес. Птицы – наиболее удобный объект для изучения этого явления, поскольку возможность их определения по перьям позволяет точнее устанавливать видовой состав, что позволяет оценить связь гибели и образа жизни. Автомобильные дороги в России имеют общую протяжённость 904,7 тыс. км. Являясь антропогенным сооружением линейного типа, они занимают относительно небольшую площадь. В среднем в России на 1 км автодорог приходится 32 км² территории, что в десятки раз ниже, чем в Европе и США [17].

Гибель на дорогах животных, начиная от насекомых и кончая высшими позвоночными, стала ординарным явлением, исключением не являются и

птицы, несмотря на то что они обладают совершенной реакцией. Дальнейшее развитие дорожной сети за счет улучшения качества дорожного покрытия, роста числа дорог, несомненно, приведет к увеличению размеров гибели животных [6–12]. В Томской области развитие дорожной сети прямо связано с развитием ее хозяйственного потенциала, так как сегодняшнее состояние, когда на 100 км² площади приходится 2 км дорожной сети, не обеспечивает хозяйственных потребностей, в силу чего дорожная сеть будет развиваться и расти наряду с увеличением количества транспортных средств.

Цель данной работы – выявление размера и причин гибели птиц на автодорогах в окрестностях г. Томска.

Материалы и методики исследования

Исследования проводились с мая по сентябрь 2010 г. Работы по сбору останков птиц на дорогах велись в пригородной части г. Томска на кольцевом маршруте общей длиной 43 км, состоящем из 3 отрезков, представленных разными типами дорог, характерных для данной местности. Два из них имеют асфальтовое покрытие и являются дорогами регионального значения, третий – галечное и предназначен больше для местного передвижения между деревнями и связи с пахотными полями (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Общая характеристика обследуемых автодорожных маршрутов в окрестностях г. Томска

Характеристика маршрута	Трасса Томск – Аэропорт	Коларовский тракт	Дорога сельскохозяйственного назначения
1	2	3	4
Дистанция, км	19	14	10
Покрытие	Асфальт	Асфальт	Грунтово-галечное
Ширина дороги, м	8	7	4
Ширина обочин, м	1,5	1	0
Высота дорожной насыпи, м	1–2	1	0,5
Характер кювета	Травостой 0,5–1 м. Возле населенных пунктов – 20 см. Наличие временно переувлажненных и частично заболоченных участков	Травостой 0,5–1 м. Кювет сухой, неглубокий	Густой травостой до 1–1,5 м
Количество придорожных населенных пунктов	8	3	0
Общая протяженность населенных пунктов вдоль дороги, км / %	7,25 / 38,2	2 / 14,3	0

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Общая протяженность залесенных участков вдоль дороги, км / %	11,4 / 60	6,5 / 46,4	1 / 10
Общая протяженность открытых участков вдоль дороги, км / %	1 / 5,3	5,5 / 39,3	9 / 90
Автозагрузка дороги, кол-во автомоб./ч	450–900	420–600	6–24
Скоростной режим, км/ч	50–100	70–100	Не более 40
Число зарегистрированных птиц, особь / вид	494 (32)	159 (18)	213 (20)
Число найденных погибших птиц на полотне дороги, особь / вид	60 / 12	8 / 4	0

Сбор погибших птиц на кольцевом маршруте осуществлялся на велосипеде еженедельно с 10 до 14 ч после утреннего пика активности птиц, что позволяло находить максимальное число погибших или обнаруживать следы их гибели, не уничтоженные в результате активного движения автомобилей (утро – вечер) [18]. Практика показала, что удобнее проводить обследование дороги в сухие дни, так как влажный асфальт сильно осложняет обнаружение погибших птиц. Замеры интенсивности движения автотранспорта производились в светлое время суток в выходные и рабочие дни. Учитывалось количество машин, проезжавших в ту и другую сторону мимо стоящего на обочине наблюдателя за 10-минутный отрезок времени с дальнейшим пересчетом их на 1 ч. Подсчет активности движения транспортных средств производился в местах находок погибших птиц – в 68 точках – и составил 680 мин.

В стометровой полосе придорожной зоны на маршрутах также проводился подсчет встреченных птиц. Учитывались видовая принадлежность, степень связи того или иного вида с этой зоной, оценивалось поведение (сидит, перелетает вдоль или поперек дороги, поет), выяснялись предпосылки их гибели. Так, дополнительно оценивалась высота полета над полотном дороги по отношению к высоте легкового автомобиля: «низко» (до 1,5 м), «высоко» (выше 1,5 м).

Найденных погибших птиц разделяли по виду, полу, возрасту, местоположению на дорожном полотне. Оценивалась связь размеров гибели птиц с характером дорожного окружения (населенный пункт, лес, открытое пространство).

За весь сезон наблюдений произведено 14 обследований в общей сложности 611 км автомобильных дорог. Встречено на дорожном трансекте

866 особей 43 видов. Найдено погибшими 68 экземпляров 13 видов птиц. Названия птиц в тексте приведены по Л.С. Степаняну [19].

Обработка материала проводилась в редакторе Microsoft Excel, данные на рисунках представлены в виде средних арифметических с ошибкой. Статистическая значимость различий оценивалась с помощью критерия Фишера ($p < 0,05$).

Результаты исследования и обсуждение

Проведенные исследования показали, что в целом среди найденных погибших птиц значительно преобладали мелкие воробьиные птицы (71,64%). По видовому составу доминировали зяблик (28,36%), обыкновенная овсянка (13,43%), белая трясогузка (11,94%), дрозд-рябинник и полевой воробей (по 10,45%), сизый голубь (8,96%) (табл. 2). Остальные виды птиц представлены единичными экземплярами. Следует отметить, что в выборку не включены длиннохвостая неясыть (*Strix uralensis* Pall.), болотная сова (*Asio flammeus* Pon.), обыкновенный канюк (*Buteo buteo* L.), черный коршун (*Milvus migrans* Bod.), черноголовый чекан (*Saxicola rubicola* L.), галка (*Corvus monedula* L.), сойка (*Garrulus glandarius* L.), грач (*Corvus frugilegus* L.), которых также находили сбитых автомашинами, но на других участках пригородных автодорог.

Т а б л и ц а 2

Количество погибших птиц в зависимости от ландшафтного окружения автодорог (окрестности г. Томска, 2010 г.)

Вид	Общее количество погибших особей, шт.	Количество погибших птиц по ландшафтам придорожной зоны, особей/10 км		
		Населенный пункт (129,5 км)	Залесенный участок (250,6 км)	Открытое пространство (91,3 км)
1	2	3	4	5
Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i> L.)	19	0,30	0,50	0
Обыкновенная овсянка (<i>Emberiza citrinella</i> L.)	9	0,10	0,20	0
Белая трясогузка (<i>Motacilla alba</i> L.)	8	0,30	0,07	0,10
Рябинник (<i>Turdus pilaris</i> L.)	7	0,20	0,10	0,10
Полевой воробей (<i>Passer montanus</i> L.)	7	0,50	0	0
Сизый голубь (<i>Colomba livia</i> Gmel.)	6	0,40	0	0
Серая ворона (<i>Corvus cornix</i> L.)	3	0	0,03	0,20
Сорока (<i>Pica pica</i> L.)	2	0,10	0	0
Большая синица (<i>Parus major</i> L.)	2	0,10	0	0

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
Зеленушка (<i>Chloris chloris</i> L.)	1	0	0,03	0
Мухоловка-пеструшка (<i>Ficedula hypoleuca</i> Pall.)	1	0	0,03	0
Соловей-красношейка (<i>Luscinia calliope</i> Pall.)	1	0	0	0,10
Желна (<i>Dryocopus martius</i> L.)	1	0	0,03	0
Итого	68	2,40	1,10	0,50

Распределение погибших птиц показало, что большая их часть (60,0%) погибает на отрезках дорог в зоне с прилеганием населённых пунктов, в то время как на дорогах с примыкающими открытыми территориями их доля составляет 12,5% (из данного анализа была исключена дорога с низкой интенсивностью движения автотранспорта и проходящая почти целиком через открытое пространство). Доля птиц, погибших на отрезках с прилегающими залесенными участками, составила 27,5% (см. табл. 2).

Подобное распределение погибших птиц становится понятным, если рассмотреть, при каких обстоятельствах происходит столкновение птицы с автомобилем [3, 14]. Наблюдения и опрос автомобилистов показывают, что в 90% случаев птица вылетает сбоку от дороги и погибает при её пересечении. Таким образом, со стороны леса птица, видимо, не всегда может правильно расценить степень опасности, в то время как подлетая к дороге со стороны открытого пространства, птица издали может замечать движущийся транспорт и заранее оценить обстановку. В населенных пунктах, помимо элементов, скрывающих дорогу (остановочные комплексы, столбы, рекламные щиты, припаркованные машины, заборы), птицы подвержены факторам беспокойства со стороны человека, его деятельности, домашних животных, которые служат причиной поспешных быстрых перемещений и дезориентируют птицу, способствуя повышению гибели.

Значительная доля погибших птиц на отрезках дорог в населенных пунктах обусловлена особенностью автомобильного движения в этой зоне [8, 14]. Определяющими факторами здесь являются не столько скоростные характеристики, сколько плотностные (количество движущегося транспорта за единицу времени), а также лучшие кормовые условия дорог вдоль населенного пункта (зерно, навоз, мусор и т.п.) и приподнятость дорог над уровнем внедорожного пространства. Наибольшее количество погибших птиц фиксировалось именно в тех местах, где наблюдалось подобное уплотненное движение машин, в зоне близости населённого пункта, т.е. на расстоянии 0–2 км от его начала или конца, обозначаемого на трассе соответствующим дорожным знаком. Высокая доля смертности птиц на этих участках дорог объясняется большей временной вероятностью встречи с транспортным средством при пересечении траекторий их движения, так как плотность

следования автотранспорта увеличивается в этих местах вследствие ограничения скоростного режима.

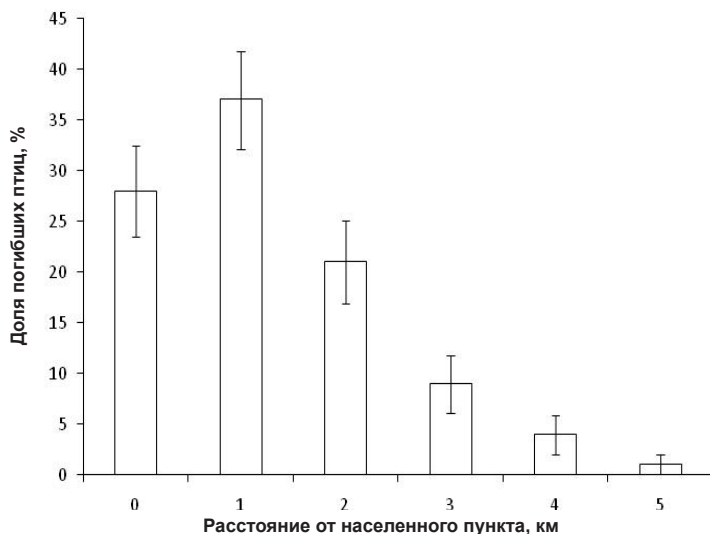


Рис. 1. Гибель птиц на различном удалении от населенного пункта

Гибель птиц на кольцевом маршруте варьировала в течение всего летнего периода, достигая максимальных показателей в первой половине лета и значительно снижаясь к августу (рис. 2).

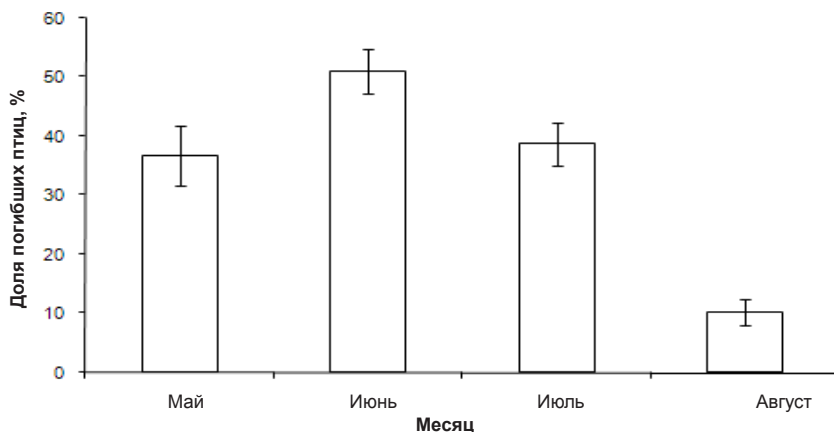


Рис. 2. Сезонная динамика гибели птиц на автодорогах (окрестности г. Томска, лето 2010 г.)

Во второй половине мая, когда у многих птиц идет выкармливание птенцов, среди погибших птиц преобладают виды, наиболее интенсивно использующие дорогу и кювет для сбора корма: зяблик, дрозд-рябинник, обыкновен-

венная овсянка – соответственно 37,5; 18,7; 12,5%. В июне в основном гибли зяблик, обыкновенная овсянка и рябинник – 40,1; 16,5; 12,3% соответственно, но большинство (67%) сбитых особей рябинника уже составляли молодые особи, в отличие от зяблика и овсянки, где по-прежнему 100% погибших приходилось на взрослых.

В июле наблюдается иной видовой состав погибших птиц. Преобладают полевой воробей и белая трясогузка (по 21% среди погибших за месяц). Из них 75% приходилось на молодых птиц, концентрированно встречающихся возле дорог. Количество погибших зябликов уменьшилось с 40 до 15%, несколько уменьшилась и гибель обыкновенной овсянки (до 10%), но по-прежнему среди этих видов погибали взрослые особи. Уменьшение их смертности по сравнению с гнездовым периодом значимо ($F > 2,28$ при $p < 0,05$) и связано с его окончанием и откочевкой значительной массы птиц с территории. В августе, когда у птиц наступает период линьки, количество птиц в целом у дороги уменьшилось на 15% по сравнению с предыдущим месяцем. Большинство погибших в этот период составила белая трясогузка (42%), среди найденных особей преобладали молодые птицы (67%), которые в этот период тесно связаны с дорогой, используя ее для сбора корма.

В целом, показано, что чаще всего погибают те виды птиц, которые наиболее часто отмечены и в учетах в придорожной полосе. Так, с весны до августа среди погибших преобладали зяблик, обыкновенная овсянка и рябинник, доля которых в учетах вдоль дорог составляла соответственно 15,1; 12,5 и 8,1% от всех встреченных птиц. В августе среди сбитых видов доминировала белая трясогузка, которая в это время была одним из преобладающих видов, и в придорожном пространстве – 9%.

Причины гибели птиц объясняются особенностями их жизненного цикла и привлекательностью дороги для них в разные его периоды. В конце весны – начале лета у большинства видов птиц наблюдается пик выкармливания. В это время им свойственна повышенная локомоторная активность, направленная на кормовые места. Такими местами являются дороги, причем сбитые насекомые, в массе встречающиеся на дороге и в кюветах, привлекают птиц-собирателей (зяблик, обыкновенная овсянка). Таким образом, они постоянно курсируют между гнездом и дорогой, задерживаясь на ней или пересекая ее на небольшой высоте, в результате чего увеличивается риск гибели от столкновения с транспортным средством. Более того, наблюдения в начале июня показали, что 60% пересекающих дорожное полотно птиц пролетали на низкой высоте.

К началу июля птица теряет связь с гнездом и выкармливанием птенцов, соответственно отпадает необходимость в направленных и приземных перелетах. В этот период лишь 22% птиц пересекали дорогу на низкой высоте. С конца июля и в августе в связи с увеличением интенсивности пространственных перемещений птиц, и прежде всего молодых особей (линька которых не отражается на локомоторной активности, в отличие от взрослых

птиц, у которых линяют маховые и рулевые перья), на низкой высоте дорогу пересекало еще меньше птиц – 15% из числа встреченных.

У ряда исследователей [8–10, 14] отмечено, что в течение летнего периода в некоторых странах пик гибели птиц может наблюдаться не только в начале, как в нашем случае, но и в конце лета. В первом случае увеличение гибели птиц, как показано и нами, стандартно и связано с выкармливанием птенцов, во втором – с наличием перелетных и кочующих особей, число которых на нашей территории ниже, чем в Европейской части.

Заключение

Таким образом, пригородные дороги являются зоной риска для птиц. В среднем показатель гибели на этих дорогах, по нашим данным, за летний период составляет 2–4 птицы на 10 км автодороги в день. Размеры гибели птиц максимальны в период насиживания и выкармливания птенцов в конце весны – начале лета и уменьшаются к концу лета. Большая часть птиц погибает на участках дорог, проходящих около населенных пунктов или через лесной ландшафт. Минимальная гибель фиксируется на дорогах с открытой прилегающей территорией. На размер гибели влияет не столько скорость движения автотранспорта, сколько плотность его потока.

Литература

1. Наумов Н.П. Экология животных. М. : Высшая школа, 1963. 614 с.
2. Владышевский Д.В. Поведенческие реакции птиц на элементы антропогенного ландшафта // Первое Всесоюзное совещание по экологическим и эволюционным аспектам поведения животных. М., 1972. С. 18–19.
3. Дурнев Ю.А., Морошенко Н.В. Гибель птиц на автомобильных и железных дорогах Южного Прибайкалья // Труды X Орнитологической конференции. Л., 1992. С. 67–68.
4. Лысенков Е.В., Лапшин А.С., Пятаева Е.Н. Автодороги и население птиц // Мордовский орнитологический вестник. 2000. № 2. С. 61–68.
5. Адам А.М. Влияние дорог на фауну птиц // Проблемы охраны природы Западной Сибири. Томск : Изд-во ТГУ, 1980. С. 78–82.
6. Адам А.М. Эколого-этологические особенности птиц, прирученных к зоне дорог // Вопросы биологии. Томск, 1980. С. 10–14.
7. Телегин В.И., Ивлева Н.Г. Птицы на дорогах // Птицы Сибири. Горно-Алтайск, 1983. С. 256–257.
8. Erritzoe J., Mazgajski T.D., Rejt L. Bird casualties on European roads – a review // Acta Ornithol. 2003. Vol. 38. P. 77–93.
9. Rubinic B., Vrezec Al. Prispevek k poznavanju smrtnosti ptic na cestah v Sloveniji // Acrocephalus. 2001. Vol. 22, № 109. P. 219–223.
10. Scoccianti C., Cigna P., Dondini G., Vergari S. Studio dell'impatto delle infrastrutture viarie sulla fauna: Gli investimenti di vertebrati durante un anno di campionamento di 5 strade in Toscana // Riv. idrobiol. 2001. Vol. 40, № 1. P. 173–186.
11. Hell P., Plavý R., Slamečka J., Gasparik J. Losses of mammals (Mammalia) and birds (Aves) on roads in the Slovak part of the Danube Basin // Eur. J. Wildlife Res. 2005. Vol. 51, № 1. P. 35–40.

12. Henry S., Robert B., Richard E. et al. Species composition and legal economic value of wildlife road-kills in an urban park in Florida // *Fla Field Natur.* 2003. Vol. 31, № 3. P. 53–58.
13. Jan R. La Faune sauvage et le trafic routier // *Homme et oiseau.* 1998. Vol. 36, № 1. P. 44–47.
14. Нанкинов Д.Н., Тодоров Н.М. Исследование гибели птиц на автомобильных дорогах // *Экология.* 1983. № 5. С. 62–69.
15. Ковалев В.А. К гибели птиц на автомобильных дорогах // *Материалы III Конф. мол. орнітологів України.* Київ, 1998. С. 70–71.
16. Роговий Ю.Ф. Гибель птиц на автодорогах Глобинского района Полтавской области // *Матер. 3 Конф. мол. орнітологів України.* Київ, 1998. С. 123–126.
17. Осин М. «Российская газета» – Спецвыпуск «Дороги России» № 5314 (235). URL: <http://www.rg.ru/2010/10/18/dorogi.html>
18. Slater F. Wildlife road casualties // *British Wildlife.* 1994. № 5. P. 214–221.
19. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М. : Наука, 1990. 728 с.

Поступила в редакцию 27.11.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 1 (17). P. 85–94

doi: 10.17223/19988591/17/7

Artyom E. Koukhta, Sergey S. Moskvitin

*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia,
Museum of Zoology of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

THE DEATH OF BIRDS AT HIGHWAYS IN TOMSK'S ENVIRONS

The purpose of this work is to estimate the influence of suburban automobile roads having various traffic levels on the death of birds. Investigations were carried out weekly in summertime of 2010 at the model circular part of a road, 43 km in length, in the outskirts of the city of Tomsk. The route went over 3 kinds of road differing in degrees of traffic, surface and in the biotope (landscape) environment. During the investigations the search of the birds killed at the road was carried out; also the count of birds in the 100-meter band along the road and the estimate of their locomotor activity were made. The degree of automobile-load of a road was estimated by the count of the quantity of vehicles per time unit. Altogether 473 km of road surface was investigated, 866 specimens of 43 species of birds were met and 68 dead birds of 13 species were found.

*Among found dead birds small passerine birds (71,64%) prevailed significantly. By the structure of species the following species prevailed: the chaffinch (*Fringilla coelebs* L.) (28,36%), the yellow bunting (*Emberiza citrinella* L.) (13,43%), the white wagtail (*Motacilla alba* L.) (11,94%), the felt (*Turdus pilaris* L.) and the tree sparrow (*Passer montanus* L.) (both 10,45%) and the rock-pidgeon (*Columba livia* Gmel.) (8,96%). Other species of the birds were presented by single specimens – the hooded crow (*Corvus cornix* L.), the magpie (*Pica pica* L.), the great tit (*Parus major* L.), the greenfinch (*Chloris chloris* L.), the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.), the siberian rubythroat (*Luscinia calliope* Pall.) and the black woodpecker (*Dryocopus martius* L.).*

The distribution of the dead birds displayed that the most part of them (56,9%) killed at the sections of roads with adjacent populated areas. The part of birds killed at the sections with adjacent forest-covered areas made up 37,3%. The least quantity of the dead birds registered at the roads with adjacent open areas – 5,8%. Such distribution

of the dead birds is explained by birds' possibilities of vision of a road. In the forest and at the populated area the road and moving vehicles are partially closed for the vision by obstacles (trees, human buildings etc). Consequently a bird incorrectly estimates the degree of danger with higher probability. The open areas adjacent to the road provide more perfect vision and let a bird estimate the situation more adequately and avoid collisions with vehicles.

The death of birds changed depending on the period of life-cycle. Thus, the most intensive death was observed in the beginning of summer when the birds are feeding up the nestlings. The attractiveness of the road for feed-collecting and a regular run between a nest and the road promoted the maximal death of birds in this period. The death of birds gradually decreases towards August.

Key words: *species of birds; death of birds; landscape.*

Received November 27, 2011

УДК 598.2:502(282.247.415.38)
doi: 10.17223/19988591/17/8

М.Ю. Лупинос, С.Н. Гашев

*Институт математики, естественных наук и информационных технологий
Тюменского государственного университета (г. Тюмень)*

НАСЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ ПРИРОДНОГО ПАРКА «РЕКА ЧУСОВАЯ»

Представлены результаты исследования населения птиц природного парка «Река Чусовая» (Средний Урал). Данные, полученные в ходе этих исследований, могут служить отправной точкой мониторинга сообществ птиц на территории парка. Зарегистрирован 81 вид птиц из 11 отрядов. Суммарная плотность составляет 3353,34 ос./км². Большинство птиц, гнездящихся в природном парке, принадлежит к европейскому типу фауны, дендрофильной экологической группе и трофической группе – энтомофаги.

Ключевые слова: *природный парк «Река Чусовая»; сообщества птиц; доминанты; эколого-фаунистическая характеристика.*

Введение

Вследствие значительных нарушений природных процессов, интенсивного использования ресурсов биосферы и ее загрязнения возникла необходимость в организации специальных наблюдений за состоянием окружающей среды [1. С. 36–38]. Воздействие хозяйственной деятельности людей на природную среду существенно отражается на животном мире, нередко приводя к его значительным изменениям. Именно поэтому необходимо получение данных по оценке современного состояния популяций и сообществ животных, в частности птиц [2. С. 253–269].

Природный парк «Река Чусовая» существует с 2004 г., расположен на Среднем Урале, в Свердловской области. Само название парка говорит за себя, ведь особую ценность этой территории составляет р. Чусовая. Это единственная река, пересекающая центральную гряду Уральского хребта. Р. Чусовая – левый приток р. Камы, ее длина – 735 км, из них 148 км приходится на парк. Своей известностью р. Чусовая в значительной степени обязана множеству береговых утесов – «камней», разбросанных вдоль ее русла по лесистым берегам на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга. Богата флора и фауна природного парка. Здесь можно встретить большое разнообразие эндемичных и реликтовых видов растений, сохранившихся с ледникового периода. Хорошо развитая транспортная доступность делает эти места привлекательными для сотен туристов. Поэтому основными задачами природного парка «Река Чусовая» как особо охраняемой территории являются сохранение уникальных природных комплексов, экологическое

просвещение населения и развитие туризма [3]. Фауна и особенно население птиц Среднего Урала хорошо изучены [4. С. 89–97; 5. С. 521–526; 6]. Однако исследований, проводившихся на территории самого природного парка «Река Чусовая», к настоящему времени нет. Поэтому выявление характерных особенностей населения птиц этого района представляется весьма важным в орнитогеографическом отношении.

Материалы и методики исследования

Материал собран в 2007 г. в начале июня – середине июля, когда видовой состав и численность гнездящихся птиц относительно стабильны. В качестве методической основы при проведении маршрутных учетов была взята работа Ю.С. Равкина [7. С. 66–75]. Птицы учитывались на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах с двухнедельной повторностью. За каждый двухнедельный отрезок в разных местообитаниях пройдено не менее 5 км. Общая протяженность маршрутов составила 81,8 км. Регистрировались все птицы, независимо от расстояния до них, с последующим пересчетом на площадь интервальным методом. Для птиц, встреченных летящими, вносилась поправка на скорость перемещения [8. С. 130–136].

При описании распределения птиц принята шкала балльных оценок обилия, предложенная А.П. Кузякиным [9. Т. 109. С. 3–182]. Доминантами по обилию считались виды птиц, доля участия которых в населении по суммарным показателям составляет 10% и более, а фоновыми – обилие которых равно более 1 ос./км². Таксономия и расположение видов птиц приведены по справочнику «Список птиц Российской Федерации» [10]. Для оценки видового разнообразия населения птиц использовались информационно-статистические показатели: индекс видового разнообразия Шеннона (H), индекс видового богатства (R), индекс видового разнообразия Симпсона (D), индекс доминирования Симпсона (C), индекс выравненности по видам Пielу (E), а также число (S) и плотность (N) видов птиц [11]. Все расчеты были произведены с использованием программ Microsoft Excel 2007 и «STATAN» [12]. Типы фаун птиц приведены по Б.К. Штегману [13]. Распределение видов птиц по экологическим и трофическим группировкам определялось с учетом данных сводок [14, 15].

Район исследования. В районе работ было выделено несколько типов местообитаний: березовые леса (протяженность маршрутов составила 18,4 км), пихтово-еловые леса (10 км), средневозрастные сосновые леса (7,8 км), луга-сенокосы (9,8 км) и луга-перелески (7,8 км), поймы р. Межевая Утка (10 км) и Чусовая (10 км), деревни Баронская и Усть-Утка (8 км). Березовые леса в природном парке «Река Чусовая» формируются на месте вырубленных ельников и сосняков, на хорошо увлажненных и богатых гумусом почвах. Для них характерно наличие густого осинового подроста. Местами осина входит в основной ярус. Подлесок из черемухи, шиповника

и рябины хорошо развит. Травяной покров разнотравно-злаковый (тимopheвка луговая, огонек, медуница, герань лесная, чина весенняя). Пихтово-еловые леса занимают главным образом поймы р. Межевая Утка и Чусовая. Они образуют древостой высокой сомкнутости, под пологом которых развит мощный моховый покров. Травы и кустарники не формируют ясно выраженных ярусов, а нередко встречаются только единичными экземплярами.

Сосновые леса приурочены к супесчаным почвам. В древостое, где господствует сосна обыкновенная, наблюдается небольшая примесь лиственных (береза, осина) и темнохвойных (ель, пихта) пород деревьев. Хорошо развит подлесок, состоящий из можжевельника, ивы серой, жимолости. В травяно-кустарничковом покрове господствует черника, костяника, вейник лесной.

Луга представлены в природном парке как лесными, так и пойменными типами. Площадь пойменных, заливных, осоковых лугов невелика. В травостое преобладают лисохвост, полевица, мятлик луговой, пырей ползучий. Лесные луга, расположенные по опушкам леса и на лесных полянах, имеют густой разнотравно-злаковый травостой (овсяница луговая, костер, бобовые). Благодаря хорошему освещению развиты луга на вырубках и гарях (луга-перелески).

Река Чусовая в районе работ имеет ширину 120–200 м. Течение здесь принимает отчетливо горный характер. Пологие берега, сопряженные с отмелями, чередуются с крутыми скалами – камнями. В русле реки попадают крупные валуны, иногда выступающие над водной поверхностью. Река часто извивается, огибая горные массивы. Берега Чусовой в основном покрыты таежными хвойными лесами (еловыми, пихтово-еловыми). Местами встречаются пойменные осоковые луга (вблизи деревень Баронская и Усть-Утка).

Река Межевая Утка также имеет небольшую ширину 100–130 м. Река на всем своем протяжении (около 100 км) перерезает целый ряд низкогорных хребтов. Одной из наиболее массивных скальных систем в природном парке является «Баронская петля». Это цепь скальных, береговых, известняковых и доломитовых обнажений на Межевой Утке. Берега реки крутые, заняты сомкнутыми пихтово-еловыми и сосновыми лесами. Отдельные пойменные участки реки представлены злаковыми лугами, чередующимися с ивовыми кустарниками. Таким образом, поймы обеих рек в парке по большей части являются закрытыми, облесенными.

Деревни Баронская и Усть-Утка располагаются в районе устья р. Межевая Утка (место впадения Межевой Утки в Чусовую). Склоны невысокой горы Старуха, окружающие деревни с южной стороны, покрыты островками сосновых и пихтово-еловых лесов со слабо развитым нижним ярусом. К северу от деревень располагаются пойменные сенокосные луга. Таким образом, одной стороной поселки примыкают к р. Чусовой, а другой – к горам. Деревню Баронская окружает с запада елово-пихтовый лес. Дома в поселках деревянные, одноэтажные, за исключением нескольких кирпичных двухэтажных

зданий. Территории индивидуальных усадеб занимают 0,15–0,20 га. Они отгорожены друг от друга деревянными заборами, в оградах, кроме жилых домов, имеются надворные постройки, огород. Улицы шириной 30–40 м, некоторые из них озеленены искусственно (яблони, вишни, черемуха), в отдельных местах сохранены естественные древесные насаждения ели и пихты. Центральные улицы покрыты асфальтом. В поселках круглый год держат крупный рогатый скот, овец и домашних птиц. Население насчитывает около 300 человек.

Результаты исследования и обсуждение

Видовое разнообразие. Результаты учетов видового состава и численности птиц в разных типах местообитаний представлены в табл. 1 и 2. В 2007 г. в районе работ мы зарегистрировали 81 вид птиц, принадлежащих к 11 отрядам и 30 семействам. Наименьшее число видов птиц отмечено в средневозрастном сосновом лесу (13), на сенокосных лугах (15) и лугах-перелесках (18); наибольшее – в березовом лесу с примесью осины (38) и в деревнях Баронская и Усть-Утка (30) (табл. 1).

Таблица 1
Население птиц пойменных местообитаний природного парка «Река Чусовая»

Вид	Пойма р. Межевая Утка		Пойма р. Чусовая	
	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>N</i>	<i>D</i>
1	2	3	4	5
Серая цапля	0,16	0,1	–	–
Кряква	–	–	10,42	3,5
Серая утка	4,17	1,8	–	–
Чирок-трескунок	6,25	2,8	–	–
Черный коршун	2,08	0,9	0,63	0,2
Обыкновенный канюк	4,17	1,8	3,33	1,1
Сапсан	0,001	0,0004	–	–
Чеглок	0,001	0,0004	–	–
Коростель	–	–	10,83	3,6
Черныш	–	–	8,33	2,8
Перевозчик	43,75	19,3	93,75	31,8
Вяхирь	–	–	2,08	0,7
Обыкновенная кукушка	0,63	0,3	2,08	0,7
Глухая кукушка	0,63	0,3	0,63	0,2
Деревенская ласточка	–	–	25	8,4
Белая трясогузка	10,42	4,6	31,25	11
Обыкновенный скворец	–	–	1,88	0,6
Серая ворона	–	–	2,71	0,9
Речной сверчок	–	–	0,63	0,2
Обыкновенный сверчок	0,63	0,3	2,08	0,7
Садовая камышовка	29,17	13	4,79	1,6
Зеленая пересмешка	16,67	7,4	1,88	0,6
Садовая славка	10,42	4,6	–	–
Серая славка	–	–	16,67	5,7
Славка-завирушка	8,33	3,7	–	–

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
Пеночка-весничка	8,33	3,7	–	–
Пеночка-трещотка	4,17	1,8	–	–
Пеночка-таловка	2,08	0,9	–	–
Зеленая пеночка	6,25	2,8	–	–
Черноголовый чекан	–	–	2,08	0,7
Зарянка	2,08	0,9	–	–
Дрозд-рябинник	2,08	0,9	10,42	3,5
Дрозд-белобровик	9,58	4,2	4,17	1,4
Пестрый дрозд	6,88	3	9,58	3,3
Зяблик	39,58	17,5	–	–
Вьюрок	0,63	0,3	8,96	3
Зеленушка	4,17	1,8	14,58	4,9
Чиж	–	–	26,25	8,9
Обыкновенная чечевица	2,71	1	–	–
Обыкновенный снегирь	0,63	0,3	16,67	5,7

Примечание. Здесь и далее в таблицах: X – плотность, ос./км²; D – доля в общем населении, %.

Наименьшее видовое разнообразие (H) приходится на сенокосные луга (1,862) и средневозрастные сосновые леса (2,018), что связано с повышенной влажностью, низкой продуктивностью растительности в первом случае и недостаточным структурным богатством местообитаний во втором. Максимальное значение индекса видового разнообразия Шеннона характерно для березового леса и деревень (табл. 3). Это можно объяснить гетерогенностью растительности (флористическим богатством, пространственной неоднородностью) и специфическими экологическими условиями в деревнях.

Индексы видового разнообразия для всех местообитаний, за исключением лугов-сенокосов, относительно высоки, если учесть, что в сообществах животных они обычно не превышают значения 4,5 [16]. Индекс доминирования Симпсона (C) в березовых лесах с примесью осины значительно меньше, чем в других местообитаниях, что говорит о большей равномерности в распределении особей по видам (табл. 3). Индекс выравненности Пиелу (E) имеет наименьшее значение в коренных пихтово-еловых лесах, что указывает на полидоминантность видов птиц. Ведь известно, что чем меньше значение данного индекса, тем ярче доминирование одного или двух видов птиц, что и наблюдается в пихтово-еловых лесах, где доминирует зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides* Sundevall) – 34% и зяблик (*Fringilla coelebs* L.) – 20,2%.

Общая плотность населения. Суммарное обилие птиц наиболее велико в березовых лесах (1105,96 ос./км²), пихтово-еловых лесах (811,66 ос./км²) и в деревнях Баронская и Усть-Утка (540,79 ос./км²). Высокая плотность в деревнях связана с резким возрастанием обилия синантропных видов: деревенской ласточки (*Hirundo rustica* L.), белой трясогузки (*Motacilla alba* L.), серой вороны (*Corvus cornix* Oates), полевого воробья (*Passer montanus* L.). Несколько меньше птиц в средневозрастном сосновом лесу и на лугах-перелесках (173,45 ос./км²). Минимальные показатели плотности птиц отмечены на

Население птиц непоименных местообитаний природного парка «Река Чусовая»

Вид	Березовый лес с примесью осины		Коренной пихто-во-еловый лес		Средневозрастной сосновый лес		Луга-сенокосы		Луга-перелески		Деревни Баронская и Усть-Утка	
	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Обыкновенный осоед	–	–	–	–	–	–	0,001	0,001	–	–	–	–
Черный коршун	–	–	–	–	–	–	0,63	0,8	2,94	1,7	0,77	0,1
Полевой лунь	–	–	–	–	–	–	4,17	5,4	–	–	–	–
Степной лунь	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,001	0,0002
Обыкновенный канюк	1,09	0,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Глухарь	8,70	0,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Рябчик	39,13	3,5	16	2	–	–	–	–	–	–	–	–
Перепел	–	–	–	–	–	–	–	–	5,88	3,4	–	–
Коростель	–	–	–	–	–	–	0,63	0,8	30,29	17,5	9,15	1,6
Малый зуек	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16,75	3,1
Обыкновенный чибис	–	–	–	–	–	–	4,17	5,4	–	–	–	–
Перевозчик	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,10	0,1
Обыкновенная кукушка	2,83	0,3	1,20	0,1	–	–	–	–	–	–	1,29	0,2
Глухая кукушка	6,52	0,6	1,20	0,1	–	–	–	–	0,88	0,5	–	–
Черный стриж	1,67	0,1	0,001	0,0001	–	–	16,67	21,9	–	–	–	–
Вертишейка	–	–	1,20	0,1	2,50	2	–	–	–	–	–	–
Желна	1,09	0,1	0,001	0,0001	–	–	–	–	–	–	–	–
Большой пестрый дятел	10,87	1	0,001	0,0001	3,25	2,6	–	–	–	–	–	–
Трехпалый дятел	–	–	0,001	0,0001	–	–	–	–	–	–	–	–
Древесная ласточка	–	–	–	–	–	–	29,17	38,1	–	–	74,85	13,8
Полевой жаворонок	–	–	–	–	–	–	0,63	0,8	–	–	–	–
Лесной конек	47,83	4,3	–	–	–	–	0,63	0,8	17,65	10,1	–	–
Пятнистый конек	–	–	56	6,9	–	–	–	–	–	–	–	–
Белая трясогузка	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	29,64	5,5
Обыкновенный жулан	–	–	–	–	–	–	–	–	2,94	1,7	–	–
Обыкновенный скворец	–	–	–	–	–	–	2,08	2,7	–	–	47,68	8,8
Обыкновенная сорока	–	–	–	–	–	–	–	–	2,94	1,7	16,62	3,1

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Зяблик	232,61	21	164	20,2	42,50	34,3	—	—	—	—	1,29	0,2
Вьюрок	97,83	8,9	8	1	—	—	—	—	—	—	7,73	1,4
Зеленушка	—	—	—	—	—	—	2,08	2,7	14,71	8,4	18,04	3,3
Чиж	1,42	0,1	—	—	20	16,3	—	—	—	—	19,33	3,6
Обыкновенный щегол	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21,91	4,1
Обыкновенная чечевица	2,17	0,2	—	—	2,50	2	—	—	26,47	15,3	69,59	12,9
Обыкновенный клест	50,12	4,5	0,05	0,01	—	—	—	—	—	—	—	—
Обыкновенный снегирь	4,35	0,4	4	0,5	2,50	2	—	—	5,88	3,4	0,39	0,1
Овсянка-ремеэ	10,87	1	4	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—
Дубровник	—	—	—	—	—	—	—	—	2,94	1,7	—	—

Таблица 3

Показатели структуры сообществ птиц основных местообитаний природного парка «Река Чусовая»

Показатель	Березовый лес	Коренной пихтово-еловый лес	Сосновый лес	Лугасенокосы	Лугаперелески	Поселки Баронская и Усть-Утка	Пойма р. Мержевая Утка	Пойма р. Чусовая
Число видов	38	26	13	15	18	30	29	25
Общая плотность, ос./км ²	1105,96	811,66	123,75	76,07	173,45	540,79	226,65	295,01
Число видов-доминантов	7	6	6	6	7	6	4	5
Доля особей доминантных видов, %	61,9	84,8	88,2	89,8	78,6	58,7	57,2	65,8
Индекс видового богатства	12,142	8,583	5,728	6,903	7,584	10,599	11,874	9,706
Индекс Шеннона	2,870	2,034	2,018	1,862	2,484	2,838	2,648	2,478
Индекс Симпсона	0,916	0,815	0,817	0,778	0,896	0,923	0,897	0,859
Индекс доминирования Симпсона	0,083	0,185	0,183	0,222	0,104	0,077	0,103	0,141
Индекс выравнинности Пielou	0,789	0,624	0,787	0,705	0,859	0,835	0,786	0,769

антропогенных лугах (сенокосах) – 76,07 ос./км² (табл. 3). В пойменных местообитаниях больше птиц отмечено на р. Чусовая (295,01 ос./км²) и несколько меньше – на р. Межевая Утка (226,65 ос./км²).

Структура населения птиц по относительному обилию видов. Количество видов-доминантов (доля которых в общем населении превышает 10%) в разных сообществах изменяется от 4 до 7, а их удельный вес – соответственно от 57,2 (р. Межевая Утка) до 89,8% (луга-сенокосы). В облесенных местообитаниях повсеместно доминирует зяблик. Его доля составляет 34,3% в средневозрастных сосновых лесах, 21 – в березовых лесах и 20,2 – в пихтово-еловых лесах (см. табл. 2). Также в пихтово-еловых лесах, кроме зяблика, преобладает зеленая пеночка (34%), а в сосновых лесах – чиж (*Spinus spinus* L.) (16,3%) и пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita* Vieill) (12,1%).

На лугах-сенокосах в состав доминантов входит деревенская ласточка (38,1%), черный стриж (*Apus apus* L.) (21,9%). Доля дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.) (11%) в населении птиц сенокосных лугов больше, чем доля лугового чекана (*Saxicola rubetra* L.) (8%) – типичного представителя луговых птиц. На закустаренных лугах доминируют коростель (*Crex crex* L.) (17,5%) и серая ворона (13,6%). Следствием зарастания лугов является увеличение доли птиц, связанных с кустарниками, таких как обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* Pallas) (15,3%), зеленушка (*Chloris chloris* L.) (8,4%), серая славка (*Sylvia communis* Latham) (6,8%).

Наиболее характерный состав доминантов в деревнях Баронская и Усть-Утка – деревенская ласточка (13,8%), обыкновенная чечевица (12,9%) и дрозд-рябинник (12,7%). В качестве содоминантов выступают обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris* L.) (8,8%), белая трясогузка (5,5%) и зеленая пересмешка (*Hippolais icterina* Vieill) (5%). Известно, что деревенские ласточки тяготеют к сельской местности с деревянными и каменными постройками, травянистыми открытыми пространствами. В дер. Баронская они гнездятся во всех постройках, даже в тех, что высотой не более 2 м. За время пребывания в природном парке мы неоднократно наблюдали этих птиц при ловле насекомых на лугах и поймах рек. Дрозды-рябинники постоянно летали в дер. Усть-Утка за кормом для птенцов. Их небольшая колония из 15–20 гнезд располагалась в ельнике на берегу р. Межевая Утка.

Не менее специфичен состав преобладающих видов и в поймах рек: на Межевой Утке – перевозчик (*Actitis hypoleucos* L.) и садовая камышовка (*Acrocephalus dumetorum* Blyth) (19,3 и 13% соответственно), на Чусовой – перевозчик и белая трясогузка (31, и 11%) (см. табл. 1).

Таким образом, в результате анализа структуры населения птиц по относительному обилию видов выявляются различия в качественном составе доминантов и содоминантов, что в первую очередь определяется разнокачественностью местообитаний природного парка.

Экологические аспекты населения птиц природного парка «Река Чусовая». На гнездовании в пределах исследованных территорий природно-

го парка преобладали птицы дендрофильной группы, что не удивительно, так как эта группа доминирует в березовых, сосновых лесах и на лугах-перелесках (44,7; 61,5 и 66,7%) при значительной доле птиц, устраивающих гнезда в дуплах (26,3 и 30,8% в березовых и сосновых лесах соответственно) (табл. 4). В населении птиц более разреженных и открытых пространств (поймы рек, сенокосные луга) велико участие особей, гнездящихся на земле (26,7 и 46,7%). В коренных пихтово-еловых лесах преобладают дендрофилы и дуплогнездники (38,5 и 34,6%) при меньшем участии наземногнездящихся видов птиц (19,2%). Биотопическое окружение и наличие древесно-кустарниковой растительности, ее структура играют основополагающую роль в формировании населения птиц природного парка «Река Чусовая». Старые «фаутные» деревья привлекают на гнездование вертишейек, дятлов, мухоловок, синиц. В кронах высоких деревьев гнездятся обыкновенный канюк (*Buteo buteo* L.), серая ворона, зяблик. Заросли кустарника и подлесок являются непременным условием гнездования обыкновенного жулана (*Lanius collurio* L.), пеночки-теньковки, зарянки (*Erithacus rubecula* L.).

Таблица 4

Эколого-фаунистическая и трофическая структуры населения птиц природного парка «Река Чусовая» (в числителе – число видов, в знаменателе – %)

Группа птиц	Березовый лес с примесью осины	Коренной пихтово-еловый лес	Сосновый лес	Луга-сенокосы	Луга-перелески	Пос. Баронская и Усть-Утка	Пойма р. Межевая Утка	Пойма р. Чусовая
<i>Трофические группы</i>								
Энтомофаги	26 / 68,4	18 / 69,2	9 / 69,2	9 / 60	10 / 55,6	17 / 56,7	20 / 69,1	17 / 68
Фитофаги	5 / 13,2	3 / 11,5	2 / 15,4	1 / 6,7	4 / 22,2	4 / 13,3	3 / 10,3	3 / 12
Плотоядные	2 / 5,2	1 / 3,9	–	1 / 6,7	–	1 / 3,3	3 / 10,3	1 / 4
Эврифаги	5 / 13,2	4 / 15,4	2 / 15,4	4 / 26,6	4 / 22,2	8 / 26,7	3 / 10,3	4 / 16
<i>По способу гнездования</i>								
В кронах деревьев и кустарников	17 / 44,7	10 / 38,5	8 / 61,5	5 / 33,3	12 / 66,7	14 / 46,7	15 / 51,7	14 / 56
В дуплах	10 / 26,3	9 / 34,6	4 / 30,8	2 / 13,3	–	4 / 13,3	–	1 / 4
На земле	8 / 21,1	5 / 19,2	1 / 7,7	7 / 46,7	5 / 27,8	8 / 26,7	9 / 31	6 / 24
Гнездовые паразиты	2 / 5,3	2 / 7,7	–	–	1 / 5,5	1 / 3,3	2 / 6,8	2 / 8
Норы	1 / 1,2	–	–	–	–	–	1 / 3,5	–
Около воды	–	–	–	–	–	–	1 / 3,5	–
Постройки человека	–	–	–	1 / 6,7	–	3 / 10	1 / 3,5	2 / 8
<i>Тип фауны</i>								
Европейский	18 / 47,8	9 / 34,6	5 / 38,4	8 / 53,3	9 / 50	14 / 46,6	10 / 34,5	12 / 48
Транспалеарктический	2 / 5,3	3 / 11,5	3 / 23,1	5 / 33,3	3 / 16,7	9 / 30	9 / 31	8 / 32
Сибирский	13 / 34,2	12 / 46,2	3 / 23,1	1 / 6,7	3 / 16,7	3 / 10	7 / 24,1	3 / 12
Китайский	3 / 7,8	2 / 7,7	2 / 15,4	1 / 6,7	2 / 11,1	2 / 6,7	2 / 7	1 / 4
Средиземноморский	2 / 5,3	–	–	–	1 / 5,5	2 / 6,7	1 / 3,4	1 / 4

Из экологических группировок птиц по типу гнездования в дер. Баронская и Усть-Утка были зарегистрированы дендрофилы, дуплогнездники, наземно гнездящиеся виды птиц (табл. 4). По числу видов преобладали птицы дендрофильной группы (14 видов – 46,7%). Склерофильная группировка включала 3 вида (10%). Птиц в поселки привлекают деревянные и каменные постройки, которые заменяют изначально характерные для них места гнездования. Количество построек и материал, из которого они сделаны, имеют большое значение для этой группы птиц. Каменные здания предпочитают ласточки, домовые воробьи (*Passer domesticus* L.), а белые трясогузки тяготеют к деревянным постройкам. Так, например, в дер. Баронская во дворе одного строящегося дома под бревнами обнаружили гнездо с 5 насиженными яйцами.

Виды птиц, которые не устраивают своих гнезд, а подбрасывают яйца в гнезда различных воробьиных птиц (гнездовые паразиты), представлены в природном парке 2 видами: обыкновенной (*Cuculus canorus* L.) и глухой (*Cuculus optatus* Blyth) кукушками. Их доля в населении птиц обследованных участков варьировала от 3,3% в деревнях до 8% в пойме р. Чусовая. Вблизи скалы Могильный камень 15 июня 2007 г. зарегистрирована особь обыкновенной кукушки редкой, рыжей морфы. Она кормилась мелкими насекомыми на кустах ив. Глухая кукушка предпочитает лесные биотопы, но особенно хвойные долины рр. Межевая Утка и Чусовая, где она более многочисленна.

Распределение видов птиц по трофическим группам показывает, что в природном парке «Река Чусовая» в гнездовое время значительно преобладали энтомофаги (53 вида, или 65,4%). Это можно объяснить тем, что данная пищевая специализация свойственна птицам из отряда Воробьинообразные, которые представлены на исследуемой территории большим количеством видов. Далее следовали эврифаги (13 видов, или 16,1%) и фитофаги (9 видов, или 11,1%), незначительна доля хищников (6 видов, или 7,4%).

При анализе видового состава трофических групп птиц облесенных биотопов (березовые, сосновые и пихтово-еловые леса, луга-перелески) наблюдается преобладание видов-энтомофагов (их доля от общего количества видов птиц колеблется от 55,6 до 69,2%). Лесные птицы – это, как правило, обитатели верхних ярусов растительности, специфической особенностью которых является потребление высококалорийных кормов. В то же время сами животные отличаются высокой интенсивностью метаболизма. Это позволяет им вести очень подвижный образ жизни, постоянно перемещаясь не только в горизонтальной, но и вертикальной плоскостях, что требует повышенных энергозатрат. Восполнение последних не обеспечивается такими малопитательными кормами, как вегетативные части растений. Поэтому основным объектом питания лесных видов птиц являются беспозвоночные [17].

Отмечается небольшое увеличение числа всеядных видов птиц в пос. Баронская и Усть-Утка (8 видов, или 26,7%) по сравнению с другими обследо-

дованными территориями (см. табл. 4). Это связано с тем, что деревни с постоянным проживанием людей и содержанием там домашних животных являются более предпочтительными для видов-эврифагов – домового воробья, серой вороны, обыкновенной сороки (*Pica pica* L.), вследствие обилия доступной пищи (плоды культурных растений, пищевые отбросы, отходы жизнедеятельности домашних животных).

Высока доля хищников в пойме р. Межевая Утка (10,3%), на сенокосных лугах (6,7%) и березовых лесах (5,2%). Это обусловлено тем, что увеличивается доля плотоядных видов птиц: полевого луня (*Circus cyaneus* L.), обыкновенного канюка, ворона (*Corvus corax* L.). Птиц привлекают животные, погибшие при сельскохозяйственных работах (пастьба скота, выкашивание лугов), отходы человеческой жизнедеятельности, а в поймах рек – рыбы, погибшие в рыболовных сетях.

Количественный и качественный состав кормов в разных биотопах неоднороден, а также, по-видимому, различны и условия добывания пищи. Корма, потребляемые птицами в разных биотопах в одно и то же время, оказываются различными. Питание каждого вида птиц тесно связано с тем биотопом, в котором данный вид обитает [18].

В большей степени различия сообществ птиц проявляются при анализе структуры орнитофауны природного парка по происхождению, согласно концепции о типах фауны Б.К. Штегмана [13]. В целом население птиц во всех местообитаниях парка относится к смешанному орнитогеографическому типу. Здесь присутствуют как виды-транспалеаркты, так и виды европейского и сибирского происхождения (табл. 4). Однако представители сибирского типа орнитофауны – рябчик (*Tetrastes bonasia* L.), кедровка (*Nucifraga caryocatactes* L.), вьюрок (*Fringilla montifringilla* L.) – тяготеют к темнохвойным лесам, и поэтому их доля наиболее высока в пихтово-еловых лесах (46,2%). Меньшую часть населения птиц они составляют в березовых (34,2%) и сосновых лесах (23,1%). На зарастающих лугах (луга-перелески) наиболее велико участие в сообществе птиц европейских видов (50%) и транспалеарктов (33,3%), сибирские виды представлены незначительно (6,7%). В дер. Баронская и Усть-Утка, а также в поймах рек преобладают виды европейского типа фауны (деревенская ласточка, зяблик, зеленушка).

Заключение

Проведенные исследования выявили относительно высокое видовое разнообразие населения птиц в основных типах местообитаний. В то же время наблюдаются значительные различия в качественном составе сообществ птиц. Это связано с тем, что на территории парка соседствуют существенно отличающиеся по составу биотопы. Причин тому несколько. Это, во-первых, высокая мозаичность лесных насаждений, что свойственно лесам Среднего Урала и, во-вторых, последствия хозяйственной деятельности, приведшей к

образованию зарастающих вырубок, лугов-перелесков. В этой связи определенный интерес представляет долговременный мониторинг сообществ, который в процессе восстановления биотопов парка позволит проследить изменения в составе населения птиц.

Авторы статьи выражают благодарность всем сотрудникам природного парка «Река Чусовая», в частности Е.Г. Ларину, за помощь в проведении орнитологических учетов и ценные замечания.

Литература

1. Ирисова Н.Л. Экологизация общественного сознания как фактор выживания общества // Экология и охрана окружающей среды : тез. докл. 3-й Междунар. науч.-практ. конф. Владимир, 1996.
2. Равкин Ю.С., Куперитох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978.
3. Постоногов Е.И., Постоногов Ю.И. По Чусовой. Свердловск : Средне-Уральское кн. изд-во, 1980. 128 с.
4. Данилов Н.Н. Орнитофауна Среднего Урала и Зауралья и история ее формирования // Русский орнитологический журнал. 2003. Экспресс-выпуск 210.
5. Ливанов С.Г., Коровин В.А., Кочанов С.К. Летнее распределение птиц на Урале // Сибирский экологический журнал. 2006. № 4.
6. Рябицев В.К., Тарасов В.В. Птицы Среднего Урала. Екатеринбург: Сократ, 2007. 384 с.
7. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск : Наука, 1967.
8. Равкин Ю.С., Доброхотов Б.П. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М. : Изд-во МГУ, 1963.
9. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Ученые записки МОПИ им. Н.К. Крупской. 1962. Т. 109, вып. 1.
10. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 256 с.
11. Одум Ю. Экология. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
12. Гашев С.Н. Статистический анализ для биологов (руководство по использованию программ «STATAN-1996»). Тюмень : Изд-во Тюмен. гос. ун-та, 1998. 20 с.
13. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. М. ; Л., 1938. Т. 1, вып. 2. 156 с.
14. Птицы Советского Союза / под общ. ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова. М. : Наука, 1951–1954. Т. 1–6.
15. Флинт В.Е., Бёме Р.Л., Костин Ю.В. и др. Птицы СССР. М. : Мысль, 1968. 637 с.
16. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 184 с.
17. Владышевский А.В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценологическое значение). Новосибирск : Наука, 1980. 264 с.
18. Иноземцев А.А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л. : Лесная промышленность, 1978. 263 с.

Поступила в редакцию 17.06.2011 г.

Maria Y. Lupinos, Sergey N. Gashev

Tyumen State University, Tyumen, Russia

POPULATION AND ECOLOGY OF BIRDS IN THE «CHUSOVAYA RIVER» NATURE PARK

The article presents the results of studying birds of the «Chusovaya River» Nature Park (Middle Ural). The data obtained in these studies can serve as a starting point for monitoring bird communities within the park.

Breeding bird communities of the major associations of the «Chusovaya River» Nature Park (birch forests, spruce-fir forests, pine forest, hay meadows, overgrown meadows, village Baron and Ust-Duck, floodplain the Mezhevaya Utkha river and the Chusovaya river floodplain) were studied in 2007 in early June – mid-July, when the species composition and abundance of birds are relatively stable. Y.S. Ravkin work was taken as a methodological basis for conducting route counts. Information and statistics indicators were used to assess species diversity of bird communities.

Eighty one species of breeding birds of eleven orders were recorded. The average overall density of breeding birds varied from 76, 07 individuals / km² (hay meadows) to 1105, 96 individuals / km² (birch forests). The number of dominant species constituted from four (the Mezhevaya Utkha river floodplain) to seven (birch forests, overgrown meadows). On the territories of the «Chusovaya River» Nature Park, the majority of birds belong to the European types of the fauna, dendrophilous ecological group and to the entomophagous trophic group.

Our studies have revealed a relatively high diversity of bird communities in the major habitat types. At the same time there are significant differences in qualitative composition of bird communities. This is due to the fact that biotypes that are significantly different in composition coexist in the park. There are several reasons for that. This is, firstly, the high patchiness of forest plantations, which is typical of forests of the Middle Urals, and secondly, the consequences of economic activity, which led to the formation of overgrown clearings, meadows and coppices. In this regard, particular interest in the long-term monitoring of communities, which is in the process of restoring habitat of the park, will follow the changes in the population of birds.

Key words: «Chusovaya River» Nature Park; bird communities; domination; ecological and faunistic description.

Received June 17, 2011

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 582.475.2+575.174.015.3+574.2

doi: 10.17223/19988591/17/9

О.Г. Бендер¹, С.Н. Велисевич¹, О.Ю. Читоркина¹,
А.П. Зотикова^{1,2}, Н.А. Чернова^{1,2}

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)

²Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ КАЧЕСТВА ПОЧВЕННОГО СУБСТРАТА И ПРОИСХОЖДЕНИЯ СЕМЯН НА МОРФОГЕНЕЗ СЕЯНЦЕВ КЕДРА СИБИРСКОГО

Проведен анализ всхожести семян и роста 1-летних сеянцев сосны кедровой сибирской в микробиотопах, имитирующих природные условия 4 ценопопуляций лесоболотного экологического профиля, в которых были собраны семена, а также в контрастных по влажности и трофности почвенных субстратах. Показано, что основным фактором, определяющим успех появления и развития 1-летних всходов, является размер зародыша. Избыточная влажность почвы, как и ее повышенная трофность, в целом негативно сказываются на всхожести семян и росте сеянцев. Однако у семян, сформированных в условиях высокой трофности почвы, энергия прорастания, грунтовая всхожесть и рост ювенильного побега были выше в микробиотопе, имитирующем условия существования «материнской» ценопопуляции, и в богатом почвенном субстрате.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*; семена; всхожесть; почва; влажность; трофность.

Введение

В ходе предшествующих исследований, выполненных на основе разнообразных подходов, был накоплен значительный фактический материал, прямо или косвенно касающийся проблемы влияния происхождения семян хвойных на их дальнейшее развитие. На данный момент подробно изучены зонально-типологические особенности возобновления сосны кедровой сибирской [1, 2], получены обширные сведения по агротехнике выращивания семенного потомства этого вида [3, 4], исследованы всхожесть и качество сеянцев различного географического происхождения [4]. В рамках селекционных исследований, проведенных на примере различных видов хвойных [5, 6] и сосны кедровой сибирской в том числе [7], было показано, что важным фактором, определяющим рост сеянцев, является развитие генеративных органов «материнских» деревьев.

Экологические особенности роста сеянцев, обусловленные влажностью почвы, детально рассмотрены на примере лиственницы сибирской [8], сосны обыкновенной [6, 9], ели и пихты [10]. Сосна кедровая сибирская в этом отношении гораздо менее изучена. Известно лишь, что этот вид хорошо

возобновляется на дренированных легкосуглинистых влажных почвах, его выраженное влаголюбие позволяет выдерживать даже умеренное заболачивание, однако при избыточном увлажнении формируются сеянцы худшего качества [11]. Роль трофности почвы исследовалась ранее с целью выявления экологических условий, благоприятных для искусственного выращивания сосны кедровой сибирской в лесных питомниках [3, 4].

Обобщение накопленных сведений о характере влияния лесотипологического происхождения семян на их рост в различных экологических условиях ставит вопрос о существовании почвенных (эдафических) рас. Однако по этому поводу среди исследователей нет единого мнения. Ряд авторов придерживается мнения, что условия, в которых существуют «материнские» деревья, влияют на качество семян и рост потомства [12–15]. Другие исследователи считают, что между потомством деревьев из различных типов леса при выращивании в однородных почвенных условиях существенных различий не наблюдается [17–19] либо они сложным образом проявляются в ходе онтогенеза сеянцев [20, 21].

Противоречивость полученных результатов свидетельствует о том, что вопрос о существовании эдафических рас на сегодняшний день остается открытым и актуальным для исследований. Поэтому цель нашей работы состояла в попытке установить на примере сосны кедровой сибирской, влияют ли происхождение семян и качество почвенного субстрата на развитие сеянцев.

Материалы и методики исследования

Исследовали энергию прорастания, грунтовую всхожесть и морфоструктуру 1-летних сеянцев сосны кедровой сибирской, выращенных из семян четырех ценопопуляций (ЦП) лесоболотного экологического профиля. Профиль располагался в северной части междуречья Оби и Томи, на правом берегу болота Таган ($56^{\circ}11'$ с.ш., $84^{\circ}25'$ в.д. – $56^{\circ}12'$ с.ш., $84^{\circ}24'$ в.д.), в южной подзоне тайги Западной Сибири. Выбранные 4 ценопопуляции характеризовались сменой экологических ступеней по градиенту влажности почвы: ЦП 1 – кедровник мелкотравный в верхней части склона (5К3П1Е1Б+С; III бонитет); ЦП 2 – кедровник зеленомошный в нижней части склона (7К1Е1Б1П+Ос; III бонитет); ЦП 3 – кедровник травяно-болотный (согра) в долине притеррасного ручья (7К2Е1Б+П; III бонитет); ЦП 4 – сосняк сфагновый с рябовым кедром в центральной части верхового болота (9С1Б+К; Vб бонитет).

В каждой ценопопуляции в 2007 г. был собран смешанный образец шишек. В навеске из 100 полнозернистых семян определены их масса и доля ядра по весу. В конце октября в год сбора семян проведен их биохимический анализ. В навеске из 100 покоящихся семян определено содержание белка, жира и углеводов [22]. Количество вышеуказанных веществ определяли и

рассчитывали в процентах на сухой вес семян. Размеры эмбрионального ложа и зародышей семян измеряли на отсканированных рентгенограммах с помощью аппаратно-программного комплекса SiamsMesoPlant «СИАМС» (Россия).

В октябре 2007 г. семена были заложены на стратификацию в траншею глубиной 1,5 м. Предварительно они были замочены в растворе 1%-ного марганцево-кислого калия, после чего смешаны с песком и помещены в контейнеры.

Для проведения анализа всхожести семян и роста сеянцев были заложены экспериментальные площадки в условиях научного стационара «Кедр» (56°13' с.ш., 84°51' в.д., 78 м над ур. м.), расположенного в 25 км от лесоболотного экологического профиля. В траншее глубиной 30 см были помещены 8 вариантов почвенных субстратов (табл. 1), площадь каждого составляла 1 м². Первые четыре варианта (А–Г) имитировали лесорастительные условия 4 ценопопуляций лесоболотного экологического профиля: сосняка сфагнового (ЦП 4), кедровника травяно-болотного (ЦП 3), кедровника зеленомошного (ЦП 2) и кедровника мелкотравного (ЦП 1). В каждом из этих экотопов были взяты монолитные блоки почвы (глубиной 30 см) с ненарушенными почвенными горизонтами. Транспортировка в ящиках и аккуратная установка блоков на дно траншеи позволили воссоздать естественные условия экотопов.

В апреле 2008 г. во всех вариантах субстратов был произведен точечный посев полнозернистых семян каждой ценопопуляции на глубину 4 см по 200 шт./м². Морфогенез 1-летних сеянцев оценивали по числу семядольных листьев, их длине, активности заложения пазушных органов ювенильного побега (ювенильной хвои и ауксибластов) и росту побега растяжением.

Т а б л и ц а 1

Характеристика почвенных субстратов

Микробиотоп	Условные обозначения	Почвенный субстрат	Запас влаги, мм	Запас гумуса, т/га
Имитация природных экотопов	А	Почвенный субстрат сосняка сфагнового (частично разложившийся сфагновый очес)	78,5	–
	Б	Почва кедровника травяно-болотного (перегноино-глеевая)	59,1	110,2
	В	Почва кедровника зеленомошного (подзол глееватый)	16,6	24,8
	Г	Почва кедровника мелкотравного (подзол иллювиально-железистый)	13,5	29,1
Контрастная влажность	Д	Сухой супесчаный	11,0	34,2
	Е	Мокрый супесчаный	29,9	29,2
Контрастная трофность	Ж	Богатый суглинистый	27,9	57,0
	З	Бедный супесчаный	20,8	22,7

Для оценки влияния фактора влажности почвы в траншеях «Д» и «Е» был помещен однородный супесчаный субстрат, в котором искусственно поддерживалась недостаточная (11%) и избыточная (40%) влажность почвы. Влажность и трофность почвы определялась в верхнем 10-сантиметровом слое. Для оценки влияния фактора трофности траншея «Ж» была заполнена богатым суглинистым субстратом, «З» – бедным супесчаным. Энергию прорастания семян оценивали по их всхожести на 30-й день после посева. Грунтовую всхожесть семян определяли в конце августа.

Статистическую обработку данных и построение графиков проводили с помощью компьютерной программы Microsoft Exel. В таблицах и графиках приведены средние значения и их стандартные отклонения. Корреляционный и факторный анализ проведен с помощью программы StatSoft STATISTICA 6.0.

Результаты исследования и обсуждение

При изучении всхожести семян очень важно иметь представление об их посевных качествах. Масса семян характеризует общее накопление органического вещества, связанное с формированием эндосперма зародыша. Несмотря на отсутствие выраженной географической изменчивости по этому признаку, ранее была установлена тенденция к уменьшению массы семян сосны кедровой сибирской по направлению к северной [23] и верхней [24, 25] границам распространения. По нашим данным, минимальным весом также характеризуются семена деревьев самого экстремального местообитания (ЦП 4), однако общая потеря массы у них компенсируется повышенным выходом ядра (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Характеристика семян

Признак	Ценопопуляция – источник семян			
	1	2	3	4
Масса 100 семян, г	21,1	19,1	19,0	17,1
Доля ядра по весу, %	66,5	62,9	63,2	70,4
Содержание в сухом веществе, мг%	Сырой протеин	26,9	26,9	24,8
	Сырой жир	44,9	48,7	47,3
	Сахар	11,4	9,6	11,9
Длина зародышевого ложа, мм	8,38±0,97	8,05±0,79	8,66±1,21	8,07±0,66
Длина зародыша, мм	5,20±0,96	4,58±0,77	5,84±1,19	4,98±0,71
Доля длины зародыша от длины ложа, %	62,1	56,9	67,4	61,7

Биохимический анализ содержания белка, жира и углеводов в сухом веществе эндосперма семян показал увеличение содержания жира в семенах ценопопуляции № 4 (табл. 2). Известно, что жир является основным энергетическим веществом, образованию которого подчинена вся запасаящая де-

тельность семени. Окончание морфологического формирования зародыша и эндосперма характеризуется максимальным накоплением жира на фоне снижения содержания углеводов [26]. С этой точки зрения семена деревьев самого экстремального местообитания можно рассматривать как наиболее «физиологически зрелые».

Степень зрелости и пригодности семян к посеву определяется также развитием зародышей. Предшествующие исследования показали, что даже в случаях максимальной зрелости семян не все из них оказываются жизнеспособными, а лучшей всхожестью отличаются семена, полностью занимающие зародышевое ложе [26]. На примере низкогорных и высокогорных популяций сосны кедровой сибирской было установлено, что даже в годы с хорошими погодными условиями у большинства семян субальпийских кедровников зародыш занимает лишь около половины ложа [24, 25, 27]. Аналогичное качество семян было зафиксировано в редкостойных кедровниках на северной границе ареала [24]. По нашим данным, длина зародышевого ложа и самого зародыша оказалась меньшей у семян, взятых в ценопопуляциях кедровника зеленомошного (ЦП 2) и сосняка сфагнового (ЦП 4), характеризующихся, несмотря на различия по влажности, низкой трофностью почвы. Более длинные зародыши были у семян кедровника мелкотравного (ЦП 1), а самыми крупными оказались семена кедровника травяно-болотного (ЦП 3), произрастающего на влагоемких, но при этом высокоплодородных почвах.

Сосна кедровая сибирская считается видом с довольно широкой экологической амплитудой, предпочитает богатые суглинистые и достаточно увлажненные почвы и избегает поселяться в слишком сухих для нее местообитаниях [28]. Согласно схеме оптимальных эколого-фитоценологических ареалов хвойных древесных пород Западной Сибири Г.В. Крылова [29] граница сухости для этого вида совпадает с границами достаточно влаголюбивых ели и пихты, а граница влажности почвы включает даже переувлажненные и заболоченные почвы с тяжелым механическим составом. Исходя из этого, мы предположили, что семена этого вида более успешно будут прорасти при избыточной влажности почвенного субстрата, нежели при его повышенной сухости.

В вопросах потребности семян во влаге в период их прорастания наиболее изученным видом является сосна обыкновенная. В опытах с различными по влажности почвенными субстратами была установлена минимальная (3–7%) и максимальная (40%) объемная влажность, при которой может существовать этот вид [6]. К сожалению, аналогичных исследований по сосне кедровой сибирской ранее не проводилось. Результаты настоящего исследования показали, что на этапе прорастания семян не наблюдалось выраженных тенденций связи между происхождением семян и их энергией прорастания на 30-й день после посева в «родные» или сходные по влажности и трофности субстраты. Не выявлено статистически значимых

различий между количеством всходов из семян суходольных и заболоченных местообитаний как в микробиотопах, имитирующих природные условия, так и в различающихся по влажности искусственных почвенных субстратах (рис. 1). Однако в богатых субстратах (Б, Ж) энергия прорастания семян высокоплодородного кедровника травяно-болотного (ЦП 3) была выше, а в бедном (В, З) – ниже, чем у семян из других ценопопуляций. Очень низкая энергия прорастания семян отмечена в самом экстремальном микробиотопе – сосняке сфагновом (А), избыточно влажном и с выраженной анаэробностью условий.

Суммарная грунтовая всхожесть в целом имеет те же тенденции: минимальная доля всходов была зафиксирована в субстратах не только избыточно влажных, но и с низкой трофностью (сосняк сфагновый – А и мокрый субстрат – Е). Максимальной всхожестью характеризовались микробиотопы с высоким плодородием почвы (кедровник травяно-болотный – Б и богатый субстрат – Ж).

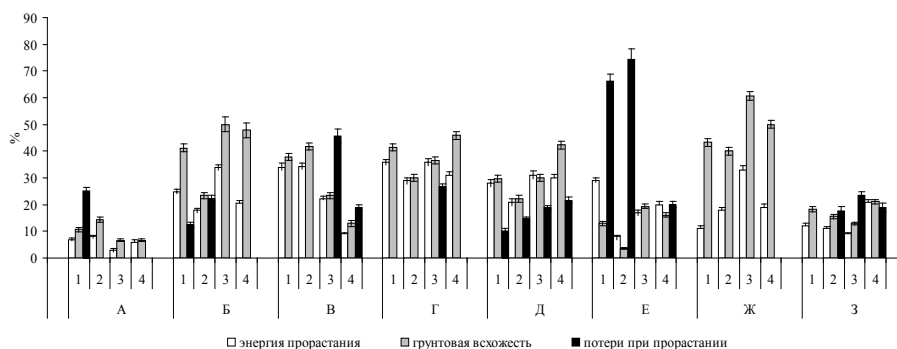


Рис. 1. Энергия прорастания, грунтовая всхожесть и потери при прорастании семян кедровника сибирского. Ценопопуляции – источники семян: 1 – кедровник мелкотравный в верхней части склона; 2 – кедровник зеленомошный в нижней части склона; 3 – кедровник травяно-болотный (согра) в долине притеррасного ручья; 4 – сосняк сфагновый с рябовым кедром в центральной части верхового болота. Почвенные субстраты: А – частично разложившийся сфагновый очес; Б – перегнойно-глеевый; В – подзол глееватый; Г – подзол иллювиально-железистый; Д – сухой супесчаный; Е – мокрый супесчаный; Ж – богатый суглинистый; З – бедный супесчаный

Анализ грунтовой всхожести семян из контрастных по фактору влажности природных экотопов не показал ожидаемой положительной реакции на сходный по гидрологическому режиму почвенный субстрат. Однако максимальная доля погибших после прорастания сеянцев из суходольных экотопов (ЦП 1, 2) была зафиксирована именно в избыточно влажном субстрате (Е). Более 40% из всходов кедровника травяно-болотного (ЦП 3) погибло в течение вегетационного сезона в сухой почве кедровника зеленомошного (В).

Всхожесть семян ценопопуляций, контрастных по трофности почвы, – высокоплодородного кедровника травяно-болотного (ЦП 3) и низкоплодородного кедровника зеленомошного (ЦП 2) в «родные» и противоположные по плодородию субстраты показали следующее. В почве кедровника травяно-болотного (Б) и на богатом субстрате (Ж) зафиксирована максимальная численность всходов ценопопуляции № 3 и низкая – ценопопуляции № 2. В почве кедровника зеленомошного (В) и на бедном гумусом субстрате (З) семена ценопопуляции № 3, напротив, продемонстрировали более низкую всхожесть. Эта тенденция подтверждается данными, приведенными в табл. 3.

Таблица 3

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена: влияние влажности и трофности почвы на всхожесть семян

Признак	Происхождение семян	Запас влаги	Запас гумуса
Энергия прорастания	Кедровник зеленомошный	–0,29	–0,30
	Кедровник травяно-болотный	+0,64	+0,81*
Грунтовая всхожесть	Кедровник зеленомошный	–0,33	–0,26
	Кедровник травяно-болотный	+0,57	+0,76

* Статистически значимая корреляция ($p < 0,05$).

Анализ морфоструктуры 1-летних сеянцев показал, что число семядольных листьев, сформированных еще в эмбриональной фазе развития зародыша, во всех почвенных субстратах минимальным было у сеянцев из семян кедровника зеленомошного (10,34 шт.), максимальным – из более «качественных» семян кедровника травяно-болотного (10,60 шт.) и сосняка сфагнового (10,66 шт.). Более длинные семядольные листья отмечены у сеянцев, взошедших на почвах кедровника зеленомошного (В) и кедровника мелкотравного (Г), имеющих в различной степени выраженный моховой покров (рис. 2). Самые короткие семядольные листья сформировались, как это ни странно, на плодородной почве кедровника травяно-болотного (Б) и на богатом субстрате (Ж). Оба эти субстрата характеризуются повышенным содержанием валового (соответственно 4,91 и 2,6 т/га) и легкогидролизуемого (соответственно 981,2 и 285,6 кг/га) азота. Ранее в исследованиях Н.Е. Судачковой [30] и В.Н. Габеева [3] была отмечена повышенная чувствительность сеянцев сосны кедровой сибирской к избытку азота. По нашим данным, более выраженной реакцией отличаются сеянцы из семян кедровника зеленомошного, произрастающего на низкоплодородных подзолистых почвах. Длина их семядольных листьев была отрицательно связана с запасами валового и легкогидролизуемого азота ($r = -0,69^*$ и $r = -0,63$ соответственно; * – статистически значимая корреляция ($p < 0,05$)). Следует отметить, что у сеянцев из семян высокоплодородного кедровника травяно-болотного реакция на повышенное содержание азота была почти нейтральной ($r = +0,01$ и $r = -0,11$ соответственно).

Минимальная длина ювенильных побегов у «суходольных» ценопопуляций (ЦП 1 и 2) отмечена на избыточно влажных, а максимальная – на бедных субстратах. У ценопопуляций из «болотных» местообитаний (ЦП 3 и 4), напротив, более короткие побеги сформировались на сухом почвенном субстрате, длинные – на богатом.

Дисперсионный анализ влияния фактора влажности почвы на удлинение ювенильного побега показал несущественность различий между «суходольными» и «болотными» сеянцами на сухих почвенных субстратах (В, Г, Д) и достоверное превосходство «болотных» сеянцев над «суходольными» в избыточно влажных (А, Б, Е) субстратах ($F = 5,433$; $p = 0,0218$). По фактору трофности почвы также отмечено положительное влияние плодородных почв (Б, Ж) на рост ювенильных побегов сеянцев кедровника травяно-болотного ($F = 5,101$; $p = 0,0178$), в то время как на бедных почвах различия оказались менее значимыми. На активность заложения метамеров ювенильных побегов ни влажность, ни трофность почвы не оказали существенного влияния, однако следует отметить тенденцию к снижению активности органогенеза сеянцев на избыточно влажных почвах.

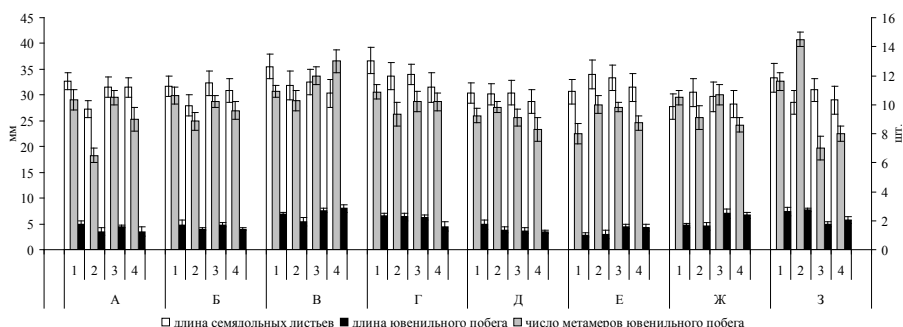


Рис. 2. Рост и органогенез 1-летних сеянцев кедра сибирского. Левая ось ординат – длина ювенильных сеянцев и ювенильного побега; правая ось ординат – число метамеров ювенильного побега. Обозначения см. на рис. 1

В целом полученные результаты показывают, что 1-летние сеянцы хуже развиваются в микробиотопах с более влагоемкими почвами, нежели на дренированных или даже сухих почвах. Причем избыточная влага плохо влияет как на «чужие» семена из суходольных экотопов, так и на «родные» из заболоченных. Отрицательное влияние оказывает и повышенная трофность почвы: на богатых субстратах (Б и Ж) заложилось на 6% меньше пазушных органов, на 8% были короче семядольные листья и на 10% меньше растянулся ювенильный побег. Однако здесь сеянцы из семян высокоплодородного кедровника травяно-болотного превосходили сеянцы из остальных 3 экотопов на 34% по длине ювенильного побега и на 9% по количеству органов на нем.

Планируя это исследование, мы предполагали, что по мере развития сеянцев будет ослабевать связь исследованных нами признаков с качеством семян и нарастать их зависимость от почвенных характеристик. Однако анализ корреляционных связей показал, что основным фактором, определяющим судьбу сеянца в начале онтогенеза, является развитость зародыша, которую мы в данной работе оценивали по его длине (табл. 4). Масса семян, косвенно характеризующая качество эндосперма, оказывает гораздо меньшее, но при этом положительное влияние на прорастание и морфогенез сеянцев, причем ее роль более важна в процессах роста семядольных листьев и ювенильного побега. Следует отметить, что во всех ценопопуляциях длина семядольных листьев ($r = +0,66$) и ювенильных побегов ($r = +0,76$) была слабо положительно связана с содержанием углеводов в эндосперме семян. На появление всходов влажность почвенного субстрата влияет слабо отрицательно, а на запас гумуса – слабо положительно. Однако развитие 1-летних сеянцев хуже протекает как при повышенной влажности, так и при повышенной трофности почвы.

Т а б л и ц а 4

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена: влияние влажности, трофности почвы и качества семян на прорастание и развитие сеянцев

Показатель	Энергия прорастания	Грунтовая всхожесть	Длина семядольных листьев	Длина ювенильного побега	Число метамеров
Запас влаги	-0,60	-0,56	-0,43	-0,43	-0,38
Запас гумуса	+0,31	+0,60	-0,34	-0,41	-0,33
Длина зародыша	-0,98*	+0,94*	+0,87*	+0,88*	+0,84*
Масса семян	+0,33	+0,21	+0,72	+0,61	+0,16

* Статистически значимая корреляция ($p < 0,05$).

Заключение

Основным фактором, определяющим успех появления и развития 1-летних всходов сосны кедровой сибирской, является качество семян, прежде всего развитость зародыша, которую мы оценивали по его длине. Избыточная влажность почвы, как и ее повышенная трофность, в целом негативно сказываются на всхожести семян и росте сеянцев. Однако при этом по ряду признаков (энергия прорастания, грунтовая всхожесть и длина ювенильного побега) прослеживается тенденция к положительной реакции всходов на «родной» субстрат, что указывает на их биологические особенности, обусловленные происхождением. Особенно это заметно на примере семян, сформированных в условиях высокой трофности почвы (ценопопуляция кедровника травяно-болотного), демонстрирующих повышенную жизнеспособность на богатом почвенном субстрате и в микробиотопе, имитирующем природные условия «материнского» экотопа.

Мы полагаем, что одной из наиболее вероятных причин появления различий в биологических свойствах прорастающих семян является генетиче-

ская дифференциация «материнских» групп популяций [6, 31]. По Г. Стеббинсу [32], успешность эволюционного прогресса у растений во многом определяется адаптациями к распространению семян и укоренению сеянцев. Изучение механизма связи «генотип – среда» в жизненном цикле сосны обыкновенной показало, что почвенный субстрат селекционирует генофонд зародышей на совместимость с собой [33]. При расселении семена попадают в различные условия, а новая среда (почвенный субстрат) из предоставленных для отбора растений вычленивает наиболее адаптированные к ней; чем ближе почвенные условия произрастания «дочерней» популяции (всходов) к условиям роста «материнской», тем выше качество отбора и теснее связь «генотип – среда».

Ранее нами была установлена выраженная фенотипическая и генотипическая дифференциации «материнских» ценопопуляций сосны кедровой сибирской лесоболотного экологического профиля по факторам влажности и трофности почвы [34]. Это позволяет предположить, что выявленные существенные различия между экологическими группами «материнских» деревьев способствовали формированию биологической разнокачественности их семенного потомства. Учитывая, что на уровне «материнских» ценопопуляций более сильное дифференцирующее влияние оказала не влажность почвы, а ее трофность, тенденция к положительной реакции у семян, сформированных в условиях высокого плодородия, на богатые почвенные субстраты вполне закономерна и полученные результаты могут свидетельствовать в пользу объективности существования почвенных экотипов.

Литература

1. Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Ирошников А.И. Кедровые леса Сибири. Новосибирск : Наука, 1985. 256 с.
2. Смолоногов Е.П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины (эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства). Свердловск : Изд-во УрО АН СССР, 1990. 288 с.
3. Габеев В.Н. Экология выращивания хвойных. Красноярск : ИЛиД СО РАН, 1992. 187 с.
4. Матвеева Р.Н., Буторова О.Ф. Ускоренное выращивание сеянцев и культур кедра сибирского в Восточной Сибири. Красноярск : СибГТУ, 2001. 254 с.
5. Голиков А.М., Кирюхина Н.А. Величина семян и рост однолетних тепличных сеянцев ели // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги. Л. : Изд-во ЛенНИИЛХ, 1984. С. 16–21.
6. Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк). Екатеринбург : УрО РАН, 2004. 198 с.
7. Данченко А.М., Кабанова С.А. Оценка роста полусибирского потомства сосны кедровой сибирской в открытом грунте и теплице // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV, № 2–3. С. 174–178.
8. Ефремов С.П., Седельникова Т.С., Пименов А.В. Морфологические особенности шишек лиственницы сибирской в условиях болотной сыры и суходола // Хвойные бореальной зоны. 2006. Т. XXIII, № 2. С. 223–227.

9. Ефремов С.П., Пименов А.В. Посевные качества семян болотных и суходольных экотипов *Pinus sylvestris* L. // Хвойные бореальной зоны. 2004. Вып. 2. С. 56–61.
10. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Репродуктивные показатели хвойных в болотной согре и на суходоле // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006. № 7. С. 116–120.
11. Поликарпов Н.П., Дашко Н.В. Выращивание посадочного материала // Кедровые леса Сибири. Новосибирск : СО АН СССР, 1985. С. 162–171.
12. Auld T.D., Morrison D.A. Genetic determination of erect and prostrate growth habit in five shrubs from windswept headlands in the Sydney Region // Australian Journal of Botany. 1992. Vol. 40. P. 1–11.
13. Пихельгас Э. Зависимость качества семян и роста лесных культур от местопроизрастания материнских насаждений сосны // Сборник научных трудов Эстонской сельскохозяйственной академии. 1973. № 89. С. 26.
14. Этверк И.Э. Разнообразие ели обыкновенной в Эстонской ССР : автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Таллин, 1974. 131 с.
15. Кречетова Н.В. Экологическая разнокачественность саженцев сосны обыкновенной в Поволжье // Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России на базе боров Среднего Поволжья : тез. докл. всерос. науч.-техн. конф. Йошкар-Ола, 1995. С. 31–32.
16. Ефимов Ю.П. Итоги многолетнего испытания материнских деревьев сосны обыкновенной по семенному потомству // Генетическая оценка исходного материала в лесной селекции. Воронеж : НИИЛГиС, 2000. С. 33–44.
17. Päävänen J. Development of mire originated Scots pine on mineral soil // SUO. 1989. Vol. 40. P. 310.
18. Рубцов В.И., Смирнова М.Ю. К вопросу о влиянии лесотипологического происхождения семян сосны на рост молодняков // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 1976. № 2. С. 22–24.
19. Авров Ф.Д., Воробьев В.Н. Проблемы и перспективы лесовосстановления и лесного семеноводства // Лесное хозяйство. 1992. № 5. С. 39–41.
20. Долголиков В.И. Семенное потомство быстрорастущих деревьев хвойных пород // Выращивание и формирование высокопродуктивных насаждений в южной подзоне тайги. Л. : Наука, 1984. С. 55–60.
21. Поджарова З.С., Руденкова О.Ф. Семенная продуктивность сосны обыкновенной в зависимости от происхождения семян // Интенсификация лесного хозяйства в БССР. М. : Наука, 1987. С. 70–78.
22. Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. Л. : Колос, 1972. 456 с.
23. Некрасова Т.П. Плодоношение кедра в Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1961. 71 с.
24. Прошников А.И. Изменчивость качества семян хвойных пород в Восточной Сибири // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск : ИЛИД СО АН СССР, 1974. С. 58–77.
25. Воробьев В.Н. Особенности плодоношения кедра сибирского в горных условиях // Биология семенного размножения хвойных в Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1974. С. 15–70.
26. Воробьев В.Н. Семена кедра сибирского. Новосибирск : Наука, 1979. 129 с.
27. Заборовский Е.Н. Прорастание семян кедра сибирского и вопросы подготовки их к весеннему посеву // Сборник работ по лесному хозяйству. М. ; Л., 1961. Вып. IV. С. 201–227.
28. Горожанкина С.М., Константинов В.Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1978. 190 с.
29. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 236 с.

30. Судачкова Н.Е. Условия развития и минерального питания подроста семян кедров сибирского // Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. Красноярск : Краснояр. кн. изд-во, 1965. С. 5–24.
31. Stern K., Roche L. Genetics of forest ecosystems. Berlin : Springer, 1974. 330 p.
32. Stebbins G.L. Flowering plants: evolution above the species level. Cambridge : Harvard Univ. press, 1974. 399 p.
33. Кузнецова Г.В. Семеношение и качество семян клонов кедров сибирского разного происхождения на плантации в Красноярской лесостепи // Лесоведение. 2003. № 6. С. 42–48.
34. Велисевич С.Н., Петрова Е.А., Бендер О.Г., Зотикова А.П. Формирование структуры популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в заболоченных экотопах юга Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 2. С. 13–22.

Поступила в редакцию 15.11.2011 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 1 (17). P. 109–121

doi: 10.17223/19988591/17/9

**Olga G. Bender¹, Svetlana N. Velisevich¹, Olga Yu. Chitorkina¹,
Albina P. Zotikova^{1,2}, Natalya A. Chernova^{1,2}**

¹*Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems of Siberian
Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia*

²*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

ANALYSIS OF THE INFLUENCE OF SOIL PROPERTIES AND SEED ORIGIN ON SIBERIAN STONE PINE SEEDLING MORPHOGENESIS

*The influence of seed origin and quality of soil substrate on the germination activity, total germination and morphostructure of 1-year Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour), seedlings was investigated. Seeds for analysis were collected in 4-subpopulations in the southern subzone in the West Siberian taiga, between the Ob and the Tom rivers. Subpopulations were characterized by consecutive environmental change in the soil humidity gradient: *P. sibirica* forest with low herbs, *P. sibirica* forest with green mosses, swampy *P. sibirica* forest and mixed pine forest with sphagnum. Boggy *P. sibirica* forest was characterized by increased soil fertility. All seeds were germinated in 8 different micro-sites: 4 sites simulated forest soil conditions of mother subpopulations, 2 sites consisted of homogenous sandy-loam substrate with contrast humidity and 2 sites consisted of loam soil and sandy-loam substrate with contrast soil fertility. Seed quality was valuated by the total seed weight and the endosperm weight, the crude protein, fat and sugar contents. The embryo development was valuated by its length and the embryo chamber length. The tree seeds from mixed pine forest with sphagnum were characterized by minimum weights, but the total mass loss was compensated by their increased kernel mass. Biochemical analysis of proteins, lipids and carbohydrates in the seed endosperm showed increased lipids content in the seeds collected in pine forest with sphagnum. It is established that the main factor determining the success of germination and development of 1-year-old seedlings was the seed quality and the embryo development. The length of the embryo and the embryo chamber of seeds collected in forest with green mosses and forest with sphagnum were minimum,*

despite the moisture differences and low fertility soil. Longer seeds were in the seeds of P. sibirica forest with low herbs but seeds of swampy P. sibirica forest growing on the water capacity but the highly fertile soils were characterized the biggest size. High soil humidity as well as its increased fertility influenced seed germination and seedling growth generally in a negative way. However, the seeds formed at high soil fertility (swampy P. sibirica forest), seed germination activity, total seed germination and juvenile shoots size were higher in the rich loam soil and micro-site simulating conditions of mother subpopulation. The maximum number of dead seedlings after germination of terrestrial ecotopes was recorded in an excessively humid substrate. More than 40% of the seedlings of swampy P. sibirica forest died during the growing season in dry soil of P. sibirica forest with green mosses. It is hypothesized that the Siberian stone pine soil (edaphic) races can be identified primarily by soil fertility rather than soil humidity.

Key words: *Pinus sibirica*; seeds; germination; soil; humidity; fertility.

Received November 15, 2011

Н.М. Дебков, В.С. Паневин

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

ТАКСАЦИОННАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ ИЗ ПОДРОСТА

Проведено исследование структуры насаждений, сформировавшихся на сплошных вырубках южной тайги в пределах Томской области с проведенными мерами содействия естественному лесовозобновлению в виде сбережения при лесозексплуатации предварительной генерации хозяйственно-ценных пород. Выявлено, что состав сформировавшихся насаждений включает всех лесообразователей тайги, но преобладают темнохвойные породы. Отмечено увеличение доли хвойных пород в зеленомошной группе типов леса по сравнению с разнотравной. Полнота древостоев из подроста также определяется типологической принадлежностью: в зеленомошных типах леса формируются высокополнотные насаждения, а в разнотравных – среднеполнотные. Несмотря на это, производительность последних в среднем на 15% выше первых. В целом насаждения, сформировавшиеся из сохраненного подроста, достаточно продуктивные: усредненный средневзвешенный запас равен 194 м³/га, что выше среднего запаса по формации (156 м³/га).

Ключевые слова: древостой из подроста; таксационная структура; производительность; типы леса.

Введение

Проблема восстановления лесов в настоящий момент приобрела глобальный уровень. Регулярно ситуация с истреблением лесов по всей планете отслеживается как правительственными, так и общественными организациями (Гринпис, WWF и др.), в том числе Продовольственной и сельскохозяйственной организацией (ФАО) при ООН. Согласно отчетам последней тенденция 1990–2000-х гг., выражающаяся в ежегодном лесоистреблении на площади 8,8 млн га, сохраняется и на протяжении 2000–2005-х гг. – 7,3 млн га [1]. При этом лишь десятая часть вырубок засаживается лесными культурами, а на остальной площади проводятся меры содействия естественному лесовозобновлению [2].

Печальный опыт Европы показал, что монокультуры на больших площадях деградируют (вспышки массового размножения насекомых, буреломы и ветровалы), не достигая возраста рубки, в то время как история отечественного лесного хозяйства предоставляет убедительные примеры качественно и скорейшего восстановления леса на вырубленных площадях с использованием производительных сил природы. Речь идет о сбережении в процессе лесозексплуатации подпологового подроста [3–5]. При этом до минимума сокращается не только возобновительный период, но и время поспевания древостоя в разных лесорастительных условиях от 20 до 40 лет [6–8].

В этой связи представляют определенный интерес перманентные исследования по вопросу сохранения подпологового возобновления в различных лесорастительных условиях при использовании различной техники и технологий в оценке адаптивных способностей разнокачественных предварительных генераций, т.е. степени выживаемости, и далее динамики формирования лесного сообщества по всему спектру показателей количественного и качественного характера вплоть до финальной рубки. Цель работы – провести подобные исследования в Томской области.

Материалы и методики исследования

Полигоном для исследований было выбрано Калтайское участковое лесничество, на территории которого в конце 1960-х – начале 1970-х гг. были апробированы рубки с сохранением подроста по методу узких лент. Суть метода заключалась в организованной лесосеке с направленной валкой бензопилой вершиной на трелевочный волок под острым углом (30–45°) для исключения разворота хлыста при вытаскивании из пасеки, при этом трелевка осуществлялась исключительно по волокам. В рубку поступали спелые, преимущественно разновозрастные темнохвойно-кедровые древостои (примерный состав – 4П2Е1К2Б1Ос) мшистых и разнотравных типов леса с запасами 260–380 м³/га древесины, где до рубки находилось 3–8 тыс. шт./га молодого поколения хвойных пород. Примерный состав подпологового возобновления – 7П2Е1К+Б в разных вариациях. После лесозаготовок, осуществлявшихся трактором ТДТ-40 трелевкой за вершины, сохранилось 1,5–2,8 тыс. шт./га [9].

Методика исследований включала в себя подбор модельных объектов, затем закладывались пробные площади (ПП), размер которых варьировал в зависимости от необходимого для статистической достоверности количества деревьев и от естественного возрастного этапа древостоя (в среднем 300–500 с размахом от 200 до 1 100 шт./пробу). Впоследствии проводилась перечислительно-измерительная таксация насаждения с взятием модельных деревьев в количестве в среднем 30 шт. на ПП (от 22 до 38), которое зависело от породного состава и строения по толщине древостоя. Дальнейшая обработка производилась по общепризнанной методике [10]. Всего заложена 21 ПП в пяти наиболее распространенных типах леса: мелкотравно-зеленомошном, зеленомошном, разнотравном, травяно-болотном и папоротниковом с давностью рубки 36–49 лет.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ полученных данных (табл. 1) позволил установить, что породный состав сформировавшихся насаждений полидоминантный и включает все основные лесообразователи тайги (ель, пихта, кедр, береза, осина). Также в качестве примеси присутствуют светлохвойные породы – сосна и ли-

ственница, наличие которых обусловлено сохранением тонкомера и взрослых деревьев среди куртин подроста во время лесозаготовок или, в большей степени это касается сосны, последующей генерацией. Но в целом есть отчетливая динамика породного состава и доли участия хвойного элемента леса в зависимости от типа леса.

В мелкотравно-зеленомошном типе леса усредненный состав равен 70% хвойных пород и 30% лиственных, причем в составе хвойных практически всегда присутствуют ель, пихта и кедр. В зеленомошном типе леса картина аналогичная, но доля лиственных пород в составе в среднем около 20%. В папоротниковом типе леса участие лиственных повышается до 50%, также претерпевает изменения состав хвойных пород – формируются так называемые пихто-ельники, в которых кедр встречается спорадически и доминантную роль выполняет пихта. В травяно-болотном типе леса тоже складывается специфическая ситуация, а именно преобладающее значение приобретает ель, а кедр и пихта присутствуют в составе не в каждом насаждении. Что касается доли участия лиственных, то она составляет 30%. В разнотравном типе леса ситуация идентичная таковой в травяно-болотном.

Таблица 1

Структура насаждений из подроста

Номер ПП	Давность рубки, лет	Состав по запасу древесины	H_{cp} , м	D_{cp} , см	A_{cp} , лет	Полнота	Густота, шт./га
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Мелкотравно-зеленомошный тип леса (МЗМ)</i>							
1 (кв. 82, выд. 12)	45	36П15Е8К37Ос+С, Б	18,6±0,1	16,5±0,2	63,8±1,9	32,7/0,89	1294
7 (кв. 357, выд. 10)	39	44Е21К21П12Б+С	15,5±0,2	15,7±0,4	69,4±1,4	31,6/0,97	1296
11 (кв. 268, выд. 18)	45	28П20Е13К38Б ед. С, Лц	14,7±0,2	12,3±0,2	51,1±0,8	24,9/0,90	1736
12 (кв. 350, выд. 6)	42	21П14Е7К41Б15Ос+С	18,1±0,3	14,8±0,4	59,4±1,5	27,8/0,79	1335
15 (кв. 405, выд. 6)	37	41Е23С10П18Б+К, Ос ед. Лц	16,8±0,3	17,3±0,5	64,7±1,6	25,4/0,79	887
21 (кв. 85, выд. 13)	47	63К22П8Е7Б	14,7±0,1	16,7±0,4	57,9±1,2	24,8/0,98	961
23 (кв. 358, выд. 14)	38	37Е19П12К32Б ед. С	11,5±0,1	10,6±0,2	42,3±1,1	20,4/0,86	1985
<i>Зеленомошный тип леса (ЗМ)</i>							
4 (кв. 359, выд. 14)	38	44П21Е19К16Б	13,7±0,1	12,5±0,3	55,1±1,5	20,9/0,72	1387
10 (кв. 303, выд. 13)	36	41К25Е28Б+С, Лц ед. П, Ос	14,4±0,1	14,7±0,4	56,9±0,8	23,6/0,96	1126

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
16 (кв. 360, выд. 13)	40	38Е36П12К14Б	12,3± 0,1	12,3± 0,2	52,0± 1,3	26,4/ 0,94	1889
<i>Папоротниковый тип леса (ПТ)</i>							
2 (кв. 149, выд. 16)	49	23П20Е54Б+К	19,6± 0,2	18,2± 0,2	62,7± 2,3	21,2/ 0,58	737
18 (кв. 148, выд. 20)	49	27П18Е8К47Б	19,9± 0,1	18,1± 0,4	69,1± 2,9	25,5/ 0,66	867
22 (кв. 150, выд. 8)	48	48П18Е33Б ед. К	20,7± 0,1	19,3± 0,5	69,6± 2,0	27,1/ 0,70	818
<i>Травяно-болотный тип леса (ТБ)</i>							
5 (кв. 361, выд. 7)	42	56Е23П9К6Лц6Б	15,8± 0,3	16,1± 0,5	69,8± 1,5	19,9/ 0,59	785
6 (кв. 387, выд. 16)	38	35Е54Б+П, К, Лц	13,3± 0,2	11,5± 0,3	49,3± 0,1	18,4/ 0,68	1461
8 (кв. 388, выд. 24)	39	47Е11Лц7К31Б+П	13,4± 0,2	11,6± 0,3	48,8± 1,6	19,7/ 0,73	1558
14 (кв. 388, выд. 13)	38	44Е12К8П7Лц29Б	12,1± 0,2	11,1± 0,2	42,3± 0,8	17,9/ 0,75	1540
<i>Разнотравный тип леса (РТР)</i>							
9 (кв. 387, выд. 20)	38	60Е11П26Б+К, ед. Лц, С	15,5± 0,2	15,6± 0,5	55,5± 0,9	18,6/ 0,64	814
13 (кв. 388, выд. 13)	39	38Е35Лц8К18Б+П	19,3± 0,6	16,5± 0,6	56,1± 2,0	30,8/ 0,77	1041
19 (кв. 83, выд. 11)	48	20П19Е7К41Б13Ос	17,2± 0,2	14,9± 0,4	54,0± 1,5	22,8/ 0,70	1093
24 (кв. 359, выд. 8)	37	72Е10К15Б+П ед. Лц	15,6± 0,2	15,0± 0,5	70,8± 2,5	21,3/ 0,63	975

Примечание. В графе «полнота» первая цифра указывает абсолютную полноту, вторая – относительную.

Анализ высотной структуры и строения по диаметру древостоев показывает, что и высота, и диаметр исследуемых насаждений в основном зависят от производительности условий местопроизрастания (рис. 1), выражаемых через классы бонитета М.М. Орлова [11]. Чем выше класс бонитета, тем высота (а через пропорциональную связь с ней и диаметр) больше таковой в более низком классе бонитета. К примеру, ПП № 4 и 10 зеленомошного типа леса имеют приблизительно одинаковую давность рубки (38 и 36 лет соответственно), классы бонитета (III.7 и III.6 соответственно), а также одинаковый возраст (55 и 56 лет соответственно), который указывает, что подпоговое возобновление имело сходные высотную и возрастную структуры. В результате средняя высота равна 13,7 и 14,4 м, а диаметр – 12,5 и 12,5 см соответственно. Аналогичная ситуация характерна и для других типов леса: ПП № 2 и 18 папоротникового типа леса, ПП № 6 и № 8 травяно-болотного типа леса, ПП № 1 и 12 мелкотравно-зеленомошного типа леса, а вот в разнотравном типе леса эта закономерность не соблюдается на ПП № 9 и 13 по той причине, что на вырубке, на которой заложена ПП № 13 при лесозаготовках, оставили много недоруба в виде лиственниц, которые на сегод-

няшний день составляют 35% по запасу. Поэтому и средняя высота за счет лиственниц составляет 19,3 м, в то время как без них – 14,9 м, и закономерность восстанавливается.

Класс бонитета

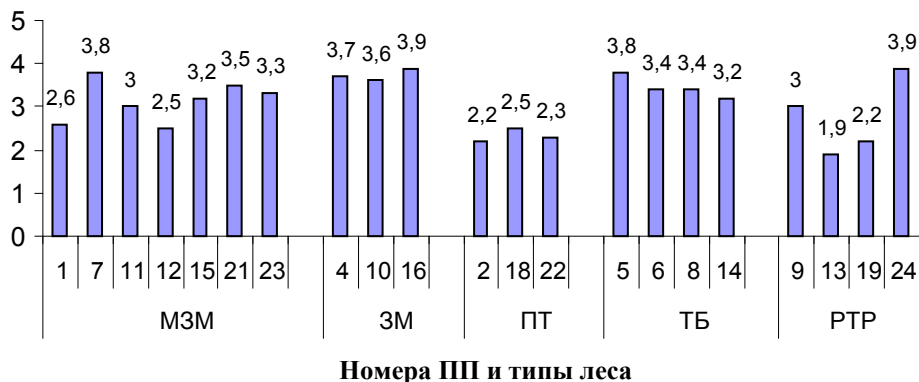


Рис. 1. Распределение древостоев из подроста по классам бонитета в зависимости от типов леса

Вместе с тем следует отметить, что на современную таксационную характеристику помимо условий местопроизрастания оказывает ключевое влияние структура подпологового возобновления, а точнее высота подроста, в момент рубки. Проиллюстрируем это обобщение на примере ПП № 15 и 23, которые имеют практически одинаковый возраст рубки (37 и 38 лет соответственно) и классы бонитета (III.2 и III.3 соответственно), однако средние высоты (16,8 и 11,5 м соответственно) и диаметры (17,3 и 10,6 см соответственно) существенно различаются. Все дело в том, что возраст древостоя на ПП № 15 равен 64 годам, а на ПП № 23 – 42 годам; это значит, что и высота подпологового возобновления на ПП № 15 была выше таковой на ПП № 23. Поэтому древостой на ПП № 15 мы отнесли к приспевающему, а на ПП № 23 – к средневозрастному. Из этого примера можно сделать очень важный практический вывод: если есть необходимость выращивать спелые насаждения в максимально короткий срок с приемлемым качеством, то надо беречь в процессе лесозаготовок крупный перспективный подрост и тонкомер на местах, где нет опасности ветровала, т.е. на дренированных почвогрунтах.

Следует отметить, что вопрос о полноте насаждений из подроста достаточно дискуссионен, поэтому в отношении полноты древостоев существуют разные мнения. В нашем случае картина выглядит следующим образом: в мелкотравно-зеленомошном типе леса относительная полнота равна в среднем 0,88, в зеленомошном – 0,87, в папоротниковом – 0,65, в травяно-болотном – 0,69 и разнотравном – 0,68. Таким образом, наглядно видно, что

насаждения зеленомошной группы типов леса являются высокополнотными (около 0,8–0,9), а насаждения разнотравной – среднеполнотными (около 0,6–0,7).

В отношении распределения насаждений, сформировавшихся из подроста, по классам бонитета тоже прослеживаются определенные закономерности. В частности, повышение классов бонитета начинается с зеленомошного типа леса (III.7), затем следует травяно-болотный (III.4), мелкотравно-зеленомошный (III.1), разнотравный (II.7) и папоротниковый (II.3). В общем такая ситуация вполне логична, если брать в расчет те лесорастительные условия, которые сопутствуют указанным типам леса. Усредненный же показатель, равный III.2, несколько выше такового показателя для темнохвойных лесов Калтайского лесничества, где только 5% насаждений имеют класс бонитета выше III, а остальные 95% – ниже IV класса, в то время как по нашим данным насаждения из подроста ниже IV класса бонитета не встречаются.

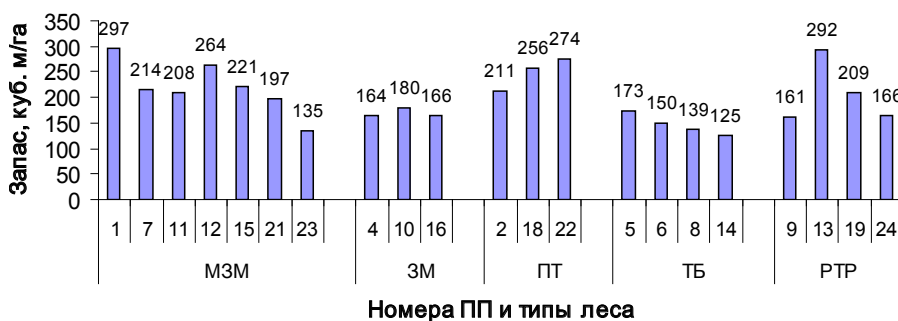


Рис. 2. Производительность древостоев из подроста различных типов леса

Важнейшим таксационным показателем является запас древесины на 1 га (рис. 2), который согласно Лесному плану Томской области равен 156 м³/га для хвойных насаждений [12]. Производительность же насаждений из подроста сильно варьирует по типам леса и выглядит следующим образом: мелкотравно-зеленомошный тип леса – 202 м³/га, зеленомошный – 170 м³/га, папоротниковый – 247 м³/га, травяно-болотный – 147 м³/га и разнотравный тип леса – 207 м³/га. Таким образом, динамика запасов насаждений практически повторяет распределение по классам бонитета в зависимости от типов леса. При этом лишь производительность древостоев травяно-болотного типа леса ниже средней по формации.

Заключение

Таким образом, на вырубках 35–50-летней давности в пределах южной тайги Томской области, на которых были проведены рубки с сохранением молодняка хозяйственно-ценных пород, формируются смешанные лист-

венно-хвойные насаждения. Преобладающими породами из хвойных являются ель, пихта, кедр, из лиственных – береза и осина. В виде примеси встречаются сосна и лиственница. В зависимости от типологической принадлежности насаждений варьирование доли участия лиственных пород составляет 20–50%, которая повышается в разнотравных типах леса и понижается в зеленомошных. Аналогичная зависимость характерна и для полноты, которая в среднем для древостоев зеленомошной группы типов леса равна 0,8–0,9, а для разнотравной – 0,6–0,7. В наиболее производительных условиях находятся насаждения, произрастающие в папоротниковом и разнотравном типах леса (II.3–7 классы бонитета), менее – в мелкотравно-зеленомошном, травяно-болотном и зеленомошном типах леса (III.1–7 классы бонитета), что и определяет их запасы древесины. Однако, несмотря на достаточное варьирование запасов, средневзвешенный показатель для исследуемых насаждений, равный 194 м³/га, существенно выше усредненного показателя по области (156 м³/га).

Наши исследования показали перспективность сохранения подпологового возобновления при лесозаготовках, из которого в будущем формируются достаточно продуктивные и качественные насаждения. На сегодняшний день это единственный способ восстановления темнохвойных лесов коренными породами на тысячах гектаров вырубок тайги.

Литература

1. *Состояние лесов мира* // Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций. Рим, 2009. URL: <http://www.fao.org/docrep/011/i0350r/i0350r00.htm>, свободный.
2. *Leinonen I. et. all.* Forest regeneration in northern and northwestern Russia in 1993–2004: Methods results and development needs // *Forest Ecology and Management*. 2008. № 255 (3–4). С. 383–395.
3. *Рубцов М.В., Дерюгин А.А.* Рост ели под пологом южно-таежных березняков и после сплошной их рубки с сохранением подроста // *Лесной журнал*. 2007. № 2. С. 19–27.
4. *Синькевич С.М.* Оценка эффективности сохранения подроста на сплошных вырубках // *Лесной журнал*. 2005. № 6. С. 30–35.
5. *Манько Ю.И.* Выживание и рост сохранившегося подроста ели и пихты на сплошных вырубках в среднем Сихотэ-Алине // *Лесоведение*. 2005. № 1. С. 28–36.
6. *Uyalykh N.J.* Final felling and reforestation system in the north of European Russia // *Metsantutkimustaitoks. tiedonartola*. 2000. № 790. P. 23–28.
7. *Clive W.* The utility of the two-pass harvesting system: An analysis using the ecosystem simulation model FORECAST / W. Clive, S. Brad, R. Hamish // *Canadian Journal of Forest Research*. 2002. Vol. 32, № 6. P. 1071–1079.
8. *Данченко А.М., Бех И.А.* Перспективы освобождения кедрового подроста из-под полога других пород // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2010. № 1(9). С. 68–77.
9. *Дебков Н.М.* Качество древостоев из подроста // *Лесное хозяйство*. 2011. № 6. С. 21–22.
10. *Горский П.В.* Руководство для составления товарных и сортиментно-сортных таблиц. Л. : Лесная авиация, 1941. 85 с.

11. Орлов М.М. Об основах русского государственного лесного хозяйства // Приложение к «Известиям Петроградского лесного института». 1918. Вып. XXXI. 132 с.
12. Лесной план Томской области: утв. распоряжением № 410-р Губернатора Томской области 30 декабря 2008 г. Томск, 2008. 44 с.

Поступила в редакцию 05.02.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 1 (17). P. 122–129

doi: 10.17223/19988591/17/10

Nikita M. Debkov, Valentin S. Panevin

Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

TAXATION STRUCTURE OF FOREST STANDS FROM UNDERGROWTH

One of the most acute problems of forestry throughout the history of mankind was reforestation. Today the question of planet deforestation acquired global significance. Each year, around 7–8 million hectares of forested area disappears. This area is equivalent to such European country as the Czech Republic. However, only 10% of the cuttings are planted forest plantations. Here we should remember the tragic experience of the European forestry growing monocultures which die before reaching the age of maturity. The rest area is left for natural regeneration. In general, there is a practice of overgrowth with deciduous species, thus forming secondary phytocenosis. However, Russian forestry has a half-century experience of conservation undercanopy regeneration. This ensures shortening of ripening time forest stands, preventing a change of stocks and recharge period. In this connection, we conducted a study of the structure plantings formed on the clear cutting of the southern taiga in Tomsk region. In these cuttings measures to hold natural regeneration of forest exploitation in the form of conserving preliminary generation of commercially valuable species. The age of logging is 35–50 years. There was incorporated 21 trial areas in 5 major types of forest: smallgrassy-mossy, mossy, grassy-swampy, ferny and grassy. It was revealed that the composition of formed plantations include all forest formers of taiga. But coniferous species (spruce, fir and cedar) and deciduous (birch and aspen) are dominant. Light coniferous species (pine and larch) occur as impurities. An increasing share of coniferous stocks of mossy forest's types compared to the grassy is noticed. In any case, the share of conifers is 50–80%. It is noted that plantations formed from small undergrowth are in middle age, formed from medium and large undergrowth – premature. Completeness of forest stands from undergrowth is also determined by the typological affiliation: mossy forest's types in the form of high completeness plantings, and grass – middle completeness. Despite this, the productivity of the latter is 15% higher than of the former on average. In general, plantations, formed from conserved undergrowth are quite productive: the average weighted margin is equal to 194 m³/ha, which is higher than the average margin of formation (156 m³/ha).

Key words: forest stands from undergrowth; the taxation structure; productivity; types of forest.

Received February 5, 2012

УДК 630*230:582.475(235.222)
doi: 10.17223/19988591/17/11

Е.Н. Пац¹, Н.А. Чернова^{1,2}, С.Н. Скороходов¹

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)

²Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

ЕСТЕСТВЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ КЕДРА В ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ ЛЕСНОГО ПОЯСА НА СЕМИНСКОМ ХРЕБТЕ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ АЛТАЙ)

Рассмотрены особенности популяционной структуры и состояние кедрового подроста в верхней части лесного пояса на склонах северо-восточной экспозиции Семинского хребта (Центральный Алтай). Показано влияние напочвенного покрова на формирование субценопопуляций кедра и проведена оценка экологических условий (увлажнение и трофность) местообитаний. В зависимости от степени антропогенной нарушенности изученных сообществ выявлены значительные изменения жизненности подроста на различных стадиях онтогенеза. Установлено, что естественное возобновление кедра в основном является неудовлетворительным из-за полного отсутствия виргинильных особей. Слабая жизненность подроста кедра или его гибель в верхней части лесного пояса, обусловленная сильным антропогенным влиянием, может привести к отодвиганию верхней границы леса вниз на 100–200 м по абсолютной высоте.

Ключевые слова: подрост; кедр сибирский; жизненность; экологические шкалы.

Введение

Кедровая формация в современных климатических условиях очень устойчива в границах своего ареала [1, 2], однако на границе лесного и высокогорного поясов, кроме экстремальных для древесных пород условий произрастания, на существование и возобновление лесных сообществ значительное влияние оказывают антропогенные факторы.

К настоящему времени во многих районах Центрального Алтая с высоким антропогенным прессом произошла трансформация растительного покрова. Хозяйственная деятельность человека привела к изменению в той или иной степени фитоценотической структуры и видового состава ряда растительных сообществ и, как следствие, к деградации части естественных фитоценозов и замене их на варианты с высокой пастбищной дигрессией. Бессистемность и зачастую бесконтрольность воздействия человека на растительный компонент горных ландшафтов, и особенно интенсивный неконтролируемый выпас, привели к антропогенной трансформации не только луговые субальпинотипные и альпинотипные высокогорные сообщества, но и смежные с ними кедровые леса верхней части лесного пояса.

На территории Центрального Алтая верхняя граница леса проходит на высоте 2 100–2 400 м. над ур. м. и в основном сформирована кедром сибир-

ским, поэтому оценить успешность возобновления различных лесных фитоценозов в этой экотонной полосе можно по состоянию кедрового подроста. До настоящего времени в немногочисленных работах, затрагивающих естественное возобновление кедра сибирского в низко- и среднегорном лесном поясе Алтая, благонадежность возобновления оценивалась лишь по числу особей подроста под материнским пологом [3–5].

Подрост верхней части горно-лесного пояса до сих пор остается практически неисследованным [6], поэтому нами впервые была проведена оценка жизненности подроста и особенностей возобновления кедра в антропогенно нарушенных сообществах верхней части лесного пояса. Однако в горных экосистемах для оценки успешности возобновления одной лишь численности недостаточно. В связи с этим в данной работе в качестве одного из важнейших параметров для оценки состояния естественного возобновления мы использовали жизненность подроста. Кроме того, при оценке качества подроста кедра в растительных сообществах Центрального Алтая, находящихся на разных уровнях антропогенной трансформации, учитывались также его экологические и морфологические особенности.

Под понятием «жизненность» мы, согласно определениям Ю.А. Злобина [7] и Л.А. Жуковой [8], понимали степень процветания особи в ценозе и перспективы ее дальнейшего развития. Снижение жизненности свидетельствует об ухудшении условий среды для данного вида растений как в связи с естественным изменением биотопов, так и под влиянием антропогенных факторов.

Материалы и методики исследования

Изучение естественного возобновления кедра сибирского нами проводилось в кедровых лесах и производных от них растительных сообществах в верхней части лесного пояса, на склонах северо-восточной экспозиции, в осевой части Семинского хребта. Территория исследований (район Семинского перевала) характеризуется умеренно континентальным климатом со среднегодовой температурой воздуха в верхней части лесного пояса $-4,7^{\circ}\text{C}$ (по данным ближайшей к району исследований метеостанции Онгудай) и варьированием годового количества осадков по высотному профилю от 450 до 800 мм [9, 10]. Растительный покров представлен высокогорными тундрами, субальпийскими лугами, ерниками и подгольцовыми кедровыми редколесьями, а также разнотравными, широколиственными и кустарниково-разнотравными кедровыми и кедрово-лиственничными лесами [11]. В районе исследований получены некоторые данные о состоянии ценопопуляций кедра сибирского [12–14], но не затронуты вопросы естественного возобновления.

Исследования проводились нами с 1998 по 2001 г. на постоянных пробных площадях, заложенных по высотному профилю сотрудниками Филиала Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН [15–17]. Профиль протяженно-

стью 15 км был проложен начиная от юго-западного подножия горы Сарлык, спускаясь к Семинскому перевалу в районе Чуйского тракта, к горе Тяхта (1 890 м над ур. м.). Верхняя граница леса на этом участке проходит на высоте 1 800–2 200 м над ур. м. и образована кедром сибирским с участием ели обыкновенной (*Picea obovata* Ledeb.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.).

Основой для написания работы послужили данные, собранные на 3 пробных площадях (ПП), основные характеристики которых приведены в табл. 1. Пробные площади были заложены на склонах северо-восточной экспозиции с крутизной 5–10° на границе горно-лесного и высокогорного поясов в зоне контакта горно-лесотундровых и горно-тундровых почв [18] с учетом характера древостоя и напочвенного покрова согласно ОСТ-56-69-83 [19] и особенностям антропогенного влияния (вырубка и выпас скота).

Таблица 1

Характеристика постоянных пробных площадей в верхней части лесного пояса на склонах северо-восточной экспозиции Семинского хребта

Площадь, га	Растительное сообщество	Высота над ур. м., м	Состав древесного яруса	Кол-во деревьев, экз./га	Средние значения			Относительная полнота	Бонитет
					Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см		
0,3	Кедровое редколесье ерниково-разнотравно-зеленомошное	1 810	10К+ед. К	480 –	80 350	10,3 12,7	21,2 63,6	0,3	V
0,5	Кедровник разнотравный	1 710	10К	126	175	18,0	25,1	0,6	V
0,7	Кедровник разнотравный	1 710	10К+ед. Е, Лц	180	120	13,3	39,0	0,7	V

Примечание. К – кедр сибирский; Е – ель обыкновенная; Лц – лиственница сибирская; ед. – единично.

При проведении исследований по изучению состояния естественного возобновления на Семинском хребте нами использовался широкий спектр традиционных методик [20–25]. В целом было заложено 120 учетных площадок для изучения морфологических особенностей и 210 площадок для оценки возрастного состава и онтогенетической структуры субценопопуляций кедра. Дополнительно на смежных участках, примыкающих к пробной площади, отбирали от 10 до 50 модельных экземпляров молодых особей 6–23-летнего возраста различного онтогенетического состояния для точной оценки возраста и частоты перевершинивания.

При определении жизненности подроста в работе мы использовали ряд формул [8, 26]. Для ювенильного онтогенетического состояния группировка данных проводилась вокруг среднего класса высоты, за центр которого принято среднее значение, а интервал его определялся по формуле

$$\pm \Delta H_{\text{ср}} = \frac{H_{\text{max}} - H_{\text{min}}}{6},$$

где $\pm \Delta H_{\text{ср}}$ – интервал среднего класса высоты; H_{max} и H_{min} – максимальная и минимальная высота растений ювенильного онтогенетического состояния; 6 – количество онтогенетических состояний для подроста многолетних поликарпических растений.

Соотношение надземной и подземной частей ювенильного растения определялось по формуле

$$CT = \frac{L_{\text{пог}}}{H_{\text{над}}} \cdot 100\%,$$

где CT – соотношение надземной и подземной частей растения, %; $L_{\text{пог}}$ – длина погребенной части растения (глубина залегания корневой системы), см; $H_{\text{над}}$ – высота надземной части растения, см.

В имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях группировка данных проводилась вокруг среднего значения соотношения надземной и подземной частей растения, а интервал его определялся по формуле

$$\pm \Delta CT_{\text{ср}} = \frac{CT_{\text{max}}}{CT_{\text{min}}},$$

где $\pm \Delta CT_{\text{ср}}$ – интервал среднего значения соотношения надземной и подземной частей; CT_{max} и CT_{min} – максимальное и минимальное значения соотношения надземной и подземной частей растения данного онтогенетического состояния.

В нашей работе был использован критерий определения уровня жизненности особи, предложенный Л.А. Жуковой [8]. Так, растения с высотой, большей среднего класса высоты, мы относили к высокому уровню жизненности, а с меньшей – к низкому. Имматурные и виргинильные особи с соотношением надземной и подземной частей, меньшим значений среднего класса, были отнесены к высокому уровню жизненности, а с большим – к низкому. В целом жизненность служит показателем соответствия условий среды потребностям растений.

На основе полных геоботанических описаний с помощью шкал И.А. Цаценкина [27] на всех пробных площадях были оценены экологические условия по двум основным факторам: увлажнению и богатству-засолению (трофности) местообитаний. Количественно статусы описаний по данным параметрам рассчитывались в относительных единицах меры напряженности экологических факторов («ступенях») по формуле [28]:

$$Stat = \frac{\sum_{i=1}^N mid(i)}{N},$$

где *Stat* – статус описания; *mid(i)* – середина интервальной оценки *i*-го вида при данном обилии; *N* – количество видов в описании.

Результаты исследования и обсуждение

В результате исследований было выявлено, что в зависимости от степени антропогенной нагрузки и типа фитоценоза количество подроста на разных пробных площадях (ПП) варьирует в широких пределах: от полного отсутствия до 7 000 шт./га, при этом естественное возобновление представлено только одной породой – кедром сибирским.

В ерnikово-разнотравно-зеленомошном кедровом редколесье (ПП 3) сохраняется максимальное количество подроста – 7 000 шт./га. Такая высокая численность подроста соответствует хорошему естественному возобновлению по критерию Г.В. Крылова [29]. В отличие от других данная площадка заложена на месте вырубki 1967 г., и в настоящее время напочвенный покров находится в стадии перехода из лесного с доминированием ерника и зеленых мхов в разнотравный. Подрост распределен по периметру куртин ерника из березки круглолистной (*Betula rotundifolia* Spach) с примесью жимолости алтайской (*Lonicera altaica* Pall. ex DC.), формирующих хорошо развитый (проективное покрытие 55%) кустарниковый ярус.

Моховой покров (проективное покрытие 40%) с преобладанием *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. мозаичен и сохранился в основном в зарослях ерника и по приствольным повышениям редких деревьев кедра, поэтому практически не влияет на состояние естественного возобновления. Влаголюбивые моховидные сохраняются по понижениям микрорельефа (плотные дерновины видов рода *Polytrichum* Hedw. и рыхлые – *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.), где условия также менее благоприятны для появления подроста кедра. Между куртинами кустарников из-за осветления резко увеличивается обилие травянистых растений (*Achillea millefolium* L., *Poa sibirica* Roshev., *Carex altaica* Gorodk., *Viola altaica* Ker-Gawl., *Galium krylovii* Пjin и др.), вытесняющих мхи, но высота травяного яруса в среднем не превышает 3 см, поэтому он не препятствует заносу семян кедровкой и мелкими грызунами.

Влияние слабого выпаса в сложении фитоценоза проявляется в увеличении роли щучки дернистой (*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.), устойчивой к поеданию и стаптыванию животными. Наиболее слабое влияние выпаса (почти полное отсутствие вытаптывания и скусывания верхушек), отсутствие конкуренции за элементы питания со стороны взрослых деревьев, низкая высота травяного покрова, развитие относительно густых зарослей кустарников,

задерживающих снег, – все это обеспечивает дополнительную защиту естественного возобновления кедра, его высокую численность и более высокую жизненность. Этому способствуют и благоприятные условия увлажнения и трофности местообитания (рассчитанные нами 62,8 и 9,2 ступени соответственно), в котором сформировалось ерниково-разнотравно-зеленомошное кедровое редколесье. В целом количество подроста на данной пробной площади является достаточным для восстановления материнского полога.

В кедровнике разнотравном паркового типа (ПП 6) численность подроста кедра в 5 раз меньше. Такое количество особей (1400 шт./га) соответствует умеренному возобновлению. Недалеко от пробной площади находится специально оборудованная стоянка содержания скота, где животные спасаются от дневного зноя, непогоды, нередко ночуют, поэтому на данной пробной площади до настоящего времени отмечается наибольшее воздействие выпаса. Высокая трофность (10,1 ступени), оптимальный режим увлажнения (62,1 ступени) и значительное осветление из-за паркового характера древостоя привели к формированию густого (проективное покрытие 85%) травяного покрова из луговых и лесных видов (*Carex macroura* Meinsh., *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love, *Sanguisorba alpina* Bunge, *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Ranunculus propinquus* C.A. Mey., *Aegopodium alpestre* Ledeb. и др.).

Высокая интенсивность выпаса обуславливает небольшую среднюю высоту травостоя (около 10 см) и значительное повреждение кустарников вплоть до полного выпадения видов из состава подлеска (например, присутствие только поломанных и погибших кустов жимолости алтайской). Моховой покров не развит (проективное покрытие 15%) и образован обычными лесными зелеными мхами (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G.) и *Polytrichum commune* Hedw. Высокая сомкнутость травяного яруса является препятствием для появления нового подроста и создает условия сильной конкуренции за водно-минеральные ресурсы для уже существующего возобновления, поэтому в этом разнотравном кедровнике в онтогенетическом спектре субценопопуляций кедра преобладают ювенильные и почти отсутствуют иматурные особи. Интенсивный выпас приводит к частому повреждению подроста животными и резкому снижению жизненности естественного возобновления. В целом на пробной площади при прекращении антропогенной нагрузки возможно восстановление материнского полога.

В кедровнике разнотравном на ПП 4 выявлено максимальное по сравнению с другими пробными площадями развитие травяного яруса со средней высотой около 40 см и проективным покрытием, достигающим 90%, основу которого составляют *Geranium albiflorum* Ledeb. и *Calamagrostis obtusata* Trin. с примесью *Alchemilla vulgaris* L. s l., *Swertia obtusa* Ledeb., *Rhaponticum cartamoides* (Willd.) Iljin, *Aconitum septentrionale* Koelle и многих других видов. Это обуславливает полное отсутствие естественного возобновления на заложенной пробной площади и практически полное отсутствие моховидных (проективное покрытие не превышает 5%), небольшие пятна

которых встречаются только по участкам с разреженным травяным ярусом – по приствольным повышениям кедра и в отдельных куртинах жимолости алтайской и ерника. В связи с отсутствием подроста (на площади отмечены только всходы), несмотря на сходные с другими пробными площадями условия увлажнения и трофности местообитания (64,9 и 9,9 ступени соответственно), данная ПП далее при обсуждении результатов нами не рассматривалась и приводится здесь как пример наименее благоприятного прогноза восстановления древостоя в кедровниках, сформировавшихся на склонах северо-восточной экспозиции Семинского хребта.

В целом изученные кедровники на трех ПП сформировались в местообитаниях с близкими характеристиками основных экологических факторов. Их значения колеблются по степени увлажнения местообитаний от 62,1 до 64,9 ступени и по трофности от 9,2 до 10,1 ступени. Это свидетельствует о том, что увлажнение северо-восточных склонов лишь немного ниже оптимального для кедр (66-я ступень), тогда как трофность изученных местообитаний выше, чем оптимум у этой древесной породы (6,5 ступени).

Таким образом, одним из основных лимитирующих факторов для естественного возобновления на Семинском хребте являются значительная высота и густота травяного и кустарникового ярусов, создающая высокую конкурентность между видами и препятствующая распространению семян кедровкой. Формирование такого напочвенного растительного покрова связано с умеренным увлажнением и высокой трофностью изученных местообитаний. Кроме этого, первостепенную роль при формировании субценопопуляций кедр здесь играет антропогенный фактор (в основном пастьба скота). Слабая интенсивность выпаса оказывает слабое влияние на жизненность естественного возобновления кедр, а высокая – приводит к сильному ослаблению подроста и значительному отпаду молодых особей. При этом существование и жизненность кедрового подроста зависят и от особенностей пространственного размещения молодых особей кедр в фитоценозе, без учета которых усредненный числовой показатель возобновления (в пересчете на 1 га) может привести к неправильной оценке возобновления [30].

В рассмотренных типах кедровых лесов мы наблюдали разную онтогенетическую структуру субценопопуляций кедр: с преобладанием в спектре особей ювенильной или иматурной стадий развития (табл. 2). Так, в кедровом редколесье ерничково-разнотравно-зеленомошном преобладали ювенильные (j) особи (49%), максимальная доля иматурных особей (im) была отмечена в кедровнике разнотравном в первый год исследования (62%) с последующим сокращением численности подроста этой группы вплоть до полного их выпадения из структуры субценопопуляции в связи с активным выпасом на данной пробной площади.

Как показали наши исследования, во всех изученных растительных сообществах верхней части лесного пояса Семинского хребта подрост кедр на ювенильной стадии онтогенеза (рис. 1, а) характеризуется высоким уровнем

жизненности. Так, в ерниково-разнотравно-зеленомошном кедровом редколесье на данной стадии онтогенеза практически нет особей с низкой жизненностью. Тогда как в кедровнике разнотравном паркового типа их доля составляет уже около 40% ювенильных особей, что связано в первую очередь с процессами разрушения гумусового слоя почвы, обеднения ее биофильными элементами, уплотнения и ухудшения водного и воздушного режима почвы из-за близости ПП 6 к стоянке скота.

Таблица 2

Возраст и морфологические особенности онтогенетических состояний молодых особей кедр в верхней части лесного пояса Семинского хребта

Растительное сообщество	Онтогенетическое состояние	Соотношение онтогенетических групп, %	Возраст, лет		Высота, см		Диаметр, см	
			средний	lim	средняя	lim	средний	lim
Кедровое редколесье ерниково-разнотравно-зеленомошное	<i>j</i>	49	9	6–15	11,5	6,8–16,6	0,33	0,22–0,54
	<i>im1</i>	34	10	9–13	12,2	6,8–25,0	0,38	0,28–0,58
	<i>im2</i>	17	12	8–15	24,7	11,1–51,9	0,66	0,40–1,32
	<i>v</i>	–	–	–	–	–	–	–
Кедровник разнотравный	<i>j</i>	38	4	2–6	1,9	0,6–3,0	0,19	0,16–0,20
	<i>im1</i>	41	6	4–8	10,0	2,2–15,5	0,31	0,22–0,38
	<i>im2</i>	21	14	9–18	43,8	24,4–59,3	1,30	0,87–1,59
	<i>v</i>	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное; *im1* – несформированное имматурное; *im2* – сформированное имматурное; *v* – виргинильное.

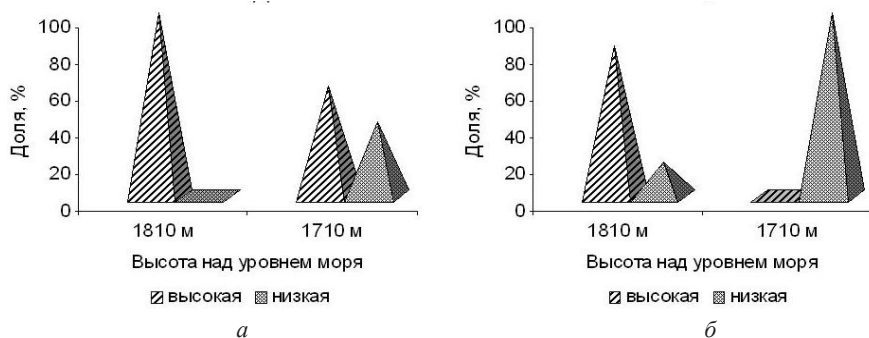


Рис. 1. Распределение кедрового подроста ювенильной (А) и имматурной (Б) стадий онтогенеза по уровням жизненности: по осям абсцисс – высота сообществ над ур. м., м; по осям ординат – доля подроста от общего количества, %; 1 810 м над ур. м. – ерниково-разнотравно-зеленомошное кедровое редколесье, 1 710 м над ур. м. – кедровник разнотравный паркового типа

Для подростка на имматурной стадии развития (рис. 1, б) в целом характерно увеличение количества особей с низкой жизненностью, так как эти особи чаще скусываются скотом. Различия в степени антропогенного влияния (выпаса) приводят к существенной разнице в доле особей с низкой жизненностью в субценопопуляциях. На пробной площади со слабым антропогенным воздействием (ППЗ) повреждено около трети особей, тогда как на ПП с интенсивным выпасом (ПП6) практически у всех особей наблюдалось перевершинивание (часто неоднократное), скусывание верхушек и другие повреждения. Это позволяет сделать вывод о том, что умеренное по количеству особей естественное возобновление кедра в кедровнике разнотравном (1 710 м над ур. м.) не позволит восстановиться кедровому древостою без существенного ограничения человеческой деятельности в данном регионе.

Жизненность кедрового подростка во всех исследованных сообществах в верхней части лесного пояса на склонах северо-восточной экспозиции Семинского хребта в преобладающем большинстве случаев оказалась высокой. Максимальное количество особей с высокой жизненностью (91% особей) было выявлено в малонарушенном ерниково-разнотравно-зеленомошном кедровом редколесье, но большинство подростка относилось к ювенильной стадии. По характеристике фитоценоотического значения всходов и ювенильных особей, данной Т.А. Работновым [31. С. 117], за счет этого звена возрастает степень заполнения пространства данным видом и удержания занятого места за ним в случае гибели взрослых особей. В нашем случае по мере взросления особей до 60% от общего числа подростка ювенильной стадии (7 000 шт./га) в дальнейшем выпадет из жизни субценопопуляции кедр, но на этой площади останется достаточное количество молодых растений кедр для восстановления насаждения (2 800 шт./га). Максимальное же количество экземпляров с низкой жизненностью (57%), как в ювенильной, так и в имматурной стадиях, – в кедровнике разнотравном, где отмечено уплотнение почвы из-за интенсивного выпаса скота, который вытаптывает и поедает вместе с травой молодые побеги деревьев. В связи с этим естественное восстановление кедрового насаждения сильно затруднено.

Заключение

Таким образом, в верхней части горного лесного пояса гибель подростка кедр или его слабая жизненность, обусловленная сильным антропогенным влиянием, с высокой долей вероятности может привести к отодвиганию верхней границы леса вниз на 100–200 м по абсолютной высоте. Лишь слабый выпас скота оказывает незначительное положительное влияние на появление естественного возобновления вследствие уменьшения высоты травостоя и, соответственно, создания более благоприятных условий для заноса семян кедровкой и мелкими грызунами.

Естественное возобновление на северо-восточных склонах Семинского хребта с оптимальными для кедра условиями увлажнения в основном является неудовлетворительным из-за полного отсутствия виргинильных особей. В то же время жизнеспособность кедрового подростка на ювенильной стадии во всех исследованных сообществах высокая (от 60 до 100%), тогда как на более поздней имматурной стадии развития наблюдаются значительные ее колебания (от 0 до 90%) в зависимости от степени антропогенного влияния и типа леса.

Постоянный антропогенный пресс снижает скорость смены поколений деревьев и приводит к изменению онтогенетической структуры популяций кедра на верхней границе леса в сторону формирования левостороннего спектра естественного возобновления с преобладанием ювенильной стадии.

Литература

1. Данченко А.М., Бех И.А. Кедровые леса Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2010. 424 с.
2. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М. : Наука, 1986. 136 с.
3. Поварницын В.А. Кедровые леса СССР. Красноярск : Сибирский лесотех. ин-т, 1944. 220 с.
4. Титов Е.В. Лесовосстановительные процессы на кедровых вырубках Алтая // Труды Биологического ин-та АН СССР: Природа лесов и повышение их продуктивности / отв. ред. Н.Г. Коломиец. Новосибирск : Наука, 1973. С. 153–157.
5. Титов Е.В. Пространственное размещение подростка темнохвойных пород в кедровниках Алтая // Труды Алт. заповедника: Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью / отв. ред. Т. Гончарова. Барнаул, 1977. Вып. 4. С. 53–64.
6. Пац Е.Н. Распределение корневых систем подростка кедра сибирского на верхней границе леса (на примере Семинского хребта) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 2 (10). С. 97–111.
7. Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений // Ботанический журнал. 1985. Т. 46, № 4. С. 492–505.
8. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169–176.
9. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1986. 225 с.
10. Справочник по климату СССР. Л. : Гидрометеоиздат, 1966. Вып. 20, ч. 3. 576 с.
11. Крылов А.Г., Речан С.П. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М. : Наука, 1967. 224 с.
12. Велисевич С.Н., Хуторной О.В., Читоркина О.Ю. Рост и репродукция разновысотных ценопопуляций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в горах Северо-Восточного Алтая // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 3 (7). С. 73–84.
13. Бендер О.Ю., Зотикова А.П., Велисевич С.Н. Особенности водного обмена и состояния пигментного комплекса хвои кедрового подростка сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в горах Северо-Восточного Алтая // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 3 (7). С. 63–72.

14. Жук Е.А. Морфогенез побегов и структура кроны горных экотипов кедров сибирского: опыт исследования *ex situ* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 2 (10). С. 89–96.
15. Бендер О.Г. Морфо-анатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2003. 19 с.
16. Воробьев В.Н., Бех И.А., Пац Е.Н., Давыдов В.В. Ветровалы в кедровых лесах Горного Алтая // Лесное хозяйство. 2003. № 3. С. 23–24.
17. Пац Е.Н. Морфологическая структура кедрового подростка на верхней границе леса // Лесоведение. 2004. № 6. С. 13–16.
18. Огородников А.В., Читоркина О.Ю. Почвообразование в кедровых лесах Горного Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2004. 176 с.
19. ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустраительные. Метод закладки. М. : Гослесхоз СССР, 1984. 62 с.
20. Программа и методика биогеоценотических исследований. М. : Наука, 1966. 333 с.
21. Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. М. : Наука, 1966. 64 с.
22. Шмонов А.М. Определение возраста у подростка кедров сибирского в полевых условиях // Лесное хозяйство. 1976. № 1. С. 68–71.
23. Злобин Ю.А. Оценка качества ценопопуляций подростка древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 72–79.
24. ГОСТ 24835-81 «Саженьцы деревьев и кустарников. Технические условия». М. : Изд-во стандартов, 1981. 20 с.
25. Ипатов В.С., Трахова Т.Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 9. С. 1237–1249.
26. Давыдычев А.Н. Естественное возобновление и эколого-биологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в водоохранны-защитных лесах Уфимского плато : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2003. 19 с.
27. Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе : ДОНИШ, 1967. 225 с.
28. Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М. и др. Экологическая оценка флоры и растительности Якутии. Якутск : Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. 108 с.
29. Крылов Г.В. Лесные ресурсы и лесорастительное районирование Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск : Наука, 1962. 240 с.
30. Пац Е.Н. Возобновление кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в антропогенно нарушенных сообществах Семинского хребта (Центральный Алтай) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2009. 24 с.
31. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Биологического института АН СССР. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Поступила в редакцию 24.10.2011 г.

Elena N. Pats¹, Natalya A. Chernova^{1,2}, Sergey N. Skorokhodov¹

¹*Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems of Siberian
Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia*

²*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

SIBERIAN STONE PINE REGENERATION ON THE HIGH ALTITUDINAL SEMINSKY RANGE (THE CENTRAL ALTAI MOUNTAINS)

On the Seminsky Range we revealed that the undergrowth quantity varies widely: from complete absence to 7 000 species per hectare, depending on a degree of human impact and a type of phytocoenosis, while regeneration is represented only by one tree, Siberian stone pine. One of the main limiting factors for the regeneration in the research area is considerable height and density of grassy and shrub stories that promotes high competitiveness between species and blocks the nutcracker's seed spread. The formation of such vegetation cover is caused by moderate moistening and high trophness of study sites (62,1–64,9 and 9,2–10,1 degrees by I.A. Tsatsenkin's scales, respectively).

*In stone pine forests we observed different ontogenetic structure of Siberian stone pine subcoenopopulations – sometimes with dominance of individuals in the juvenile stage (in the open Siberian stone pine forest with various herbs, green mosses, and *Betula rotundifolia*), sometimes – with dominance of immature ones (in the herbaceous stone pine forest). Constant anthropogenic pressure reduces tree generation succession speed and causes the alteration of the stone pine population ontogenetic structure on the upper forest limit. At the same time, the vitality of the stone pine undergrowth on the juvenile stage in all study coenoses is high (up to 100%), while there are considerable variations of it (from 0 to 90%) on the immature stage. Thus, in the open Siberian stone pine forest with various herbs, green mosses, and *Betula rotundifolia* there are no individuals with low vitality on the juvenile stage. While in the herbaceous stone pine forest their percentage is 40% of juvenile plants, which is mainly caused by humus soil destruction, its impoverishment with biophilic elements, soil consolidation and water and air soil regimen deterioration because of being close to a cattle pasture.*

The increase in individuals with a low vitality is typical of the immature stage, for these ones are more often grazed by the cattle. Differences in a degree of human impact (pasturing) cause considerable disparity in the part of plants with low vitality in the subcoenopopulations. On the sample area with a low impact about one third of individuals is damaged, and by intensive pasturing practically every plant had reapeation (often repeated), tops grazing and significant death of young individuals.

Thereby, in mountain conditions of the upper forest belt the death of Siberian stone pine undergrowth or its low vitality caused by strong human impact can result in shifting of the upper forest limit down to 100–200 m of altitude. Only poor pasturing inconsiderably influences for the better the appearing of regeneration followed by decreasing herbage height and, correspondingly, creating more favorable conditions for spreading seeds by a nutcracker and small gnawers. On the whole, the regeneration on the north-east slopes of the Seminsky Range with the best moistening conditions for a Siberian stone pine is generally insufficient because of complete absence of virginal trees.

Key words: undergrowth; Siberian stone pine; vitality; ecological scales.

Received October 24, 2011

ЭКОЛОГИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

УДК 574

doi: 10.17223/19988591/17/12

Terry V. Callaghan

*Universities of Sheffield (UK),
Universities of Lund (Sweden),
Tomsk State University (Tomsk, Russia)*

THE ARCTIC: AN INDICATOR OF THE PLANET'S HEALTH

The Arctic is a critically important component of the earth system and the Arctic is subject to dramatic change due to global warming in particular. To build capacity for better environmental monitoring and research in the Arctic, the EU has funded the SCANNET-INTERACT Consortium, which consists of partners from all the Arctic countries and 33 research infrastructures located throughout the large environmental envelope of the Arctic and a further 8 research facilities have joined as “observers”, including 2 Russian infrastructures. But more infrastructures are required for long-term monitoring and research and these should be strategically located.

Key words: Arctic; global warming; climate; SCANNET-INTERACT.

Introduction

The Arctic is a critically important component of the earth system, affecting the energy balance, atmospheric and ocean circulation, freshwater storage, sea level, the storage and release of large quantities of greenhouse gases, economy, infrastructure, health, and indigenous and non-indigenous livelihoods, culture and identity [1]. Currently, the Arctic is subject to dramatic change due to global warming in particular and to other drivers of change such as globalization and trans-boundary contaminants. The need to document, understand, project and respond to changes in the cryosphere and their consequences has stimulated comprehensive international assessments.

In 2005, the Arctic Climate Impact Assessment [2] raised global awareness to the likely adverse consequences of climate change and its impacts in the Arctic while some beneficial effects were also described. The essential conclusions of this most detailed and comprehensive regional climate change assessment were summarized in the Polar Chapter of the Intergovernmental Panel on Climate Change 4th Assessment [3]. In the period following the publication of the ACIA report, new data showed that some components of the cryosphere were changing faster than had been modeled. These surprises included a record low extent of Arctic sea ice in September 2007 and faster loss of mass balance of the Greenland Ice Sheet than had been anticipated. For these reasons, the Arctic Council called for a new assessment focusing on the Arctic cryosphere in particular. This

assessment, “SWIPA”: Snow, Water, Ice, Permafrost in the Arctic is due to be published in November/December 2011 [4]. Some of the extensive key SWIPA chapters have been summarized and made more widely available to a global audience with multi-disciplinary interests in a Special Report of Ambio [5]. In addition to the new assessment of environmental change in the Arctic, there has been an intense period of data accumulation resulting from activities within the International Polar Year of 2007/8 [6]. One of these projects “Back to the Future” focused on multi-decadal changes in the Arctic’s environment [7].

Changes in the Arctic’s environment

Together, the new research and assessment present a picture of change in the Arctic that has not been seen for 2 000 years, although there is considerable variability from region to region. Climate warming in the Arctic has increased at approximately double the rate as global climate warming and palaeorecords suggest that summer temperatures are now higher than during the past 2 000 years. Precipitation patterns have also changed. In general, projections include an increase in Arctic autumn and winter surface air temperatures of 3 to 6°C by 2080, an ocean nearly free of sea ice in September by 2050, and a general increase in precipitation. Snow water equivalent and snow-cover duration have generally decreased, particularly in maritime areas and in the North American sector. Although snow depths are increasing in many regions of Eurasia, warming and more frequent winter thaws are contributing to changes in snow-pack structure with more ice layers that affect food availability to many animal species including semi-domesticated reindeer.

Ice on land is also generally responding to climate warming. Permafrost temperatures and active layer thickness have generally increased throughout the Arctic although there is considerable regional variability. There has also been a recent loss of permafrost from several lower latitude sites formerly characterized by discontinuous permafrost. Projections indicate that by 2100 there will be widespread permafrost degradation throughout much of the Arctic with multiple consequences (e.g. ground slumping, drying of wetland habitats in some areas and pond formation in others, increases in methane emissions and damaged infrastructure, particularly along some coastlines). The Greenland Ice Sheet and Arctic glaciers and ice sheets in general are losing mass and contributing to sea level rise that is greater than previously estimated. Furthermore, the timing of ice formation and melt on Arctic rivers and lakes is changing with a net reduction in the duration of ice cover. Some lakes have completely disappeared; others are drying while still other areas contain newly-formed lakes.

These changes in the Arctic’s physical environment have important consequences for feedbacks to the climate system that will affect the Arctic and other regions. Examples of feedbacks that will amplify future warming include reduced albedo and increased methane emissions. The changes in the physical environment

also affect ecosystem services, both provisioning services (e.g. food resources) and regulatory services (e.g. greenhouse gas fluxes) [8]. Some habitats and their associated ecosystems are expanding while others are contracting rapidly. Cold-adapted biota are particularly at risk, while less specialized groups including invasive species from the south are likely to become increasingly common in the future. Extreme events such as thawing in mid-winter, tundra fires and insect-pest outbreaks are likely to become more frequent and may result in step changes in plant and animal community structure. All of these climate-related effects are compounded by rapid socio-economic development in the North, creating additional challenges for ecosystem management and for sustaining the traditional lifestyles of northern communities that depend on Arctic ecosystem provisioning services

Consequences for people in the Arctic and beyond

Changes in the Arctic's environment will affect economies, infrastructure, health, and indigenous and non-indigenous livelihoods, culture and identity as well as the lives of millions who live outside the Arctic. Feedback mechanisms between the Arctic's surface and the climate system will contribute to enhance warming while the Arctic's land-based ice is increasingly contributing to global sea level rise. Changes in permafrost and particularly the active layer will have important consequences for infrastructure with increased cost implications for building and maintenance. Ecological responses to changes in the Arctic's climate and cryosphere are likely to be complex and sometimes counter-intuitive: the "greening of the Arctic" [9] is not occurring everywhere. For example, increased temperatures and reduced snow-fall can cause summer drought and damage tree-line forests. However, Arctic residents are resilient and highly adaptive, even if the rate and magnitude of change will stretch their current adaptive capacity to both challenges and opportunities.

Priority needs

The rapid rates of environmental change in the Arctic, the possible step changes and the importance of the consequences for people, require greatly improved powers of observation, better predictive capacity and improved communication between researchers and stakeholders to facilitate the development of adaptation strategies. However, the Arctic is vast – the Russian Arctic stretches for over 140 degrees of latitude – and the population is sparse. Consequently, our observational capacity is low. Loss of research stations and observatories together with change from manual to automatic observing systems has further reduced the observational capacity for Arctic environmental change at a time when it is most needed. To build capacity for better environmental monitoring and research in the Arctic, the EU has funded the SCANNET-INTERACT Consortium (www.EU-INTERACT.org). This consists of partners from all the Arctic countries and

33 research infrastructures located throughout the large environmental envelope of the Arctic – from high Arctic polar deserts to north-temperate montane areas. In addition, a further 8 research facilities have joined as “observers”, including 2 Russian infrastructures and the number of participants is steadily growing.

The SCANNET-INTERACT Consortium is multi-disciplinary. The research infrastructures support monitoring, research and education (depending on their location) on glaciology, permafrost, climate, ecology, biogeochemical cycling, and land use. Together, the stations host thousands of scientists from around the world and provide ground validation for remote sensing and computer models. They also provide nodes for single-discipline networks such as those monitoring permafrost and the active layer (International Permafrost Association activities – e.g. IPA CALM), ecological change (International Tundra Experiment – ITEX, International Long Term Ecological Research – ILTER), carbon fluxes (Integrated Carbon Observing Network – ICOS) and climate (WMO) while many more international programmes are in the process of linking to SCANNET-INTERACT.

Although 5 Russian infrastructures are partners in SCANNET-INTERACT and a further 2 have observer status, this is a very small sample basis for strategically sampling the vast environmental envelope of the Arctic. More infrastructures are required for long-term monitoring and research and these should be strategically located, for example where the region is likely to be particularly vulnerable to climate change and where a particular set of environmental interactions are not currently represented in the SCANNET-INTERACT network. The Yamal Region is such an example: the great economic importance of the region compared with its sensitivity to climate warming through permafrost dynamics and the interactions between extractive industry and Indigenous People's livelihoods require the establishment of a research station that can inform all the stakeholders about possible environmental futures for the region. Nesting this within the SCANNET-INTERACT Consortium would enrich with knowledge and technique any new research station and the whole Consortium. Whereas a new research station would play an increasingly important role in advising its local stakeholders, its contributions to many international networks through the SCANNET-INTERACT Consortium would add to a circum-polar “health-check” for the planet.

Acknowledgements

I wish to thank the Organisers of the meeting “The Yamal Innovation Forum-Innovations for humans and nature”, Novyi Urengoi, 23–24 November 2011 for inviting me to the meeting and for hosting me. My participation was kindly facilitated by Prof. Sergey Kirpotin of Tomsk State University. In this short communication, I could not cite all the authors whose work I have described. However, details of specific papers can be located within the general publications cited here.

References

- Olsen M.S., Callaghan T.V., Reist J.D., Reiersen L.O. et al. The changing arctic cryosphere and likely consequences: an overview // Callaghan T.V., Johansson M., Prowse T.D. (Guest editors). The Changing Arctic Cryosphere and likely Consequences. *Ambio* 40. In press.
- ACIA. 2005. Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, 1042 p.
- Anisimov O.A., Vaughan D.G., Callaghan T.V. et al. Polar regions (Arctic and Antarctic) // Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. by M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, C.E. Hanson, P.J. van der Linden. Cambridge : Cambridge University Press, 2007. P. 655–685.
- AMAP. 2011. Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2011. Arctic. Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo.
- Callaghan T.V., Johansson M., Prowse T.D. In press Arctic Cryosphere – Changes and Effects (SWIPA). *Ambio* 40.
- Krupnik I. et al. 2011. (eds) Understanding Earth's Polar Challenges: International Polar Year 2007–2008. University of the Arctic, Rovaniemi, Finland: CCI Press (Printed Version), Edmonton, Alberta, Canada and ICSU/WMO Joint Committee for International Polar Year 2007–2008.
- Callaghan T.V., C.E. Tweedie (eds) Multi-Decadal Changes in Tundra Environments and Ecosystems // The International Polar Year Back to the Future Project. 2011. *Ambio* 40(6). P. 555–716.
- Chapin F.S., Berman M., Callaghan T.V. et al. (with contributions from T.R. Christensen, A. Godduhn, E.J. Murphy, D. Wall, C. Zöckler) Polar ecosystems // R. Hassan, R. Scholes and N. Ash (eds). Ecosystems and human well-being: current state and trends. Washington : Island Press, 2005. Vol. 1. P. 719–743.
- Bhatt U.S., Walker D.A., Raynolds M.K. et al. Circumpolar Arctic tundra vegetation change is linked to sea ice decline // *Earth Interactions*. 2010. № 14(8). P. 1–20.

Received November 29, 2011

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 1 (17). С. 142–147

УДК 574

doi: 10.17223/19988591/17/12

Каллаган Т.В.

Университет Шеффилда, Великобритания

Университет Лунда, Швеция

Томский государственный университет, Томск, Россия

АРКТИКА: ИНДИКАТОР ЗДОРОВЬЯ ПЛАНЕТЫ

Арктика является важнейшим компонентом в экосистеме Земли, влияющим на её энергетический баланс, атмосферную и океаническую циркуляцию, запасы пресной воды, уровень моря, хранение и высвобождение большого количества парниковых газов, экономику, инфраструктуру, здоровье, культуру и идентичность, а также жизни миллионов людей. В настоящее время Арктика драматично изменяется из-за глобального потепления, кроме того, на нее оказывают влияние глобализация и трансграничное загрязнение. Механизм обратной связи между арктической поверхностью и климатической системой будет способ-

ствовать усилению эффекта потепления, в то время как наземный лед Арктики все больше способствует глобальному повышению уровня моря. Необходимо следить за всеми изменениями, происходящими в Арктике, документировать их, чтобы смоделировать изменения в криосфере и их последствия.

Температура вечной мерзлоты и толщина ее активного слоя, несмотря на некоторое различие по отдельным регионам, в целом увеличились по всей Арктике. По предварительным прогнозам к 2100 г. будет наблюдаться широкая деградация вечной мерзлоты по всей Арктике с многочисленными последствиями (например, оползание земли, осушение водно-болотных угодий в одних областях, заболачивание других, увеличение выбросов метана и разрушение инфраструктуры, особенно вдоль береговой линии). Гренландский материковый лед и арктические ледники теряют часть своей массы, что способствует большему повышению уровня моря, чем это указывалось в предварительных оценках. Более того, сроки образования и таяния льда на арктических реках и озерах меняются с уменьшением ледового покрова: некоторые озера полностью исчезли, другие высыхают, в то время как новые продолжают формироваться.

В целях улучшения экологического мониторинга и научных исследований в Арктике Евросоюз профинансировал консорциум СКАННЕТ-ИНТЕРАКТ (www.EU-INTERACT.org). Данный консорциум состоит из представителей всех арктических стран и 33 научно-исследовательских организаций, расположенных в крупных экологических районах Арктики: от высоких арктических полярных пустынь до умеренных северо-горных районов. Кроме того, еще 8 научно-исследовательских учреждений присоединились в качестве «наблюдателей», в том числе два представителя из России; число участников данного консорциума неуклонно растет. Несмотря на это, необходимо увеличение количества стратегически расположенных участников, осуществляющих долгосрочный мониторинг климатических изменений (например, если регион особенно уязвим к изменению климата, но не представлен в сети СКАННЕТ-ИНТЕРАКТ).

Ярким примером является Ямальский регион: экономическая значимость региона в сочетании с его чувствительностью к глобальному потеплению, проявляющаяся через динамику вечной мерзлоты, и взаимодействие между добывающей промышленностью и средствами существования коренных народов требует наличия исследовательской станции, которая может информировать всех заинтересованных лиц о возможном экологическом будущем региона. В то время как новая научно-исследовательская станция будет играть всё более важную роль в консультации местных заинтересованных сторон, получаемые с ее помощью данные, добавляемые в международные сети через консорциум СКАННЕТ-ИНТЕРАКТ, позволят полнее представить приполярную «проверку здоровья» планеты.

Ключевые слова: Арктика; глобальное потепление; климат; СКАННЕТ-ИНТЕРАКТ.

Поступила в редакцию 29.11.2011 г.

УДК 574

doi: 10.17223/19988591/17/13

Jürgen Herget

University of Bonn (Bonn, Germany)

ICE-DAMMED LAKE OUTBURST FLOODS IN THE ALTAI MOUNTAINS, SIBERIA – A REVIEW WITH LINKS FOR FURTHER READINGS

This review focuses on selected attempts to reconstruct the ice-dammed lake outburst flood in the valley-bottom of the Chuja River, the main tributary of the Katun River, which is the major source of discharge to the Ob River, while several previous publications present general reviews based on the state of knowledge available at the time of publication. Other studies focus on special aspects, for example, Parnachov and Carling et al. on the geology of giant bars, Carling on the gravel dunes, Reuter et al., on the age of the outburst floods, or Borodavko and Carling et al. on the ice-dammed lake itself. Recent investigations will provide more detailed information regarding the age of the floods. In the review papers mentioned above, the majority of dated flood-related features indicate ages between 40 and ~17 ka. Some of the dates are based on luminescence methods, for which methodological problems make older applications doubtful (Carling, personal comm.).

The different attempts to estimate flow conditions of the Pleistocene outburst floods in Altai Mountains result in data for flow velocity and discharge of the flood's peak and unspecified stages of the waning flood. Based on the conservative estimate of the peak discharge to be about $10\,000\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ and assuming that the entire lake basin, with a volume of 607 km^3 , drained during the outburst a hydrograph can be generated. The hydrograph indicates a flood that did not last for more than 2–3 days. The duration of the flood was determined by the integral curve based on the limitations of the drained volume (= integral) and the peak discharge. Advanced modelling of unsteady two-dimensional flow confirms this magnitude. From a negligible baseflow, an abrupt rise of the hydrograph represents the outburst flood wave, which reached peak discharge values almost immediately. It should be noted that the hypothetical hydrograph does not consider ponding effects along the flood's pathway. Consequently, a tendency towards underestimation of the duration of the flood is inherent.

Compared with the earlier estimates of the peak discharge of the outburst flood the new calculations give a slightly higher discharge magnitude. Considering the fact that the present study is based on larger number of palaeostage indicators and also includes the calculation of the discharge downstream of the former ice-dam, the new estimations appear reliable and contain several elements of conservative assessment.

Key words: ice-dammed lake; outburst flood

Area of investigation and evidence of floods

The headwaters of the river Ob, which form the centre of this study, have their origin close to the border to Mongolia in the Altai-Mountains, located in

southwestern Siberia (fig. 1). During the Pleistocene, several mountain glaciers reached the valley-bottom of the Chuja River, the main tributary of the Katun River, which is the major source of discharge to the Ob River. Near the village of Aktash, the extended glaciers blocked the course of the river Chuja and formed an ice-dammed lake, which attained a volume of 607 km^3 . The water surface of the lake reached a maximum altitude of 2 100 m which is indicated by strandlines and ice-rafted debris in the intra-mountainous basins of the Kuray and Chuja.

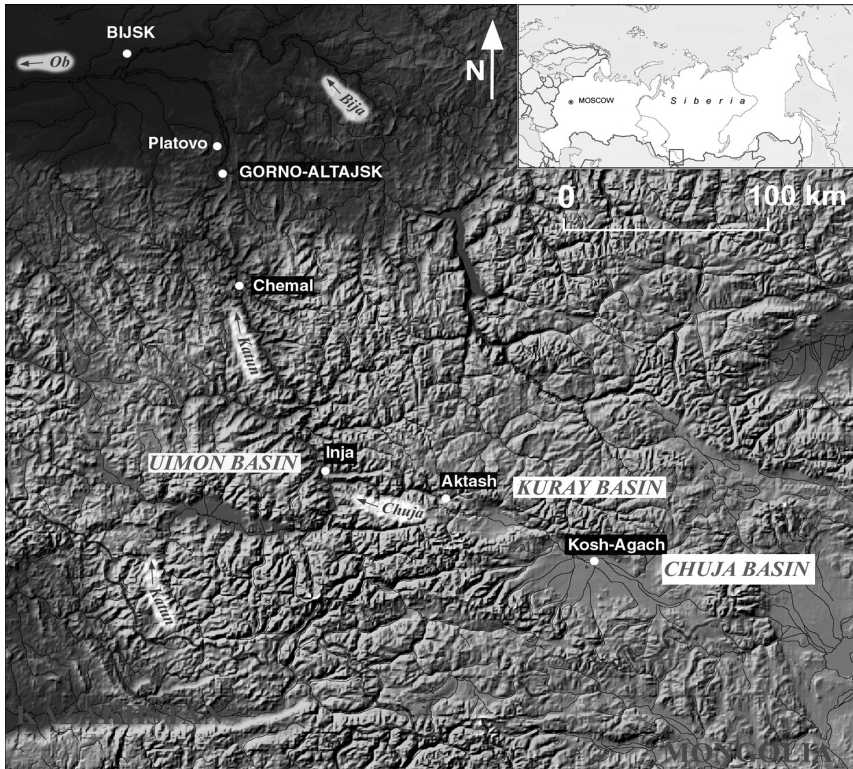


Fig. 1

At the time of ice-dam failure, giant floods passed through the valleys of the Chuja and Katun Rivers. The collapse was probably caused by overtopping and rapid incision into the glaciers. The flow transported gravel in suspension [1, 2] deposited this gravel in the form of giant bars at local valley expansions and tributary mouths along the flood route [3] (fig. 2).

At the mouths of some tributaries along the flood route the giant bars blocked valleys and generated secondary lakes, which lasted over different periods of time. These lakes are indicated by lacustrine deposits, such as at Injushka in a tributary valley to the Katun Valley at Inja, where lacustrine sediments are interbedded with suspension gravel indicating repeated outburst floods from the ice-dammed

lake upstream. Other flood-related features are gravel dunes and deposits of erratic boulders. In combination with exposures of characteristic suspension gravels at the current bedrock valley-bottom, the surfaces of the giant bars reveal depths of flow of up to 400 m in Chuja Valley, close to the downstream extent of the ice-dam. In the wider valley of Katun River, the depth of flow reached about 250 m. At several locations, drawdown levels along the slopes of the giant bars indicate phases of temporary stable water surface levels during the waning flow (fig. 3).

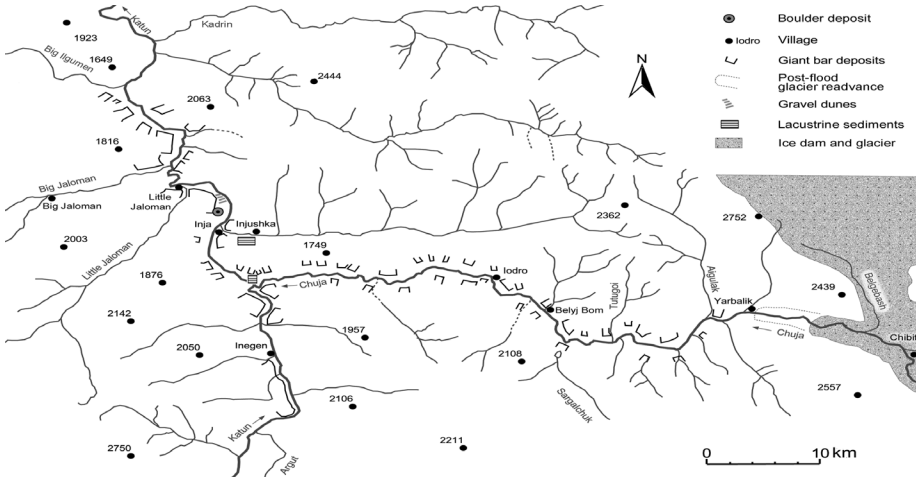


Fig. 2

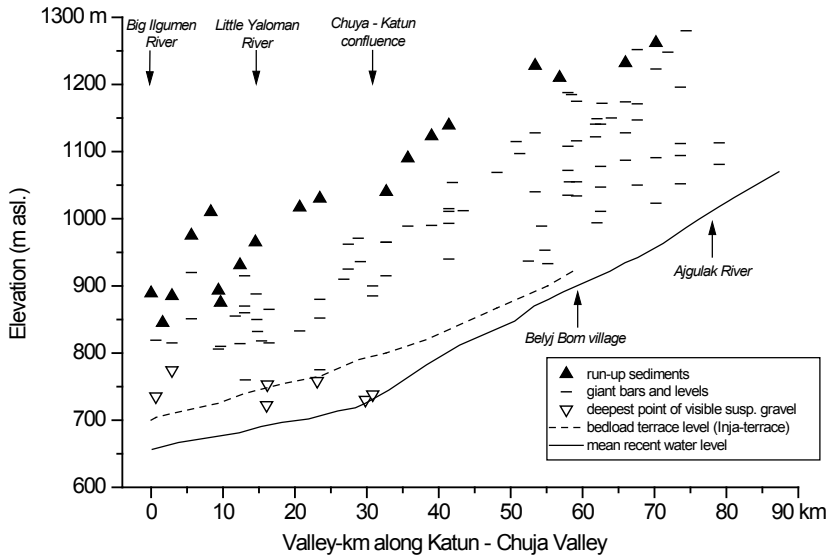


Fig. 3. Longitudinal profile along Katun and Chuja River downstream of the former ice-dam with locations and elevations of giant bars and related levels

Run-up sediments are deposited in front of local valley obstructions, as a thin layer of suspension gravel on more or less steep bedrock surfaces and can be used to estimate local flow velocity. They indicated a rising water surface level when flow velocity abruptly decreased at the valley obstruction caused by energy conservation [4].

This review focuses on selected attempts to reconstruct the ice-dammed lake outburst flood, while several previous publications present general reviews based on the state of knowledge available at the time of publication [2, 4–8]. Other studies focus on special aspects, for example, Parnachov [1] and Carling et al. [3] on the geology of giant bars, Carling [9–10] on the gravel dunes Reuter et al. [11], on the age of the outburst floods, or Borodavko [12] and Carling et al. [13] on the ice-dammed lake itself. Recent investigations will provide more detailed information regarding the age of the floods. In the review papers mentioned above, the majority of dated flood-related features indicate ages between 40 and ~17 ka. Some of the dates are based on luminescence methods, for which methodological problems make older applications doubtful (Carling, personal comm.).

Different methods of reconstruction

Previous estimations of the discharge of the outburst floods were carried out by different researchers. Butvilovski [6 and written comm.] applied a number of different empirical equations to estimate the mean velocity of the flow, based on geometrical parameters of the valleys and basins. Discharges were calculated for cross-sectional areas consisting of the entire basins resulting in estimated peak discharges of up to $50\,000\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$. Baker et al. [5] applied the water-level calculation software HEC-2 to estimate the discharge based on the elevation of flood-related features. In this approach the assumed discharge values are iteratively optimised until the model calculation of the water-level matches the altitude of the water-level indicators in the field. They chose a location within the extension of the former ice-dam and estimated a peak discharge of $18\,000\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ based on a hydraulic jump located in the modelled reach of the valley. Carling [9] investigated the hydraulic implications of the gravel dunes in Kuray Basin, which was inundated by the ice-dammed lake. He found a discharge of the magnitude of $750\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ for the volume of flow passing over the dunefield which value does not represent the outflow from the Kuray Basin, following the ice-dam failure. This estimated discharge could not be related to peak discharge of the outburst flood downstream of the ice-dam as the dune field is located upstream of the valley blockage. Contrary to Butvilovski [6 and written comm.], Carling's attempted to estimate the local discharge of an unspecified stage associated with the decreasing flood in the Kuray Basin appears more plausible. Based on my own investigations of flood-related features along the Chuja and Katun Valleys, seven independent attempts to gain information about the discharge of the outburst floods were made. The main findings of the study are presented in this paper. Additional details are discussed elsewhere [4].

Conveyance – slope method

Based on the continuity equation and the empirical formula for the estimation of the mean flow velocity in channels by Manning, the discharge Q of the outburst flood can be expressed as $Q = A n^{-1} R^{2/3} S^{1/2}$ where A is the cross-section area, n is the roughness coefficient, R is the hydraulic radius and S is the slope of the energy line [14]. Data for the geometric parameters were obtained by surveys of the giant bars along the flood's pathway. The location and the elevations were derived by using GPS as well as calibrated altimeter measurements, or were obtained from 1:50 000 topographic maps (the cross-section area and the hydraulic radius). It is assumed that the slope S of the energy line is, more or less, similar to the slope of the water surface along the direction of the flow (indicated by the slope between the giant bar surfaces along the valleys). The roughness coefficient n was also estimated on the basis of earlier studies. Previous studies on floods of comparable magnitude, such as the drainage of Pleistocene Lake Bonneville [15, 16] and the outburst flood of Lake Missoula [17, 18], the most representative values for the roughness coefficient were determined in the range of $0,04 < n < 0,07$. Hence, for the calculation of the outburst floods in the Altai Mountains, the upper and the limits were considered as extremes.

Six locations of the highest bar surfaces along the Chuja and Katun Valley were selected to estimate peak discharge of the outburst flood. The elevation of the water-level indicated by the giant bars, the slope between the bar surfaces, and the recent slope of the rivers are shown in fig. 4. Considering the unknown slope of the flood flow water surface, the surfaces of the giant bars and the current mean river water-level are taken as the slope parameter S . Based on the investigations of hydraulic conditions of the flow in steep gradient river flow [19], it is assumed that the subcritical flow conditions are dominant along the outburst flood flow. For the Pleistocene Lake Missoula and Lake Bonneville Floods also, subcritical flow conditions were found to be predominant [16; 17. P. 14]. Therefore, locations and hydraulic parameters associated with flows with $Fr > 1$ (table 1) were excluded from further analysis.

Considering these assumptions, a peak discharge was estimated to be in the range of $10\,000\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ to $14\,000\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$.

Run-up sediments indicating velocity head of flow

Run-up sediments form a relatively thin layer of suspension gravel deposited in front of local valley obstructions and are the uppermost deposits related to the outburst flood (fig. 3, fig. 5). They could be considered an indicator of locally elevated water surfaces, due to the physical law of energy conservation. Based on the energy equation after Bernoulli, the total energy H is constant along the channel [14, 20]. As pressure energy is not of relevant for free surface flow, the energy equation can be expressed as

Table 1

Estimated flow velocities and discharges for selected locations derived by conveyance – slope estimations

Location valley-km	Cross-section data: altitude of water-level depth of flow y cross- section area A hydraulic radius R	Slope S	Roughness coefficient n	Velocity of flow v, m/s	Froude number Fr	Discharge Q, m ³ /s
Dejijngem km 74.4	1280 m y = 294 m A = 297 000 m ² R = 166 m	S = 0,006	n = 0,04 n = 0,07	v = 58 v = 33	Fr = 1,08 Fr = 0,61	Q = 17,2×10 ⁶ Q = 9,8×10 ⁶
Tutugoj km 67.6	1252 m y = 310 m A = 216 000 m ² R = 162 m	S = 0,006	n = 0,04 n = 0,07	v = 58 v = 33	Fr = 1,05 Fr = 0,60	Q = 12,5×10 ⁶ Q = 7,1×10 ⁶
Sirnakh km 57.95	1188 m y = 294 m A = 358 000 m ² R = 173 m	S = 0,006	n = 0,04 n = 0,07	v = 60 v = 34	Fr = 1,12 Fr = 0,63	Q = 21,5×10 ⁶ Q = 12,1×10 ⁶
Bar in lower Chuja Valley km 49.1	1140 m y = 293 m A = 241 000 m ² R = 155 m	S = 0,006	n = 0,04 n = 0,07	v = 56 v = 32	Fr = 1,04 Fr = 0,60	Q = 13,5×10 ⁶ Q = 7,7×10 ⁶
Bar at river confluence km 29.8	1020 m y = 296 m A = 273 000 m ² R = 174 m	S = 0,0043 S = 0,0022	n = 0,04 n = 0,07 n = 0,04 n = 0,07	v = 51 v = 29 v = 37 v = 21	Fr = 0,95 Fr = 0,54 Fr = 0,69 Fr = 0,39	Q = 13,9×10 ⁶ Q = 7,9×10 ⁶ Q = 10,1×10 ⁶ Q = 5,7×10 ⁶
Te-Mojn km 5.6	920 m y = 252 m A = 287 000 m ² R = 159 m	S = 0,0043 S = 0,0022	n = 0,04 n = 0,07 n = 0,04 n = 0,07	v = 48 v = 27 v = 34 v = 20	Fr = 0,97 Fr = 0,54 Fr = 0,68 Fr = 0,40	Q = 13,8×10 ⁶ Q = 7,7×10 ⁶ Q = 9,8×10 ⁶ Q = 5,7×10 ⁶

$$H = (y + z) + (v^2 / 2 g),$$

where, $(y + z)$ is the potential energy, y is the depth of flow, z is the elevation above datum, $(v^2/2 g)$ is the kinetic energy, v is the velocity of flow, and g is the acceleration due to gravity.

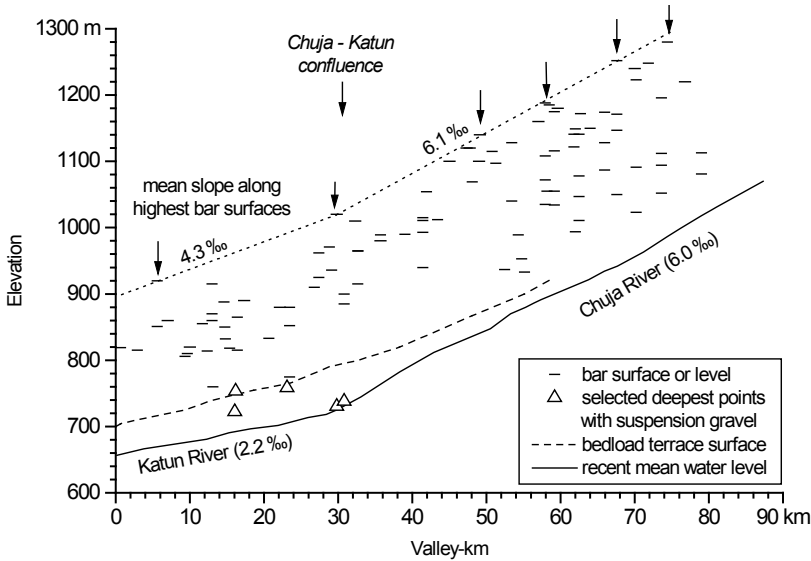


Fig. 4. Giant bar surfaces and terrace levels along Chuja and Katun valley



Fig. 5

While total energy H , elevation above datum z and acceleration of gravity g remain constant, an abrupt decreased in the flow velocity leads to an increased depth of flow, hence, the water-level rises on the upstream side of an obstruction.

This phenomenon can be observed, for instance, at bridge piers where the elevated water surface on the upstream side of the obstruction occurs and it is used to measure the flow velocity by velocity-head rods [21, 22]. The deposited suspension load indicates the risen water surface level in front of the obstruction, hence provides evidence of the energy head of the peak discharge of the flood. Due to non-uniform distribution of velocity within the open channel flow, an energy coefficient α is introduced to calculate the change in height of the water-level from the total loss of kinetic energy [14]. Except in the case of uniform flow, the energy coefficient α is always greater than unity and increases with the steepness of the channel. The equation for the mean velocity head v_h in a channel can be written as

$$v_h = \alpha (v^2 / 2g).$$

Depending on the amount of irregularities in channels, the values of α vary between 1 and 2, rarely exceeding 4,70 [23]. Available literature indicates that the average value is about 1,3. However, experience shows that the effect of an increased velocity head v_h by α is small compared with other uncertainties. Hence, the energy coefficient is frequently considered to be equal to unity, as the data are sparse and are found to be inconsistent [14, 24, 25].

Assuming that the run-up sediments and uppermost giant bar surfaces located nearby, were generated during the same stage of the flood, flow velocity v can be determined by taking velocity v_h as the difference in elevations of the run-up sediments and the giant bar surfaces and assuming $\alpha = 1,3$.

While the elevated water-level upstream of obstructions is indicated by suspension gravel being deposited in the uppermost position, the depth of the flow above the giant bar surfaces is unknown. The maximum value for velocity head v_h is given by the assumption that the undisturbed water-level of the flood was identical to that of the giant bar's surfaces. Therefore, calculated flow velocity also reaches maximum values. To check the sensitivity of this parameter, an undisturbed water-level half way between the giant bar and the related run-up sediments is considered.

For several locations along the Chuja and Katun Valley (fig. 3), velocities of the flow can be estimated on the basis of the relation between run-up sediments and related giant bar surfaces nearby. It is important to note, that the run-up sediments are deposited only during the peak discharge due the elevated water-level on the upstream side of local obstructions, but also during lower stages of the decreasing flood. Figure 6 shows values of local velocity heads v_h for different locations at two elevations considered for the undisturbed water-levels. A maximum value of $v_h = 137$ m is indicated by field data.

Figure 7 shows the calculated mean flow velocities based on the velocity heads given in Figure 6 and an assumed value of the energy coefficient $\alpha = 1,3$. Velocity heads would decrease for higher water-levels, hence the undisturbed flow velocity would also decrease. Flow velocities estimated from both water-levels are within the expected range considering the magnitude of the flood as estimated previously by uniform flow calculations (table 1). For $v_{h \max}$ flow velocities vary between 24 and 45 ms^{-1} , for the higher water-level with $v_{h \text{ assumed}}$ 17 $\text{ms}^{-1} < v < 32 \text{ ms}^{-1}$ are calculated.

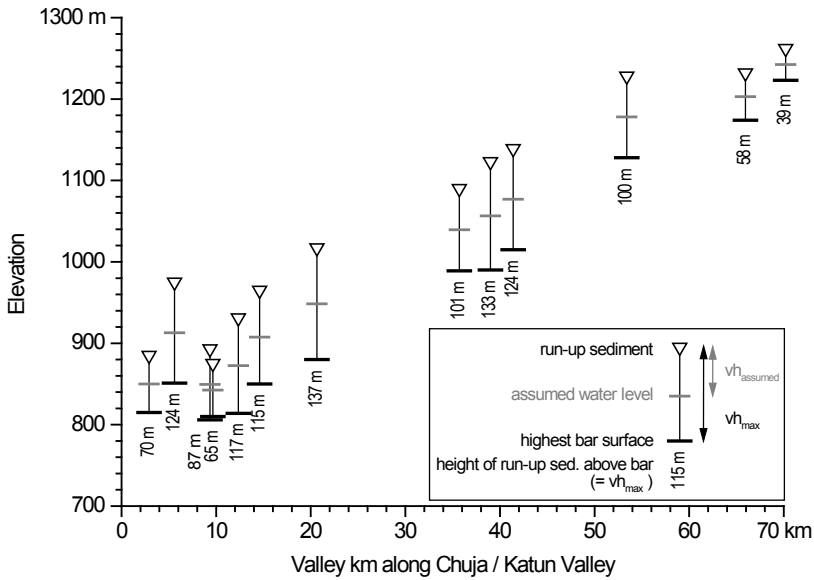


Fig. 6. Locations of run-up sediments and related bar surfaces indicated velocity heads along Chuja and Katun valley (The maximum possible velocity head v_h max is limited by the difference in elevation of the run-up sediments and the bar surfaces. Its value is given in the figure. The velocity head v_h assumed for the assumed water level above the bar's surfaces is half of this value)

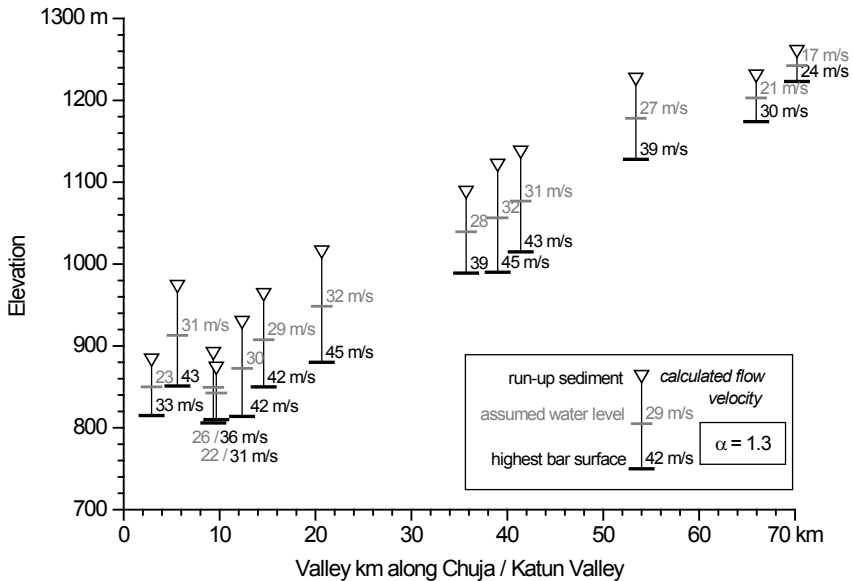


Fig. 7. Estimated mean undisturbed flow velocities derived from velocity heads indicated by run-up sediments for two local water levels along Chuja and Katun valley

These current conditions of higher kinetic energy (= higher flow velocity) can be expressed by Froude number (Fr). For lower water-levels, Fr was found to be in the range of 0.48 and 1.17, whereas for the higher water-level the number was determined as $0,32 < Fr < 0,69$. The broad bedload terrace filling the valley-bottom is assumed to be deposited up to the current thickness later during the recession limb of the flood and also during the Holocene. Hence, the depth of flow used to calculate Froude number reaches from the current river channels (bedrock) up to the water-level of the flood stage, forming the run-up sediments.

To obtain subcritical conditions of flow, the energy coefficient α must be modified up to a value of 1,8. This gave Froude numbers between 0,40 and 0,99 for the lower water-level, and between 0,28 and 0,58 for the higher one. For this value of the energy coefficient, flow velocities vary between 21 and 39 ms^{-1} for the lower and between 15 and 27 ms^{-1} for the higher water surface. None of these values appear critical as all the data are within the expected magnitude. This sensitivity analysis reveals that, considering the scale of the flood, the calculated flow velocities and Froude numbers are less sensitive to modifications of the energy coefficient α . Hence, the value for α is not a critical in the estimation of large-magnitude floods. Nevertheless, supercritical conditions of flow might have occurred at locations of valley obstructions.

The calculation of discharge Q based on the continuity equation $Q = v \cdot A$, for estimating the flow velocities v is occasionally a difficult task, because of the problems related with the calculation of the cross-section area A . As some of the run-up sediments are located at prominent valley obstructions and extended into ineffective areas of flow, the incident cross-section area cannot be determined. Similar problems occur at other locations, where the run-up sediments are deposited within the mouth of tributaries, and where flow separation phenomena must have occurred. Here too, related cross-section areas cannot be accurately estimated.

The calculated discharges (table 2) are within the expected range for peak discharge of the outburst flood. The relatively small difference between discharges of higher and of lower water-level elevations is remarkable. The lower water-level with reduced cross-section area is compensated by higher flow velocities to reach the height of the run-up sediments from a lower water surface elevation. Only occasionally, the flow velocity increases by an amount that results in a higher discharge for the lower water surface elevation. This effect might be enhanced by steep valley-slopes, which result into lower decrease of cross-section area at a decreased water-level than for valley sections with gentle slopes. On the other hand, the differences are in many cases within the range of accuracy. Therefore, the need for assuming the height of the water surface seems to be less crucial for the estimation of discharge.

The method to estimate flow velocities for discharges from investigated data of the velocity head appears to be a valid approach to determine the magnitude of the flood. This is due to the fact that the results are within the expected range of

the peak flood associated with the giant bars and run-up sediments, to give a peak discharge of about $10\,000\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$. The assumed parameters of energy coefficient α and the surface of the undisturbed water-level appear to be less critical in the estimation of the discharge. Occasionally, depending on the local topography with extended areas of ineffective flow in tributary valleys, the determination of the related cross-section area is complicated and precludes the accurate calculation of discharge from the estimated velocity of flow. Due to the nature of the obstructions – such as the ridges at tributary confluences causing the water-level to rise – the valley cross-sections show a significant modification in width which varies the cross-sectional area of flow for a given water surface elevation by several hundred percent.

Table 2

Discharges calculated by velocity heads for selected run-up sediment locations

Location valley-km	vh (assumed) : altitude of water-level flow velocity v cross-section area A discharge Q	vh (max) : altitude of water-level flow velocity v cross-section area A discharge Q
Kezek-Dzhala km 9,35	850 m $v = 26\text{ m/s}$ $A = 222\,000\text{ m}^2$ $Q = 5,8 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$	806 m $v = 36\text{ m/s}$ $A = 133\,000\text{ m}^2$ $Q = 4,7 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$
Anijakh km 9,65	843 m $v = 22\text{ m/s}$ $A = 205\,000\text{ m}^2$ $Q = 4,5 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$	810 m $v = 31\text{ m/s}$ $A = 139\,000\text{ m}^2$ $Q = 4,3 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$
Little Jaloman Village km 14,6	908 m $v = 29\text{ m/s}$ $A = 306\,000\text{ m}^2$ $Q = 8,9 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$	850 m $v = 42\text{ m/s}$ $A = 215\,000\text{ m}^2$ $Q = 9,0 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$
Giant bar between Inja and Little Jaloman Village km 20,65	949 m $v = 32\text{ m/s}$ $A = 384\,000\text{ m}^2$ $Q = 12,3 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$	880 m $v = 45\text{ m/s}$ $A = 225\,000\text{ m}^2$ $Q = 10,1 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$
Lower Chuja Valley km 35,7	1040 m $v = 28\text{ m/s}$ $A = 362\,000\text{ m}^2$ $Q = 10,1 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$	989 m $v = 39\text{ m/s}$ $A = 256\,000\text{ m}^2$ $Q = 10,0 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$
Lower Yalbak-Tash km 39	1057 m $v = 32\text{ m/s}$ $A = 300\,000\text{ m}^2$ $Q = 9,6 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$	990 m $v = 45\text{ m/s}$ $A = 186\,000\text{ m}^2$ $Q = 8,4 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$
Upper Yalbak-Tash km 41,4	1077 m $v = 31\text{ m/s}$ $A = 342\,000\text{ m}^2$ $Q = 10,6 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$	1015 m $v = 43\text{ m/s}$ $A = 240\,000\text{ m}^2$ $Q = 10,3 \times 10^6\text{ m}^3/\text{s}$

The roughness of the surface of the valley-slopes might lead to an underestimation of the kinetic energy of the flow. Parts of the energy necessary to raise the

water-level at local obstructions might be dissipated to overcome the roughness of the obstruction's surface. This effect, in turn, might lead to deposition of the suspension load at lower elevation, implying that the extent of the rise in the water surface is determined by the surface roughness, which cannot be easily quantified. Validation of the method is desirable to estimate it accurately. Wilm and Storey [21] found 10% errors in the flow velocity estimated on the basis of velocity-head rod method. However, this value was derived for flows of much lower magnitude and partly from controlled flume experiments.

Regression drained lake volume-peak discharge

A well-established method to estimate the peak discharge of modern ice-dammed lake outburst floods is the empirical regression of the drained volume of water and the peak discharge. Even though there is no physical relationship between these parameters and significant differences are expected occur along the floods' pathway due to valley topography and slope and retention effects, the relationships work remarkably well. Several attempts have been made to derive regression equations, in spite of the criticism related to the selection of the events, differences in outflow mechanism and the triggering mechanism of the outbursts. The plots given in figure 7 show that the regression lines obtained by various workers are comparable.

The application of such relationships for large-scale events is limited. Only Clague and Mathews [26] considered estimations of peak discharge of the outburst flood from the Pleistocene ice-dammed Lake Missoula. Therefore, a new regression was derived for large-scale events. An arbitrarily threshold drained volume of 1 km^3 ($= 10^9 \text{ m}^3$) was chosen to identify large-scale events and separate them from the smaller events. Eighteen instances of ice-dammed lake outburst floods from Pleistocene and modern times were taken from the literature to derive the relationship. The instances are listed in Table 3. Note that well-known examples that were either not exclusively related to ice-dams and those that were related to some kind of uncertainties, were not considered. For a drained volume V given in km^3 a regression equation of $Q = 6\,645\, V^{0.98}$ was determined, Q is given in m^3s^{-1} and $r^2 = 0.93$.

Assuming that the entire volume of the ice-dammed lake in the Kuray and Chuja Basin, with a volume of 607 km^3 (for a lake level at 2100 m), was drained during the outburst flood, the estimated peak discharge is $3\,500\,000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$.

A comparison of this estimate with the earlier estimates indicates that regression equation underestimates the peak discharge. A closer examination of the examples given in table 3, reveals that Lake Missoula Flood is the only outburst flood with an estimated drained volumes of more than 100 km^3 . Even after taking into account the fact that it is incorrect to include two different values for the estimated peak discharge from Lake Missoula (based on different estimation attempts) and that the complex topography of the flood's pathway have a profound ponding

effect, the amount of data to develop a regression equation is insufficient. Hence, it could be concluded that such an estimate of the peak discharge is not reliable.

Table 3

Large ice-dammed lake outburst floods in historic and pre-historic times

Location	Date	Lake volume, km ³	Peak discharge, m ³ /s	Reference
Missoula, Montana USA	Pleistocene	2,184	17 000 000	O'Connor and Baker (1992)
Missoula, Montana USA	Pleistocene	2,184	10 000 000	Baker and Costa (1987)
Nedre Glåmsjø, Norway	Pleistocene	99	170 000	Berthling and Sollid (1999)
Lake Alsek, Canada	Holocene	30	470 000	after Clarke from Clague and Evans (1994)
Kjölur, Iceland	9500 BP	25	200 000	Tómasson (2002)
Hubbart Glacier, Alaska USA	1986	5,3	104 500	Mayo (1987), Seitz et al. (1986), Mayo (1989)
Lake Alsek, Canada	ca. 1850	4,7	30 000	after Clarke from Clague and Evans (1994)
Lake Elk, Canada	Pleistocene	4	20 000	Clague (1973)
Lake George, Alaska USA	1958	2,2	10 160	after US Geological Survey from Fahnestock and Bradley (1973)
Lake George, Alaska USA	1961	1,73	10 050	after US Geological Survey from Fahnestock and Bradley (1973)
Graenalon, Iceland	1935	1,5	5 800	Thorarinsson (1939)
Graenalon, Iceland	1939	1,5	5 000	Thorarinsson (1939)
Lake Batal, Himalaya	Pleistocene	1,496	24 000	Coxon et al. (1996)
Lake George, Alaska USA	1960	1,48	9 280	after US Geological Survey from Fahnestock and Bradley (1973)
Van Cleve Lake, Alaska USA	1992	1,4	4 500	after Brabets from Walder and Costa (1996)
Chong Kumdan (Shyo), India	1929	1,35	22 650	after Gunn or Mason et al. From Hewitt (1982)
Lake George, Alaska USA	1959	1,11	6 310	after US Geological Survey from Fahnestock and Bradley (1973)
Lake George, Alaska USA	1965	1,11	6 680	after US Geological Survey from Fahnestock and Bradley (1973)

Further attempts

Additional attempts to estimate discharge related to the outburst floods in Altai Mountains are applied. Due to the limitation of the space, only a short review of the attempts and related problems is given.

The water-level calculation software **HEC-RAS** (Hydrologic Engineering Center of the US Army Corps of Engineers – River Analysis System) [27, 28, <http://www.hec.usace.army.mil/software/hecras/> – 27th Sept. 2011] is applied to

estimate discharge based on the palaeostage, represented by giant bars' surfaces [29]. The software package allows calculations of discharge and water surface level for one-dimensional steady and unsteady flow under sub- and supercritical conditions. Energy losses are evaluated by friction (Manning equation) and contraction or expansion by coefficients multiplied by the change in velocity head. The momentum equation is applied in situations where the water surface profile is rapidly varied, including mixed flow regime calculations with hydraulic jumps, hydraulics of bridges and profiles at river confluences.

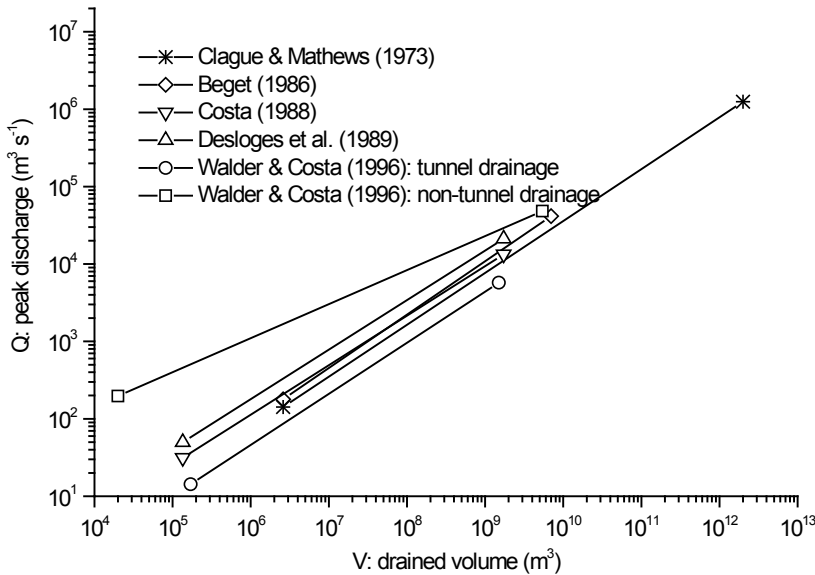


Fig. 8. Selected published relations of drained ice-dammed lake volume V and peak discharge Q

To accomplish the presumption of gradually varied flow between the 244 cross-sections derived from detailed topographic maps, the modelled reaches of the valleys must be relatively homogenous. Hence, three units were separated and modelled independently, because obvious changes in valley characteristics require this: the broad and less steep Katun Valley up to the confluence with the Chuja River (km 0–30; 2,2‰), the straight and relatively steeper lower part of the Chuja Valley (km 30–44; 6,0‰) and the winding upper part of the Chuja Valley (km 44–85; 6,0‰). The area of the confluence itself is left out for modelling as the conditions of flow change abruptly in this section. Considering, the available literature the following loss coefficients of roughness, contraction and expansion were chosen: $n = 0,04$, $c = 0,2$ and $e = 0,4$. Regarding run-up sediments as indicator of maximum water-level and giant bar surfaces as minimum elevations, peak discharge for sub-critical flow conditions can be estimated as between $8 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and $12 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ for all sub-reaches. Depth of flow varies between 280 and 400 m,

with mean flow velocity of $9\text{--}37\text{ ms}^{-1}$. Froude numbers of $0,20\text{--}0,85$ confirm sub-critical flow conditions along the entire valley.

In the meantime, improvements of the HEC-RAS software allow unsteady flow simulations which were not possible due to numerical instabilities with previous versions. Rudoy and Zemtsov [30] modelled the unsteady outburst flood principally, but the modelled flood levels do not reach the palaeostage indicators like the giant bar surfaces and peak discharge is less than found by other approaches. Carling et al. [31] used alternative software to model the outburst flood as unsteady, one- and two-dimensional flow and found peak discharges confirming previous magnitudes.

Between the villages of Inja and Little Jaloman in the Katun Valley (fig. 2), **boulders**, which were obviously transported by the flood are deposited. The mean diameter of the five largest boulders is $11,3\text{ m}$, while the largest one has a diameter of $13,5\text{ m}$. To interpret the competence of the flow indicated by the dimension of the boulders, is an apparent attempt but limited by the dimension of the transported boulders. As described previously, for example, by Baker [32], transport of boulders with diameters of more than about $2\text{--}3\text{ m}$ is related to macroturbulence effects, which create an uplift force due to modification of the current system around the boulder. Due to the magnitude of the related flow conditions, hydraulic interpretation of this effect of non-linearity is not well understood [33] and theory-based attempts are not available.

In spite of these problems, a rough estimation of the flow conditions required to transport these large boulders, based on relationship derived for smaller dimension boulder deposits available in the literature, result in flow velocities of about 20 ms^{-1} with related discharges of $3\,000\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$. As these values could be overestimations, due to the macroturbulence effects mentioned above, the transport of the boulders may not be necessarily related to the peak discharge of the outburst flood. Even the magnitude of the required discharge is significantly smaller than peak discharge estimated by other attempts. Hence, the transport of the boulder occurred at an unspecified stage associated with falling flood stage.

Fluvial gravel dunes are formed as bedform features at the previous lake bottom and along the flood's pathway down to the opening of the Katun Valley towards the western Siberian Plain, where traces of the event fade out. As mentioned above, the sedimentology of several gravel dune fields is subject of detailed investigations by Carling [9, 10], who also carried out hydraulic interpretations, which result in estimated flow velocities of $1,5\text{--}8\text{ ms}^{-1}$ and related discharges of $20\,000\text{--}750\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ over the span of the dune fields. The largest gravel dunes were found at the eastern margin of the Chuja Basin with heights up to 23 m and wavelengths up to 320 m .

Based on a) empirical relationships for the geometry of fluvial dunes; b) the depth of flow in combination with estimations of the flow competence indicated by the gravel sizes of the investigated dunes, the estimation of flow conditions forming the residual dune structures can be made. Depending up on the different sizes of the

dunes, mean flow velocities of $4,8\text{--}10\text{ ms}^{-1}$ and discharges in the range of $10\,000\text{--}1\,340\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ were determined. As gravel-dunes grow during the rising stage of a flood and decrease at the end, the residual dimensions cannot be related to the peak discharge but again to an unspecified stage at the termination of the outflow.

Similar problems are encountered in case of the obstacle marks, found in different sizes at the boulder field between Inja and Little Jaloman, and around a bedrock hill near the village of Chagan-Uzun at the eastern margin of the Chuja Basin. As scour holes refill during the decreasing flood [34], they are dynamic features like gravel-dunes.

The boulder between Inja and Little Jaloman is about 10,8 m wide with a length of 13,8 m and a maximum height of 3,1 m above the surrounding surface. The scour hole is filled by loess deposits blown in after the outburst floods, but can easily be separated from the gravel-paved surface around by changes in the vegetation cover. The width of the depression is 24,3 m with a maximum observed depth of 2,3 m. The scour hole around the bedrock hill near Chagan-Uzun has a measured depth of 8,1 m. Length along the direction of flow is 91,5 m and the width is nearly 400 m, while the hill itself is 50 m high. The maximum elevation of the deposits on leeward side of the hill is about 4 m above the area, while its counterpart at the boulder reaches the height is 0,5 m.

Calculations of scour hole dimensions and dynamics are a classical engineering task as bridges and oil platforms, for example, are in potential danger to fail by scour around the piers. Unfortunately experiences gained by related investigations cannot be transferred, as the current pattern is different, because piers engineering structures are not usually submerged by the flow. Similarly, the results from flume experiments are not applicable directly, because earlier investigations derived mainly qualitative results, while current studies are mainly carried out on a fluid mechanical base in flumes under well-defined environmental conditions.

Finally, the estimations of flow conditions based on the characteristics of the obstacle marks are based on minimum values of the depth of flow derived from the scour hole dimensions and flow velocity assessments related to the flow competence indicated by grain sizes of sediments at the outer scour hole walls. The scour hole around the boulder near Inja seems to be finally formed by a current with a velocity of $1,4\text{ ms}^{-1}$ at a discharge of about $800\text{ m}^3\text{s}^{-1}$. The larger depression around the bedrock hill contains evidence of a flow of about $11\,500\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ with flow velocity of approximately $1,7\text{ ms}^{-1}$. Obviously, these discharges represent the very final stage of the flood, and had previously reduced the scour holes dimension by refilling with transported sediments.

Results

The different attempts to estimate flow conditions of the Pleistocene outburst floods in Altai Mountains result in data for flow velocity and discharge of the flood's peak and unspecified stages of the waning flood. Based on the conservative

estimate of the peak discharge to be about $10\,000\,000\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ and assuming that the entire lake basin, with a volume of 607 km^3 , drained during the outburst a hydrograph can be generated. The hydrograph indicates a flood that did not last for more than 2–3 days (fig. 9). The duration of the flood was determined by the integral curve based on the limitations of the drained volume (= integral) and the peak discharge. Advanced modelling of unsteady two-dimensional flow confirms this magnitude. From a negligible baseflow, an abrupt rise of the hydrograph represents the outburst flood wave, which reached peak discharge values almost immediately. It should be noted that the hypothetical hydrograph does not consider ponding effects along the flood's pathway. Consequently, a tendency towards underestimation of the duration of the flood is inherent.

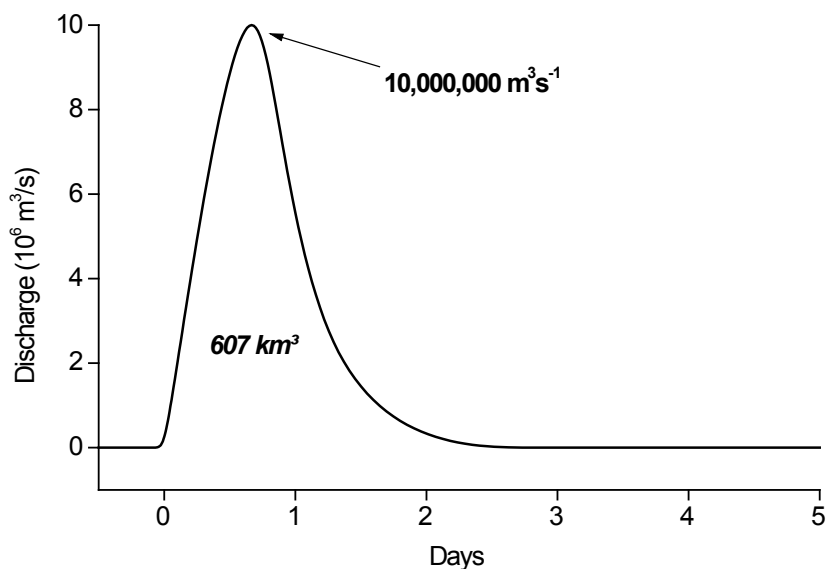


Fig. 9. Theoretical hydrograph of the ice-dammed lake outburst flood based on peak discharge and drained volume

Compared with the earlier estimates of the peak discharge of the outburst flood [5] the new calculations give a slightly higher discharge magnitude. Considering the fact that the present study is based on larger number of palaeostage indicators and also includes the calculation of the discharge downstream of the former ice-dam, the new estimations appear reliable and contain several elements of conservative assessment.

Acknowledgements

The author appreciates fruitful cooperation with Paul Carling and Pavel Borodavko for more than 10 years, scientific cooperators became friends during this

time. Peter Martini, Sergei Parnachov and Heike Agatz provided valuable comments and friendly co-operation during fieldwork. A fruitful co-operation with Greg Balco, Dr. Barbara Mauz and Anne Reuter produced successful dating of several samples of flood related features. Kirsten Hennrich kindly improved the language of the contribution. The studies are financially supported by Deutsche Forschungsgemeinschaft DFG, Tomsk State University, British Research Council and the Department of Geography, Ruhr-Universität Bochum.

References

1. *Parnachov S.V.* Geology of giant Altay terraces. Tomsk : Tomsk Polytechnic University, 1999, 137 p. (in Russian)
2. *Carling P.A., Kirkbride A.D., Parnachov S.V., Borodavko P.S., Berger G.W.* Late Quaternary catastrophic flooding in the Altai Mountains of south-central Siberia: a Synoptic overview and an introduction to the flood deposit sedimentology / tds. P.I. Martini, V.R. Baker, G. Garson // Flood and megaflood processes and deposits: resed and ancient examples : Int. Ass. of Sedimentologists. Oxford, England, 2002. Spec. Publ. 32. P. 17–35.
3. *Carling P.A., Martini P., Herget J., Borodavko P., Parnachov S.* Megaflood sedimentary valley fill: Altai Mountains, Siberia / tds. D. Burr, V.R. Baker, P.A. Carling // Megaflooding on Earth and Mars. UK : Cambridge University Press, 2009. P. 243–266.
4. *Herget J.* Reconstruction of ice-dammed lake outburst floods in the Altai-Mountains, Siberia // Geological Society of America. Special Publication. 2005. 386 p.
5. *Baker V.R., Benito G. and Rudoy A.N.* Palaeohydrology of Late Pleistocene superflooding, Altai Mountains, Siberia // Science. 1993. Vol. 259. P. 348–350.
6. *Butvilovsky V.V.* Last glaciation and Holocene palaeogeography of the Altai: a cataclysmic model. Tomsk : Tomsk State University, 1993, 252 p. (in Russian)
7. *Rudoy A.N.* Mountain ice-dammed lakes of Southern Siberia and their influence on the development and regime of the intracontinental runoff systems of North Asia in the late Pleistocene / eds. G. Benito, V.R. Baker, K.J. Gregory // Palaeohydrology and environmental change. Chichester: John Wiley & Sons Ltd., 1998. P. 215–234.
8. *Rudoy A.N., Baker V.R.* Sedimentary effects of cataclysmic late Pleistocene glacial outburst flooding, Altai Mountains, Siberia // Sedimentary Geology. 1993. Vol. 85. P. 53–62.
9. *Carling P.A.* A preliminary palaeohydraulic model applied to late Quaternary gravel dunes: Altai Mountains, Siberia / eds. J. Branson, A.G. Brown, K.J. Gregory // Global Continental Changes: the context of palaeohydrology // Geological Society. Special Publication. 1996. Vol. 115. P. 165–179.
10. *Carling P.A.* Morphology, sedimentology and palaeohydraulic significance of large gravel dunes, Altai Mountains, Siberia // Sedimentology. 1996. Vol. 43. P. 647–664.
11. *Reuter A., Herget J., Ivy-Ochs S., Borodavko P., Kubik P.W., Heine K.* Constraining the timing of the most recent cataclysmic flood event from ice-dammed lakes in the Russian Altai-Mountains, Siberia, using cosmogenic in situ ^{10}Be // Geology. 2006. Vol. 34. P. 913–916.
12. *Borodavko P.S.* Late-Pleistocene glacial lakes in south-eastern Altai // Voprosy Geografii Sibiri. 1999. Vol. 23. P. 87–94 (in Russian).
13. *Carling P.A., Knaapen M., Borodavko P., Herget J. et al.* Palaeoshorelines of glacial lake Kuray-Chuja, south-central Siberia: form, sediments and process / tds. I.P. Martini, H.M. French, A. Pérez Alberti // Ice-Marginal and Periglacial Processes and Sediments. London: Geological Society, Special Publications. 2011. Vol. 354. P. 111–128.
14. *Chow V.T.* Open-channel hydraulics. Tokyo : McGraw-Hill, 1959. 680 p.

15. Jarrett R.D., Malde H.E. Palaeodischarge of the late Pleistocene Bonneville Flood, Snake River, Idaho, computed from new evidence // Geological Society of America Bulletin. 1987. Vol. 99. P. 127–134.
16. O'Connor J.E. Hydrology, hydraulics, and geomorphology of the Bonneville Flood // Geological Society of America. Special Paper. 1993. Vol. 274. 83 p.
17. O'Connor J.E., Baker V.R. Magnitudes and implications of peak discharges from glacial Lake Missoula // Geological Society of America Bulletin. 1992. Vol. 104. P. 267–279.
18. Benito G. Energy expenditure and geomorphic work of the cataclysmic Missoula flooding in the Columbia River gorge, USA // Earth Surface Processes and Landforms. 1997. Vol. 22. P. 457–472.
19. Jarrett R.D. Hydraulics of high-gradient streams // Journal of Hydraulic Engineering. 1984. Vol. 110. P. 1519–1539.
20. Chanson H. The hydraulics of open channel flow. London : Arnold, 1999. 495 p.
21. Wilm H.G., Storey H.C. Velocity-head rod calibrated for measuring stream flow // Civil Engineering. 1944. Vol. 14. P. 475–476.
22. Peterson M., Cromwell C.F. Measuring irrigation water in a ditch, stream or reservoir. Columbia, University of Missouri, Department of Agricultural Engineering, Agricultural Publication, 1993. Vol. G01681. 7 p.
23. Hulsing H., Smith W., Cobb E.D. Velocity-head coefficients and open channels // U.S. Geological Survey Water-Supply Paper. 1966. Vol. 1869-C. 21 p.
24. Henderson F.M. Open channel flow. N.Y. : Macmillan, 1966. 522 p.
25. Barnes H.H., Davidian J. Indirect methods / ed. R.W. Herschy // Hydrometry – principles and practises. Chichester : Wiley, 1978. P. 149–204.
26. Clague J.J., Mathews W.H. The magnitude of jökulhlaups // Journal of Glaciology. 1973. Vol. 12. P. 501–504.
27. Brunner G.W. HEC-RAS River Analysis System – User's manual, Version 3.0. Davis, California, US Army Corps of Engineers Hydrologic Engineering Center (HEC), 2001. 320 p.
28. Brunner G. WHEC-RAS River Analysis System – Hydraulic reference manual. Davis, California, US Army Corps of Engineers Hydrologic Engineering Center (HEC), 2001. 262 p.
29. Herget J., Agatz H. Modelling ice-dammed lake outburst floods in Altai-Mountains (Siberia) with HEC-RAS / eds. V.R. Thorndycraft, G. Benito, M. Barriendos, and M.-C. Llasat // Palaeofloods, historical data & climatic variability: Applications in flood risk assessment. Madrid, Proceedings of the International PHEFRA Workshop held in Barcelona, 16–19th October 2002. Centro de Ciencias Medioambientales, 2003. P. 177–181.
30. Rudoy A.N., Zemtsov V.A. Modelling of hydraulic parameters of diluvial floods of the Chuya-Kuray ice-dammed lake in the Quaternary // Ice and Snow. 2010. Vol. 109. P. 111–118 (in Russian).
31. Carling P.A., Villanueva I., Herget J. et al. Unsteady 1D and 2D hydraulic models with ice dam break for Quaternary megaflood, Altai Mountains, southern Siberia // Global and Planetary Change. 2010. Vol. 70. P. 24–34.
32. Baker V.R. Palaeohydrology and sedimentology of Lake Missoula flooding in eastern Washington // Geological Society of America. Special Paper. 1973. Vol. 144. 79 p.
33. Jackson R.G. Sedimentological and fluid-dynamic implications of the turbulent bursting phenomenon in geophysical flows // Journal of Fluid Mechanics. 1976. Vol. 77. P. 531–560.
34. Hoffmanns G.J.C.M., Verheij H.J. Scour manual. Rotterdam : Balkema, 1997. 205 p.

Received November 13, 2011

УДК 574

doi: 10.17223/19988591/17/13

Юрген Хергет

Факультет географии Университета Бонна, Бонн, Германия

ПРОРЫВНЫЕ ПАВОДКИ ИЗ ЛЕДОВО-ПОДПРУДНЫХ ОЗЕР ГОРНОГО АЛТАЯ (СИБИРЬ)

В период плейстоцена несколько горных ледников выдвигались в долину р. Чуя, притока Катунь. В месте, где теперь расположен пос. Акташ, ледники блокировали сток Чуи и формировали подпруженное льдом озеро, объем которого достигал 607 км³. Водная поверхность в озере, располагавшемся в Чуйской и Курайской межгорных котловинах, достигала максимальной отметки в 2100 м. При быстром разрушении ледовой плотины по долинам Чуи и Катунь проходили гигантские паводки. Вероятно, дамба разрушалась в результате перелива воды через нее и быстрого врезания потока в ледовое тело плотины. Поток переносил во взвешенном состоянии гравий и отлагал его, формируя гигантские бары в местах расширения долин и устьях притоков. В устьях притоков по пути движения паводков гигантские бары блокировали их долины, образуя вторичные озера, которые обнаруживаются по озерным отложениям, переслаивающимся с гравием, что говорит о том, что паводки образовывались неоднократно. Отметки поверхности гигантских баров соответствуют глубине потока в долине Чуи сразу ниже ледовой плотины, достигавшей 400 м. Имеются и другие многочисленные свидетельства неоднократного прохождения гигантских паводков по долинам Чуи и Катунь.

Предшествующие исследователи сосредоточивались только на отдельных аспектах проблемы, например С.В. Парначев и П. Карлинг и др. – на геологии гигантских баров, П. Карлинг – на гравийных дюнах, А. Райтер и др. – на возрасте прорывных паводков, П.С. Бородавко и П. Карлинг и др. – на самом ледово-подпрудном озере. Новые публикации дадут более детальную информацию, касающуюся времени прохождения паводков. Согласно отмеченным выше публикациям, большинство датированных следов паводков свидетельствует о времени их прохождения между 40 и 17 тыс. лет назад.

В представленном обзоре делается попытка реконструировать размеры паводка, формирующегося при прорыве ледово-подпрудного озера.

Для получения информации о расходах воды при прохождении прорывных паводков использованы семь независимых методов: 1) метод «пропускная способность долины – уклон», когда уклон потока определялся по высоте поверхности наиболее высоких баров; 2) по высотным отметкам материала, отложенного на бортах долины в результате заплесков потока, которые позволяют оценить его скоростной напор, а следовательно, и скорость; 3) по регрессионным зависимостям максимальных расходов воды от объема воды в опорожняющемся озере; 4) моделирование потока в программе HEC-RAS Гидрологического инженерного центра Корпуса гражданских инженеров Армии США, позволяющего оценить расходы потока, соответствующие определенной его кривой свободной поверхности при установившемся и неустановившемся движении воды; моделирование осуществлялось также с помощью двумерной модели течения; 5) по размерам

валунов, явно принесенных и отложенных потоком (пять валунов, отложенных между селами Иня и Малый Яломан в долине Катунь, имеют средний диаметр 11,3 м при максимальном 13,5 м); 6) по размерам флювиальных гравийных дюн, образующих поля в Курайской котловине и в долине Катунь ниже по течению и, вероятно, сформировавшихся на завершающей стадии опорожнения озера; 7) по размерам котловин вымывания образовавшихся у местных препятствий по пути движения паводка, так же, по-видимому, образовавшихся на завершающей стадии паводка.

В результате были получены данные о расходах и скоростях течения воды, соответствующие времени прохождения пика паводка и разным этапам его нисходящей фазы. Максимальный расход воды оценивается примерно в $10 \text{ млн м}^3 \text{ с}^{-1}$, а общая продолжительность паводка – не более 2–3 сут. Настоящее исследование опирается на большее количество индикаторов уровней палеопотоков и включает расчет расходов воды ниже по течению от разрушившейся ледовой плотины, новые оценки выглядят достаточно надежными.

Данная работа проведена на основе совместных исследований с Полом Карлингом (Школа географии Университета Саутгемптона, Саутгемптон, Великобритания) и Павлом Бородавко (геолого-географический факультет Томского государственного университета, Томск, Россия).

Ключевые слова: ледово-подпрудное озеро; прорывной паводок.

Поступила в редакцию 13.11.2011 г.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Алексеева Татьяна Петровна – кандидат химических наук, старший научный сотрудник лаборатории физико-химических исследований ГНУ СибНИИСХиТ Россельхозакадемии (г. Томск).

E-mail: burmistrova@sibniit.tomsknet.ru

Бендер Ольга Григорьевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории дендрэкологии Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: obender65@mail.ru

Бобров Юрий Александрович – кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии естественно-географического факультета Вятского государственного гуманитарного университета (г. Киров).

E-mail: orthilia@yandex.ru

Буко Татьяна Евгеньевна – кандидат биологических наук, зав. лабораторией интродукции растений Института экологии человека СО РАН (г. Кемерово).

E-mail: ssheremetova@rambler.ru

Бурмистрова Татьяна Ивановна – кандидат химических наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией физико-химических исследований ГНУ СибНИИСХиТ Россельхозакадемии (г. Томск).

E-mail: burmistrova@sibniit.tomsknet.ru

Велисевич Светлана Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории дендрэкологии Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: velisevich@imces.ru

Гашиев Сергей Николаевич – доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой зоологии и эволюционной экологии животных Института математики, естественных наук и информационных технологий Тюменского государственного университета (г. Тюмень).

E-mail: GSN-61@mail.ru

Дебков Никита Михайлович – аспирант, ассистент кафедры лесного хозяйства и ландшафтного строительства Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: debkovnikita@mail.ru

Дергачева Мария Ивановна – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск); профессор кафедры почвоведения и экологии почв Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: mid555@yandex.ru

Журавлева Ирина Александровна – аспирант кафедры биологии естественно-географического факультета Вятского государственного гуманитарного университета (г. Киров).
E-mail: S-dulcamara@yandex.ru

Захаров Евгений Сергеевич – младший научный сотрудник лаборатории экологии позвоночных животных Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск).
E-mail: zevs_ann@mail.ru

Зотикова Альбина Петровна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории дендрэкологии Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН; доцент кафедры агрономии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: zotik.05@mail.ru

Каллаган Терри В. – заслуженный профессор-исследователь Шведской королевской академии наук; профессор арктической экологии Университета Шеффилда (Великобритания) и почетный профессор Университета Лунда (Швеция); координатор Циркумполярной сети арктических и высокогорных станций SCANNET-INTERACT; лауреат Нобелевской премии 2007 г.; приглашенный профессор Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: t.v.callaghan@sheffield.ac.uk

Кухта Артём Евгеньевич – аспирант кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: artkuh@mail.tomsknet.ru

Лупинос Мария Юрьевна – аспирант, ассистент кафедры зоологии и эволюционной экологии животных Института математики, естественных наук и информационных технологий Тюменского государственного университета (г. Тюмень).
E-mail: mariya_lupinos@mail.ru

Москвитин Сергей Степанович – старший преподаватель кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Томского государственного университета, директор Зоологического музея Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: zoo_tsu@mail.ru

Очур Ксения Олеговна – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск).
E-mail: kseniya_ochur@mail.ru

Паневин Валентин Степанович – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесного хозяйства и ландшафтного строительства Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: debkovnikita@mail.ru

Пац Елена Николаевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).
E-mail: patz_imces@mail.ru

Сафронов Валерий Михайлович – доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии позвоночных животных Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск).

E-mail: vmsafronov@ibpc.ysn.ru

Середина Валентина Петровна – доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: seredina_v@mail.ru

Скороходов Сергей Николаевич – научный сотрудник лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: t-ecos@mail.ru

Сысоева Лидия Николаевна – кандидат химических наук, старший научный сотрудник лаборатории физико-химических исследований ГНУ СибНИИСХиТ Россельхозакадемии (г. Томск).

E-mail: burmistrova@sibniit.tomsknet.ru

Трунова Нина Максимовна – старший научный сотрудник лаборатории физико-химических исследований ГНУ СибНИИСХиТ Россельхозакадемии (г. Томск).

E-mail: burmistrova@sibniit.tomsknet.ru

Фомина Татьяна Ивановна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории интродукции декоративных растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск).

E-mail: fomina-ti@yandex.ru

Хергет Юрген – доктор наук, профессор факультета географии Университета Бонна (Бонн, Германия).

E-mail: herget@geographie.uni-bonn.de

Чернова Наталья Александровна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН; доцент кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: naitina@rambler.ru

Читоркина Ольга Юрьевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: oychitorkina@mail.ru

Шереметова Светлана Анатольевна – кандидат биологических наук, доцент, ученый секретарь Института экологии человека СО РАН (г. Кемерово).

E-mail: ssheremetova@rambler.ru

Эбель Александр Леонович – кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).

E-mail: alex-08@sibmail.com

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» был выделен в самостоятельное периодическое издание из общенаучного журнала «Вестник Томского государственного университета» в 2007 г.

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых оригинальных исследований (*теоретические и экспериментальные статьи*) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании. Кроме того, публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам, рецензии и хроника.

Все статьи, поступающие в редакцию журнала, подлежат обязательному рецензированию. В настоящее время публикации в журнале осуществляются на некоммерческой основе. Полнотекстовые версии вышедших номеров размещены на сайте журнала: <http://vestnik.tsu.ru/biology>.

Основные требования к представляемым статьям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных, правильное оформление рукописи.

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» является реферируемым, рецензируемым, включен в «**Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук**»

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия (свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.), ему присвоен международный стандартный номер сериального издания (ISSN 1998-8591).

«Вестник Томского государственного университета. Биология» выходит ежеквартально и распространяется по подписке, его подписной индекс 44024 в объединенном каталоге «Пресса России».

Адрес редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, ГОУ ВПО «Томский государственный университет», Биологический Институт.

Председатель редакции журнала – д-р биол. наук, профессор С.П. Кулижский
Тел. раб. 8–(382–2)–529–853
Факс (382–2)–529–853
E-mail: decan@bio.tsu.ru

Ответственный секретарь редакции журнала – канд. биол. наук Е.Е. Акимова
Факс (382–2)–529–853
E-mail: vestnictsubiology@sibmail.com

The scientific journal “**Tomsk State University Journal of Biology**” publishes the results of the completed original researches (theoretic and experimental articles) in different areas of contemporary biology which have not been published before in this or any other edition. Besides it includes descriptions of conceptually new methods of research, round-up articles on particular topics, reviews and chronicle.

The decision on publication is taken by the scientific editorial board after reviewing, considering its correspondence to the subject area of the journal, topicality of the problem, scientific and practical novelty and value, professionalism of work execution including statistical treatment of data research materials and quality of material preparation and presentation.

The main requirements to the articles are novelty and validity of factual material, clarification and brevity of the summary, reproducibility of experimental data and appropriate presentation of the manuscript (to know more about the requirements to the rules of material presentation, please, see “Presentation rules”). **The medium term of publication is 1–2 years after receiving a paper variant of the package of documents.**

The scientific journal “Tomsk State University Journal of Biology” is read and reviewed and is included on “The list of the leading reviewed scientific journals and editions where the main scientific results of candidate’s or doctoral thesis are to be published” (Decision of the State Commission for Academic Degrees and Titles as of February 19, 2010, № 6/6 – <http://vak.ed.gov.ru/ru/news/allnews/index.php?id4=2571>). The journal is registered in Russian Federal Service for Supervision in the Sphere of Mass Communication, Communications and the Protection of Cultural Heritage (certification of registration: PI № FS 77-29499 as of September 27, 2007). It is given an international standard serial edition number (ISSN 1998-8591).

All articles received by the editorial board are to be reviewed. Publications in the journal are free (on non-commercial basis).

“Tomsk State University Journal of Biology” is issued quarterly and is **distributed by subscription only**; its subscription index can be found in the unified catalogue “The Press of Russia”. Full-text versions of the issued editions are available at “Archives”.

Address: Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., Tomsk, 634050, Russia.

Chairman – Sergey P. Kulizhskiy, Doctor of Biology, Professor
Phone 8–(382–2)–529–853
Fax (382–2)–529–853
E-mail: decan@bio.tsu.ru

Executive secretary – Elena E. Akimova, Candidate of Biology
Fax (382–2)–529–853
E-mail: vestnictsubiology@sibmail.com

Научный журнал

ВЕСТНИК
Томского государственного университета
БИОЛОГИЯ
2012. № 1 (17)

Редактор
Корректор
Оригинал-макет
Дизайн обложки

К.В. Полькина
Н.А. Афанасьева
А.И. Лелоюр
Я. Якобсона
(проект «Пресс-интеграл»,
факультет журналистики ТГУ)

Подписано в печать 10.03.2012 г. Формат 70х108 ¹/₁₆.
Усл. печ. л. 14,2. Тираж 500 экз. Заказ № .

Отпечатано на оборудовании ООО «Рекламное агентство «ПаПа»
Адрес: 634029, г. Томск, пр. Фрунзе, 10/1, офис 7