

**ВЕСТНИК
ТОМСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА**

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2016

№ 4 (36)

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.)

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

Журнал включен в «Перечень рецензируемых научных изданий, входящих
в международные реферативные базы данных и системы цитирования, в которых должны
быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание
ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук»,
Высшей аттестационной комиссии

Учредитель – Томский государственный университет

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; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

Внесён в Ulrich's Periodicals Directory. Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Web of Science).

Адрес издателя и редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: <http://journals.tsu.ru/biology/>

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Кулижский С.П. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия).

E-mail: kylizhskiy@yandex.ru

Бобровский М.В. – отв. редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)

Зверев А.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Кривова Н.А. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

Иванов Ю.В. – отв. редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)

Акимова Е.Е. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия).

E-mail: biotsu@rambler.ru, biotsu@mail.ru

Волокитина А.В. (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск); **Воробьев Д.С.** (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем РАН, Томск); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАН, Томск); **Штерншис М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Ананьева Н.Б. (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАН, Новосибирск, Россия); **Беляев А.А.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зооузлей МГУ, Москва, Россия); **Добротворская Н.И.** (СибНИИЗХим РАСХН, Краснообск, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Кузнецов В.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лупашин В.В.** (Университет Арканзаса Медицинских наук, Арканзас, США); **Покровский О.С.** (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Хебда Р.** (Виктория, Британская Колумбия, Канада); **Чжанг Д.** (Синц-зьянский Институт экологии и географии КАН, Урумчи, Китай); **Шархов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

Издательство: Издательский дом Томского государственного университета

Редактор К.Г. Шилько; корректор К.В. Полькина; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Ледююр; дизайн обложки Л.В. Кривцова

Подписано в печать 13.12.2016 г. Формат 70x108^{1/16}. Усл. печ. л. 14,6. Тираж 250 экз. Заказы № 2246, 2246/1. Цена свободная.

Дата выхода в свет 30.12.2016 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. 8+(382-2)-53-15-28. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

**About Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya –
Tomsk State University Journal of Biology**

Founder – Tomsk State University

The scientific journal “*Tomsk State University Journal of Biology*” publishes the results of the completed original researches (theoretical and experimental manuscripts) in different fields of contemporary biology which have not been published previously in this or any other edition. It includes descriptions of conceptually novel methods of research, review articles on particular topics and overviews.

The editorial board of the “*Tomsk State University Journal of Biology*” commits to the internationally accepted principles of publication ethics expressed.

International standard serial edition number: EISSN 2311-2077, ISSN 1998-8591

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Term of publication: 3-6 months

All manuscripts are to be reviewed: double blind peer review: 2-10 weeks review process

Abstracting and Indexing: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Zoological Record Online (Thomson Reuters); Ulrich's Periodicals Directory

Contact the Journal

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation

<http://journals.tsu.ru/biology/en/>

Editor-in-Chief - Sergey P Kulizhskiy, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Tomsk State University (Tomsk, Russia) kylizhskiy@yandex.ru

EDITORIAL COUNCIL

Akimova EE - Executive Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

biojournalsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Bobrovsky MV - Editor, Institute of Physical Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS, Pyschino, Russia

Zverev AA - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Ivanov YuV - Editor, Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS, Moscow, Russia

Krivova NA - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Volokitina AV (Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, Russia); **Vorobiev DS** (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Dukarev AG** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Krivets SA** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Sazonov AE** (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), **Stepanov VA** (The Research Institute of Medical Genetics, SB RAMS, Tomsk, Russia), **Shternshis MV** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

Ananjeva NB Zoological Institute, RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI** State Research Institute of Physiology, SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Belyaev AA** Novosibirsk State Agrarian University (Novosibirsk, Russia); **Vasil'eva ED** Zoological Museum, Moscow State University (Moscow, Russia); **Dobrotvorskaya NI** Siberian Research Institute of Agriculture and Chemization (Krasnoobsk, Russia); **Dubois A** National Museum of Natural History in Paris (Paris, France); **Zeller B** The French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Kingma H.** Maastricht University (Maastricht area, Netherlands); **Kuznetsov VIV** Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS (Moscow, Russia); **Lupashin VV** University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Pokrovsky OS** National Centre for Scientific Research (Toulouse, France); **Smirnova OV** Center of Ecology and Productivity of Forests, RAS (Moscow, Russia); **Sokolova Yuliya Y** Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Hebda RJ** Royal British Columbia Museum (Victoria, BC, Canada); **Zhang D** Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS (Urumqi, China); **Sharakhov IV** Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER:

Tomsk State University Publishing House (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation)

Editor KG Shilko; proofreader KV Polkina; editor-translator MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LV Krivtsova.

Passed for printing 13.12.2016. Format 70x108^{1/16}. Conventional printed sheets . Circulation - 250 copies. Orders N 2246, 2246/1. Free price. Date of publication 30.12.2016.

36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-53-15-28. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Некрасова О.А., Дергачева М.И., Учаев А.П., Бажина Н.Л.**
Сарыкульские палеопочвы отложений Миасского карьера (Южный Урал)
с позиций палеопедологии 6
- Ryazanov S.S., Sahabiev I.A.** Comparison of terrain-based drift models to improve
the quality of soil predictive mapping at a field scale..... 21

БОТАНИКА

- Беляков Е.А., Лебедева О.А.** О некоторых биологических особенностях
Hepatica nobilis Mill. (Ranunculaceae) в центре европейской части России 34
- Зарубина Е.Ю., Соколова М.И.** Трансформация структуры
растительного покрова Манжерокского озера (Республика Алтай)
за 35-летний период 47
- Корзников К.А.** Сосудистые растения спонтанно зарастающих участков
разработки россыпного месторождения золота (р. Лангери,
центральный Сахалин) 62
- Кудашова Н.Н., Гашков С.И., Вайшла О.Б.** Редкие и охраняемые виды
грибов Томской области 79

ЗООЛОГИЯ

- Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д.** Птицы долин притоков
реки Кети (Томская область) 110
- Сычев А.А., Снегин Э.А.** Микропространственная изменчивость
демографических и конхиологических параметров в популяциях
Helicopsis striata (Mollusca; Pulmonata; Hygromiidae) в условиях юга
Среднерусской возвышенности 127

ЭКОЛОГИЯ

- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н.** Экологическая организация
пространственно-типологического разнообразия орнитокомплексов
Западно-Сибирской равнины 147
- Ухваткина О.Н., Омелько А.М.** Особенности жизненной стратегии
сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в позднесукцессионном
хвойно-широколиственном лесу на территории южного Сихотэ-Алиня 164

CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Nekrasova OA, Dergacheva MI, Uchaev AP, Bazhina NL.** Sarykul paleosols of the Miass quarry (Southern Urals) from the standpoint of paleopedology.....6
- Ryazanov SS, Sahabiev IA.** Comparison of terrain-based drift models to improve the quality of soil predictive mapping at a field scale21

BOTANY

- Belyakov EA, Lebedeva OA.** On some biological features of *Hepatica nobilis* Mill. (Ranunculaceae) in the central part of European Russia34
- Zarubina EYu, Sokolova MI.** Transformation of the plant cover structure of Manzherokskoe lake (West Altai) over 35 years.....47
- Korznikov KA.** Spontaneous revegetation of post-mining areas (the Langeri River placer gold deposit, Central Sakhalin, Russia).....62
- Kudashova NN, Gashkov SI, Vaishlya OB.** Rare and protected species of fungi of Tomsk Oblast79

ZOOLOGY

- Milovidov SP, Nechoroshev OG, Kuranov BD.** Birds of the valleys of the Ket' River tributaries (Tomsk Oblast)110
- Sychev AA, Snegin EA.** Microprotrusion variability of demographic and shell parameters in *Helicopsis striata* populations (Mollusca; Pulmonata; Hygromiidae) in the South of the Mid-Russian Upland.....127

ECOLOGY

- Ravkin SYu, Bogomolova IN.** Ecological organization of spatial-typological diversity of ornithocomplexes of the West-Siberian Plain.....147
- Ukhvatkina ON, Omelko AM.** Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the old-growth Korean pine-broadleaved forest, Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range164

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.417

doi: 10.17223/19988591/36/1

О.А. Некрасова¹, М.И. Дергачева², А.П. Учаев¹, Н.Л. Бажина²

*¹Уральский федеральный университет имени первого
Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург, Россия*

²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Сарыкульские палеопочвы отложений Миасского карьера (Южный Урал) с позиций палеопедологии

Данные исследования в Уральском федеральном университете поддержаны программой повышения конкурентоспособности (SC 02.A03.21.0006).

Изучены морфологические характеристики, особенности состава и свойств минеральной и органической частей Сарыкульских палеопочв в отложениях карьера Миасс на Южном Урале. Проведена диагностика экологических условий формирования палеопочв с использованием показателей группового состава гумуса и особенностей состава и строения их гуминовых кислот, а также данных гранулометрического состава почв, содержания общего органического углерода, магнитной восприимчивости, содержания карбонатов и аморфного железа. Установлено, что палеопочвы на границе раннего–среднего плейстоцена в пределах территории распространения современной лесной зоны Южного Урала формировались в условиях, аналогичных современной лесостепи. Выявленные с позиций палеопедологии специфические особенности Сарыкульских палеопочв Южного Урала позволят в дальнейшем встроить их в систему разновозрастных почв Урала.

Ключевые слова: *палеоприродная среда; плейстоцен; гумусовые профили; гуминовые кислоты.*

Введение

Изучение древних почв необходимо для реконструкции ретроспективных трендов изменений климата, проблема состояния которого остается на сегодня одной из самых актуальных. Данная проблема требует привлечения региональных материалов, обобщение которых в конечном итоге будет способствовать выявлению естественной и антропогенной составляющих глобального изменения климата. Одним из регионов, выделяющихся специфичностью природных условий формирования почв в плейстоцене, является Урал, который представляет собой своеобразную меридионально

ориентированную горную страну, выступающую в качестве климатического барьера. В связи с этим плейстоценовые почвы Южного Урала являются интересным объектом с позиций диагностики условий их формирования. Использование палеопочв этого геологического времени в качестве источника информации о природной среде их формирования в мировой литературе распространено достаточно широко. Чаще всего исследователи изучают морфологические, литологические и магнитные характеристики отложений [1–4]. Как правило, рассматриваются такие палеопочвенные показатели, как макро- и микроморфология, гранулометрический состав, величина магнитной восприимчивости, содержание и состав органического вещества, карбонатов и железа, а также другие характеристики [5–13]. Изучению органической составляющей плейстоценовых палеопочв уделяется меньше внимания, хотя показано, что гумусовые вещества имеют специфичный состав, отвечающий условиям формирования палеопочв, который сохраняется во времени [14–17]. Слабое влияние возраста палеопочв на состав гуминовых и фульвокислот отмечалось также в работе [18]. Гуминовые кислоты и их соотношение с другими компонентами гумуса сохраняются в диагенезе, их показатели, как правило, не выходят за типовые особенности, присущие соответствующим типам почв [15]. Таким образом, при диагностике и реконструкции палеоприродной среды могут применяться устойчивые во времени характеристики гумуса и его компонентов. Для Уральского региона уже есть рецентные материалы, которые позволяют воссоздать особенности палеоприродной среды плейстоцена, используя метод актуализма [19–23].

На Южном Урале в последние годы начато изучение палеопочв, венчающих Сарыкульскую свиту, приуроченных к границе между нижним и средним плейстоценом [24]. Они были вскрыты несколькими разрезами в отложениях бортов Миасского карьера. Полученные новые данные явились побудительным мотивом, чтобы вернуться к поднятой нами ранее проблеме [25].

Цель настоящей публикации: показать своеобразие Сарыкульских палеопочв Южного Урала с позиций палеопедологии для дальнейшего встраивания их в систему разновозрастных почв Урала.

Материалы и методики исследования

Объекты исследований – палеопочвы отложений, вскрытых разрезами в бортах Миасского карьера на Южном Урале. Административно карьер находится в Челябинской области (55°04'38" с.ш., 60°07'47" в.д.). Он приурочен к провинции восточных предгорий Уральского хребта, Кундравинско-Учалинскому району сосново-березовых лесов сосново-лесной зоны Урала [26]. Абсолютная высота лежит в пределах 376–380 м над ур. м. Среднегодовая температура воздуха в районе исследования составляет +1,8°C, средняя температура января колеблется около –16,2°C, июля – +18,8°C. За год выпадает около 560 мм осадков [27]. Глубина снежного покрова не превышает

60–90 см, глубина промерзания почв варьирует от 50 до 80 см. Таким образом, современные континентальные климатические условия способствуют формированию на изучаемой предгорной территории лесных сообществ.

Палеопочвы, перекрывающие Сарыкульский горизонт, близки по морфологии, поэтому на данном этапе аналитическим исследованиям подвергнуты палеопочвы двух разрезов (2-013 и 9-014), для которых определены основные физико-химические характеристики, а также состав, соотношение гумусовых веществ и их спектральные свойства. Сарыкульские палеопочвы, приуроченные к подошве двадцатиметровых вскрытых карьером отложений, представляющих собой делювиальные суглинки хлорит-серицит-кварцевых сланцев [24], в момент отбора образцов были перекрыты сверху суглинками мощностью до 210 см.

Образцы палеопочв отбирались с учетом границ генетических горизонтов сплошной колонкой с шагом не более 5–10 см. Удельная магнитная восприимчивость (МВ) определялась на каппаметре Карраbrig KLY-2 (Чехословакия). Гранулометрический состав изучался пипеточным методом, актуальная кислотность – с использованием рН-метра «Анион 4100» (Россия), карбонаты – ацидиметрически, обменные кальций и магний – по Иванову [28–30]. Общий органический углерод определен по Тюрину, состав гумуса – по Пономаревой–Плотниковой (модификация метода 1968 г.) [31]. Гуминовые кислоты (ГК) выделялись 0,1н NaOH из предварительно декальцированных палеопочв и осаждались из щелочных растворов 2н HCl, повторно растворялись в щелочи и пересаждались. Традиционной жесткой очистки препаратов гуминовых кислот 6н HCl или смесью HF и HCl не проводилось. Элементный состав гуминовых кислот определялся на автоматическом элементном CHNS-O анализаторе EURO EA-3000 (Италия) и дублировался по Преглю. Спектральные характеристики гуминовых кислот получены с помощью спектрофотометра UV-1650 (Япония) и флуоресцентного спектрофотометра Cary Eclipse (США). Коэффициенты цветности ($E_4:E_6$) определялись по Вельте [32]. Для количественной характеристики флуоресцентных свойств гуминовых кислот использовали три показателя: длина волны положения максимума спектра (λ_{\max}), первый момент (M_1), представляющий собой средневзвешенное значение частоты контура флуоресценции, и коэффициент (α) – соотношение интегральных интенсивностей при длинах волн в областях максимальной интенсивности флуоресценции в синей и красной частях спектра. Статистическая обработка данных проводилась с помощью программы StatSoft STATISTICA 8.0.

Результаты исследования и обсуждение

Морфологически в Сарыкульских палеопочвах выделяется хорошо развитый горизонт [А] и меньшей мощности горизонт [В]. Каждый из этих горизонтов имеет близкие характеристики в рассматриваемых почвах. Зачист-

ка 2-013 вскрывает палеопочву общей мощностью 90 см, в которой четко выделяются два горизонта [А] и [В].

Горизонт [А] (0–69(72) см) имеет темно-серую окраску; это плотный, непрочной пластинчато-комковатой структуры, суглинистого гранулометрического состава, с присутствием карбонатного псевдомицелия и Fe-Mn призмами, вскипающий от 10% HCl горизонт, нижняя граница которого имеет волнистый характер и ясный по окраске переход в горизонт [В].

В почве этого разреза вскрыто только 20 см горизонта [В], который характеризуется как палевый, менее плотный, пластинчато-комковато-пылеватый, с единичными Fe-Mn конкрециями, не вскипающий от HCl, имеющий более легкий по сравнению с предыдущим горизонтом гранулометрический состав.

Почва, вскрытая разрезом 9-014, сходна по морфологическим признакам, имеет близкую мощность гумусированной толщи, не превышающую 78 см, и горизонт [В] – около 30 см, который, как и в предыдущей почве, не вскипает от HCl. Структура, состав, плотность, карбонатные и Fe-Mn новообразования также позволяют говорить о близости этих почв по морфологии.

Для корреляции рассматриваемых почв использовалась также удельная магнитная восприимчивость почвенной массы, которая, как показано во многих работах, очень устойчива во времени, интегрально отражает специфику состава и условия формирования осадка или почв и может успешно применяться при ближних корреляциях объектов [11, 33–36]. Сравнение изученных палеопочв по величине магнитной восприимчивости (рис. 1) показало их близость.

Так, верхняя 40-сантиметровая толща отличается величиной магнитной восприимчивости, лежащей в обеих почвах в диапазоне $1,3–1,6 \cdot 10^{-6}/г$ и увеличивающейся книзу как в пределах этой верхней толщи, так и в следующих 30 сантиметрах ($1,9–2,6 \cdot 10^{-6}/г$). Существенные различия величин удельной магнитной восприимчивости выявлены только в горизонтах [В], где в палеопочве разреза 2-013 она выше почти на единицу, чем в разрезе 9-014 ($2,8–2,9 \cdot 10^{-6}/г$ и $1,8–1,9 \cdot 10^{-6}/г$ соответственно).

Таким образом, сравниваемые гумусовые горизонты палеопочв близки по одному из интегральных показателей почвообразования – магнитной восприимчивости, величина которой связана с процессами накопления магнитных минералов (в частности, ферромагнетиков) и процессом гумусообразования [33, 34].

Анализ гранулометрического состава палеопочв, который рассматривается на примере разреза 9-014 (рис. 2), показал преобладание фракций мелкого песка (более 55% от массы почвы) и ила (10–17%). Верхняя часть гумусового горизонта до глубины 30 см имеет легкосуглинистый состав, а нижняя часть и горизонт [В] – супесчаный. Перераспределения илистой фракции по почвенному профилю не выявлено.

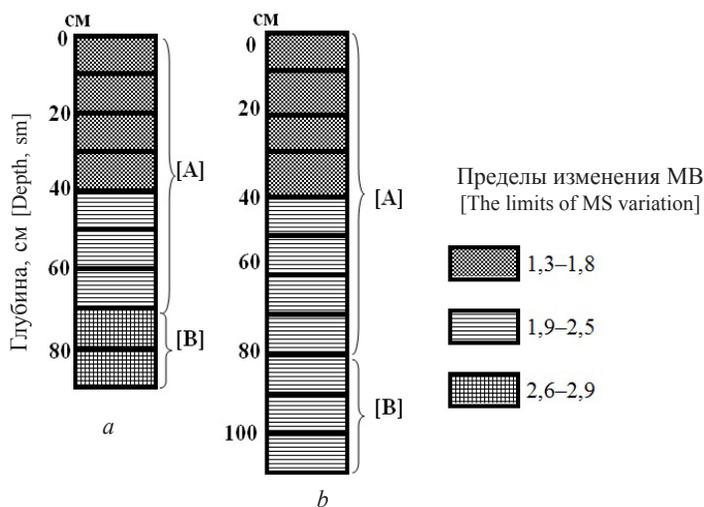


Рис. 1. Корреляция палеопочв в отложениях Миасского карьера по магнитной восприимчивости: *a* – разрез 2-013; *b* – разрез 9-014. Значения МВ даны в $\chi \cdot 10^{-6}/\text{г}$ СГСЕ
[Fig. 1. Correlation of paleosols in the sediments of the Miass quarry according to magnetic susceptibility: *a* - Section 2-013; *b* - Section 9-014. The values of MV are given in $\chi \cdot 10^{-6}/\text{g}$ SGSE]

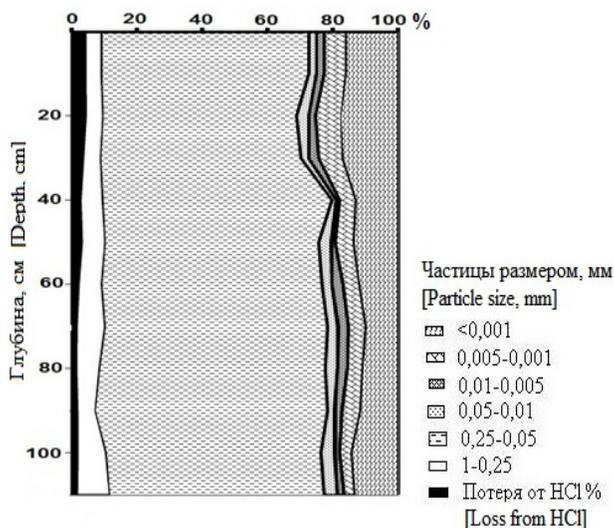


Рис. 2. Гранулометрический состав палеопочвы, вскрытой разрезом 9-014
[Fig. 2. Soil texture in Section 9-014]

Для рассматриваемых почв характерны также близкие показатели реакции среды, содержания обменных оснований с преобладанием в них кальция над магнием при высокой доле последнего, а также относительно высокое содержание аморфного железа (табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Средневзвешенные характеристики вещественного состава горизонтов
Сарыкульских палеопочв**
[Weighted average characteristics of the material composition of Sarykul paleosol horizons]

Число повторностей (n) [Number of replications]	C _{орг} , % [TOC, %]	$\chi \cdot 10^{-6}/\Gamma$ СГСЕ [$\chi \cdot 10^{-6}/g$ SGSE]	CaCO ₃ , %	pH _{H₂O}	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Fe ₂ O ₃ по Тамму, мг/100 г [Fe ₂ O ₃ by Tamm, mg / 100g]
					мг-экв/100 г [mmol/kg]		
Разрез 2-013, горизонт [A] [Section 2-013, Horizon [A]]							
n = 7	0,77	1,75	4,1	7,60–7,84	15,3	10,3	53,1
Разрез 2-013, горизонт [B] [Section 2-013, Horizon [B]]							
n = 2	0,09	2,84	0	7,00–7,10	7,2	6,6	22,0
Разрез 9-014, горизонт [A] [Section 9-014, Horizon [A]]							
n = 8	0,54	1,88	1,7	7,62–7,88	15,4	11,9	94,3
Разрез 9-014, горизонт [B] [Section 9-014, Horizon [B]]							
n = 3	0,08	1,90	0	7,70–7,83	13,4	12,3	47,4

Судя по данным, отражающим закономерности содержания общего органического углерода в почвах разного возраста [14], изученные палеопочвы содержат относительно высокое количество общего органического углерода по сравнению с почвами аналогичного возраста других территорий. Горизонты [B], в отличие от горизонтов [A], характеризуются отсутствием карбонатов, практически на порядок меньшим содержанием гумуса и в 2 раза меньшим – аморфного железа.

Несмотря на близость по абсолютным средневзвешенным показателям, изменение их по профилю не идентично, хотя и имеет общий характер (рис. 3). Непараллельное изменение магнитной восприимчивости и содержания общего органического углерода с глубиной в обеих палеопочвах позволяет думать, что почвы прошли стадию относительно повышенного увлажнения [11]. Возможно, с этим связано невысокое содержание карбонатов и даже их отсутствие в горизонтах [B], а также относительно высокое содержание аморфного железа, наличие которого обычно связывают с сезонным или постоянным увлажнением [37]. Вероятно, формирование гумусового горизонта происходило в меняющихся условиях.

В основу диагностики и реконструкции палеоприродной среды в период формирования Сарыкульских палеопочв нами положены характеристики гумуса и гуминовых кислот, составляющие память почв [15]. Анализ гумусовых профилеграмм (рис. 4, A, B) показал, что в групповом составе гумуса Сарыкульских палеопочв преобладают гуминовые кислоты, доля которых в гумусовых горизонтах достигает 50%. Негидролизующие формы гумуса составляют менее 30%. Среди гуминовых кислот существенно преобладают гуматы кальция. Фракция ГК, связанная с глинистыми частицами, представлена незначительной долей, бурые ГК – в следовых количествах.

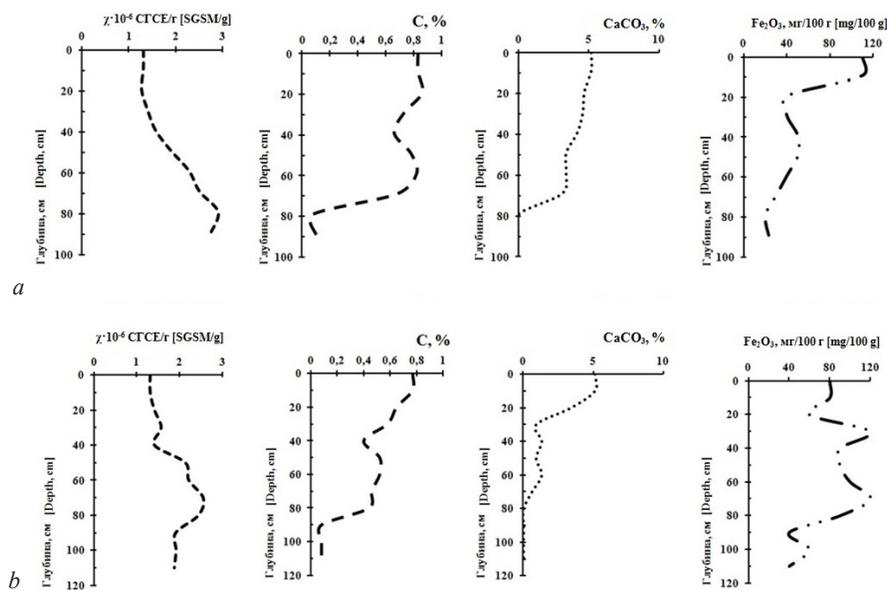


Рис. 3. Профильный ход изменения некоторых характеристик палеопочв: *a* – разрез 2-013; *b* – разрез 9-014

[Fig. 3. The profile variation of some characteristics of paleosols: *a* - Section 2-013; *b* - Section 9-014]

В целом групповой состав гумуса палеопочв обладает характерными для современных черноземных почв лесостепных условий формирования признаками: гуминовые кислоты, среди которых наибольшую долю составляют гуматы кальция, преобладают в его составе над фульвокислотами. Это проявляется в величинах отношений углерода гуминовых кислот к углероду фульвокислот, которые в горизонтах [A] превышают 1,5 и соответствуют гуматному составу гумуса (табл. 2). В горизонтах [B] содержание гуминовых кислот снижается, что влечет уменьшение абсолютных величин интегрального показателя $C_{ГК} : C_{ФК}$.

Новые данные, характеризующие элементный состав гуминовых кислот и их спектральные характеристики горизонта А разреза 9-014, свидетельствуют о формировании Сарыкульской палеопочвы в условиях лесостепи (табл. 2). Так, параметры соотношения основных структурообразующих элементов – Н:С – лежат в пределах, установленных для лесостепных почв [21–22].

Кроме того, они показывают, что формирование гумусового горизонта этой почвы происходило в меняющихся от более сухих и теплых условий к более влажным и затем снова к относительно более сухим, поскольку величина отношения Н:С увеличивается от подошвы горизонта к средней его части и затем вновь уменьшается к его кровле. Доля гуминовых кислот в составе гумуса, их соотношение с фульвокислотами, а также все спектральные характеристики гуминовых кислот в целом подтверждают эти изменения (см. табл. 2).

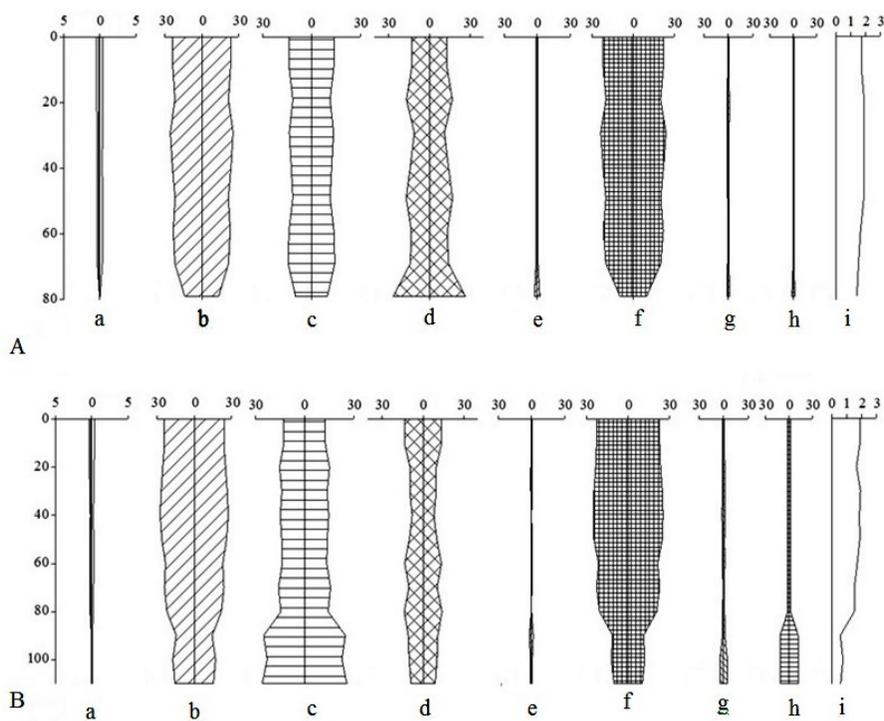


Рис. 4. Гумусовый профиль палеопочв: А – разрез 2-013, В – разрез 9-014.

Обозначения: а – общий органический углерод, % к почве; содержание углерода групп и фракций гумусовых веществ, % к общему органическому углероду; б – сумма гуминовых кислот (ГК); с – сумма фульвокислот (ФК); d – негидролизуемые формы гумуса; e – ГК фр. 1; f – ГК фр. 2; g – ГК фр. 3; h – ФК фр. 1a; i – $C_{ГК}:C_{ФК}$

[Fig. 4. Humus profile of paleosols: A - Section 2-013, B - Section 9-014.

a - Total organic carbon, % of the soil; carbon content of groups and fractions of humic substances, % of total organic carbon; b - Humic acids (HA); c - Fulvic acids (FA); d - Nonhydrolyzable forms of humus, e - HA fractions 1; f - HA fractions 2; g - HA fractions 3; h - FA 1a fractions; i - $C_{HA}:C_{FA}$]

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Характеристики гумусовой составляющей Сарыкульской палеопочвы
[Characteristics of humus component of Sarykul paleosols]

Глубина, см [Depth, cm]	Доля ГК в составе гумуса [HA share in humus content]	$C_{ГК}:C_{ФК}$ [$C_{HA}:C_{FA}$]	H:C	$E_4:E_6$	λ_{max}	M_1	α
0-10	47,8	1,90	0,89	3,45	490	501	0,89
10-20	50,6	1,86	0,92	3,49	504	501	0,97
20-30	53,2	1,93	0,95	3,52	482	493	0,91
40-50	52,2	1,88	0,96	3,44	495	502	0,87
50-60	46,2	1,71	0,90	3,45	497	500	0,79
60-70	47,9	1,52	0,86	3,42	497	499	1,10

Note: $E_4:E_6$ - Chromaticity coefficient; λ_{max} - wavelength of the peak position in the spectrum; M_1 - first moment-weighted average rate of fluorescence contour; (α) - coefficient -ratio of integral intensities at wavelengths in the regions of the maximum intensity of fluorescence in blue and red parts of the spectrum.

На основании установленной М.И. Дергачевой связи между соотношением структурообразующих элементов (Н:С) и периодом биологической активности (ПБА) [15, 22] выявлено, что полученные показатели соотношения величин Н:С гуминовых кислот палеопочв лежат в области значений периода биологической активности, характерных для современных лесостепных условий с черноземами выщелоченными (рис. 4).

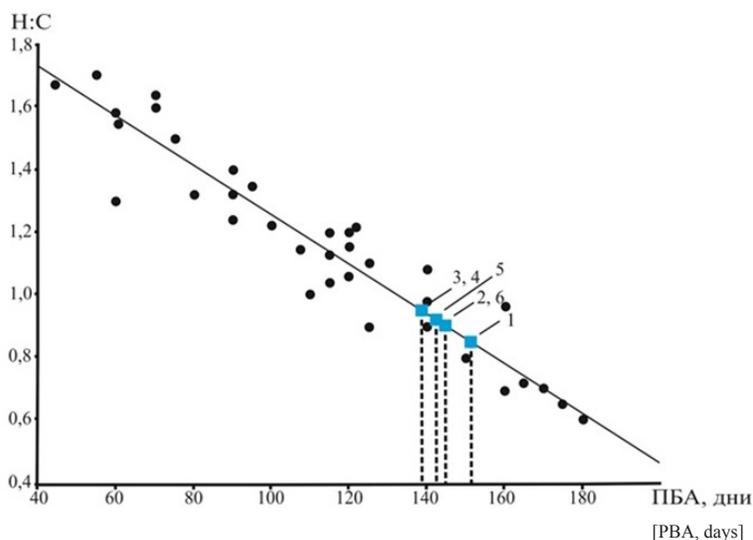


Рис. 5. Определение периода биологической активности по соотношению величин Н:С гуминовых кислот палеопочв. Обозначения: ГК горизонта [А] палеопочвы: глубина, см: 1 – 60–70; 2 – 50–60; 3 – 40–50; 4 – 20–30; 5 – 10–20; 6 – 0–10

[Fig. 5. Determination of the period of biological activity (PBA) by the ratio of H: C in humic acids of paleosols. Legend: HA of paleosol horizon [A]: depth, cm: 1 - 60-70; 2 - 50-60; 3 - 40-50; 4 - 20-30; 5 - 10-20; 6 - 0-10]

Заключение

Сарыкульские палеопочвы в отложениях Миасского карьера отличаются значительной мощностью гумусового горизонта и относительно высоким для плейстоценовых почв содержанием общего органического углерода. Особенности изменения с глубиной магнитной восприимчивости, содержания карбонатов и аморфного железа позволяют предполагать прохождение палеопочвами стадии относительно повышенного увлажнения. Соотношение основных компонентов гумуса Сарыкульских палеопочв лежит в пределах, характерных для черноземных почв, формирующихся в современных лесостепных условиях. Показатели элементного состава гуминовых кислот и их спектральные характеристики близки к таковым в современных черноземах выщелоченных, хотя свидетельствуют о возможности формирования гумусового горизонта в условиях меняющегося увлажнения.

Проведенная диагностика экологических условий формирования Сарыкульских палеопочв позволяет заключить, что климатические условия на границе раннего–среднего плейстоцена в пределах современной лесной зоны на Южном Урале были относительно теплыми, соответствующими лесостепным условиям. Представленные материалы могут способствовать установлению закономерностей изменения климата локальных территорий в контексте глобальных климатических трендов.

Литература

1. *Retallack G.J.* Soils of the past: an introduction to paleopedology. Blackwell, Oxford, UK. 2001. 600 p.
2. *Kitaba I., Harada M., Hyodo M., Katoh S., Sato H., Matsushita M.* MIS 21 and the Mid-Pleistocene Climate transition: climate and sea-level variation from a sediment core in Osaka Bay, Japan // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2011. Vol. 299. PP. 227–239.
3. *Hyodo M., Katoh S., Kitamura A., Takasaki K., Matsushita H., Kitaba I., Tanaka I., Nara M., Matsuzaki T., Dettman D.L., Okada M.* High resolution stratigraphy across the early-middle Pleistocene boundary from a core of the Kokumoto Formation at Tabuchi, Chiba Prefecture, Japan // *Quaternary International*. 2016. Vol. 397. PP. 16–26.
4. *Zeng L., Lu H., Yi S., Li Y., Lv A., Zhang W., Xu Z., Wu H., Feng H., Cui M.* New magnetostratigraphic and pedostratigraphic investigations of loess deposits in north-east China and their implications for regional environmental change during the Mid-Pleistocene climatic transition // *Journal of Quaternary Science*. 2016. Vol. 31, № 1. PP. 20–32.
5. *Морозова Т.Д.* Развитие почвенного покрова Европы в позднем плейстоцене. М. : Наука, 1981. 281 с.
6. *Сиренко Н.А., Турло С.И.* Развитие почв и растительности Украины в плиоцене и плейстоцене. Киев : Наук. думка, 1986. 186 с.
7. *Губин С.В., Луначев А.В.* Подходы к выделению и изучению погребенных почв в мерзлых толщах отложений ледового комплекса // *Криосфера Земли*. 2012. Т. XVI, № 2. С. 79–84.
8. *Rutter N.W., Velichko A.A., Dlussky K.G., Morozova T.D., Little E.C., Nechaev V.P., Evans M.E.* New insights on the loess/paleosol Quaternary stratigraphy from key sections in the U.S. Midwest // *Catena*. 2006. Vol. 67. PP. 15–34.
9. *Velichko A.A., Catto N.R., Kononov M.Yu., Morozova T.D., Novenko E.Yu., Panin P.G., Ryskov G.Ya., Semenov V.V., Timireva S.N., Titov V.V., Tesakov A.S.* Progressively cooler, drier interglacials in southern Russia through the Quaternary: Evidence from the Sea of Azov region // *Quaternary International*. 2009. Vol. 198. PP. 204–219.
10. *Bidegain J.C., Rico Y., Bartel A., Chaparro M.A.E., Jurado S.* Magnetic parameters reflecting pedogenesis in Pleistocene loess deposits of Argentina // *Quaternary International*. 2009. Vol. 209. PP. 175–186.
11. *Дергачева М.И.* Магнитная восприимчивость почв и ее использование в палеопочвоведении // *Палеопочвы, природная среда и методы их диагностики* / отв. ред. Г.В. Добровольский, М.И. Дергачева ; Институт почвоведения и агрохимии СО РАН; Институт водных и экологических проблем СО РАН ; Томский государственный университет. Новосибирск : ЗАО «ОФСЕТ», 2012. С. 163–172.
12. *Rusakov A., Nikonov A., Savelieva L., Simakova A., Sedov S., Maksimov F., Kuznetsov V., Savenko V., Starikova A., Korkka M., Titova D.* Landscape evolution in the periglacial zone of Eastern Europe since MIS5: Proxies from paleosols and sediments of the Cheremoshnik key site (Upper Volga, Russia) // *Quaternary International*. 2015. Vol. 365. PP. 26–41.

13. *Nawrocki J., Lanczont M., Rosowiecka O., Bogucki A.B.* Magnitostratigraphy of the loess-paleosol key Palaeolithic section at Korolevo (Transcarpatian, W. Ukraine) // *Quaternary International*. 2015. PP. 1–14.
14. *Дергачева М.И., Зыкина В.С.* Органическое вещество ископаемых почв. Новосибирск : Наука, 1988. 126 с.
15. *Дергачева М.И.* Гумусовая память почв // *Память почв: Почва как память биосферно-геосферно-антропоферных взаимодействий* / отв. ред. В.О. Таргульян, С.В. Горячкин. М. : Изд-во ЖКИ, 2008. С. 530–560.
16. *Dergacheva M.I.* Pedohumic method in paleoenvironmental reconstructions: an example from Middle Siberia // *Quaternary International*. 2003. Vol. 106–107. PP. 73–78.
17. *Dergacheva M., Fedeneva I., Bazhina N., Nekrasova O., Zenin V.* Shestakovo site of Western Siberia (Russia): pedogenic features, humic substances and paleoenvironment reconstructions for last 20–25 ka // *Quaternary International*. 2015. Vol. 420. PP. 199–207.
18. *Calderoni G., Schnitzer M.* Effects of age on the chemical structure of paleosol humic acids and fulvic acids // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1984. Vol. 48. PP. 2045–2051.
19. *Русанов А.М., Азишева С.Ю.* Экологические условия гумусообразования черноземов Урала // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2009. № 6 (112). С. 597–600.
20. *Азишева С.Ю.* Экология гумуса лесостепных и степных почв Урала (Оренбургского Предуралья) // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2011. № 12 (131). С. 16–18.
21. *Дергачева М.И., Некрасова О.А., Васильева Д.И., Фадеева В.П.* Элементный состав гуминовых кислот целинных черноземов разных условий формирования // *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2012. № 10 (146). С. 90–96.
22. *Дергачева М.И., Некрасова О.А., Оконешикова М.В., Васильева Д.И., Гаврилов Д.А., Очур К.О., Ондар Е.Э.* Соотношение элементов в гуминовых кислотах как источник информации о природной среде формирования почв // *Сибирский экологический журнал*. 2012. № 5. С. 667–676.
23. *Некрасова О.А.* Элементный состав гуминовых кислот южнотаежных почв Среднего Урала и прилегающих территорий // *Вестник КрасГАУ*. 2013. Вып. 3. С. 23–28.
24. *Стефановский В.В.* Плиоцен и квартал Восточного склона Урала и Зауралья. Екатеринбург : Изд-во ИГГ УрО РАН, 2006. 223 с.
25. *Dergacheva M., Nekrasova O., Uchaev A., Bazhina N.* Sarykul paleosol in Southern Urals sediments (Russia) // *Quaternary International*. 2015. Vol. 420. PP. 90–100.
26. *Куликов П.В.* Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 2010. 969 с.
27. *CLIMATE-DATE.ORG.* Климат: Миасс. URL: <http://ru.climate-data.org/location/1843/> (дата обращения: 20.09.2016).
28. *Качинский Н.А.* Механический и микроагрегатный состав почвы, методы его изучения. М. : АН СССР, 1958. 192 с.
29. *Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М. : Изд-во Моск. унта, 1970. 487 с.
30. *Теория и практика химического анализа почв* / ред. Л.А. Воробьева. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
31. *Пономарева В.В., Плотникова Т.А.* Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах (минеральных и торфяных). Л. : Наука, 1975. 106 с.
32. *Welte E.* Neuere Ergebnisse der Humusforschung // *Angev. Chem*. 1955. Vol. 67, № 5. PP. 153–155.
33. *Mullins C.E.* Magnetic Susceptibility of Soil and its Significance in Soil Science – a Review // *Journal of Soil Science*. 1977. Vol. 28. PP. 223–246.

34. Бабанин В.Ф., Трухин В.И., Карпачевский Л.О., Иванов А.В., Морозов В.В. Магнетизм почв. М. : Ярославль, 1995. 223 с.
35. Дергачева М.И. Археологическое почвоведение. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1997. 228 с.
36. Дергачева М.И. Методы почвоведения в археологических исследованиях. Новосибирск : Изд-во НГУ, 2007. 97 с.
37. Зонн С.В. Железо в почвах (генетические и географические объекты). М. : Наука, 1982. 208 с.

*Поступила в редакцию 29.10.2016 г.; повторно 15.11.2016 г.;
принята 18.11.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.*

Авторский коллектив:

Некрасова Ольга Анатольевна – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии, Институт естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина (620002, г. Екатеринбург, Россия, ул. Мира, 19).

E-mail: o_nekr@mail.ru

Дергачева Мария Ивановна – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (630090, г. Новосибирск, Россия, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).

E-mail: mid555@yandex.com

Учаев Антон Павлович – ассистент кафедры экологии, Институт естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина (620002, г. Екатеринбург, Россия, ул. Мира, 19).

E-mail: uchaev89@inbox.ru

Бажина Наталья Леонидовна – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (630090, г. Новосибирск, Россия, пр. Академика Лаврентьева, 8/2).

E-mail: natasha-bazhina@mail.ru

Nekrasova OA, Dergacheva MI, Uchaev AP, Bazhina NL. Sarykul paleosols of the Miass quarry (Southern Urals) from the standpoint of paleopedology. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):6-20. doi: 10.17223/19988591/36/1 In Russian, English summary

Olga A. Nekrasova¹, Maria I. Dergacheva², Anton P. Uchaev¹, Natalia L. Bazhina²

¹*Ural Federal University named after the First President of Russia BN Yeltsin, Yekaterinburg, Russian Federation*

²*Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

Sarykul paleosols of the Miass quarry (Southern Urals) from the standpoint of paleopedology

To study ancient soils is significant for reconstructing the retrospective trends of climate change. This essential problem requires the involvement of regional materials, synthesis of which will ultimately facilitate identification of natural and anthropogenic components of global climate change. The aim of our research was to show the uniqueness of the Southern Urals Sarykul paleosols from the standpoint of paleopedology for further placing them in the system of uneven-aged soils of the Urals.

The objects of the study were paleosols in the Miass quarry, located in the Eastern foothills of the Southern Urals (55°04'38"N 60°07'47"E). Sarykul paleosols are morphologically similar, so only paleosols from two sections (2-013 and 9-014) were subject to analytical study. We studied basic physico-chemical characteristics as well as the composition, the ratio of humic substances and their spectral properties (See Tables).

We obtained similar values of the medium reaction, the content of exchangeable bases with a predominance of calcium over magnesium and high content of the latter, as well

as a relatively high content of amorphous iron in the considered soils. We did not reveal redistribution of clay fraction in the soil profile. Humus horizons of the paleosols are close in magnetic susceptibility - one of the soil integral indicators. The non-parallel change in the magnetic susceptibility and the content of total organic carbon with the depth in both paleosols, the low carbonate content and even their absence in [B] horizons, and a relatively high content of amorphous iron allows us thinking that the soil passed the stage of relatively high humidity. Group humus composition of paleosol is characterized as typical for modern Chernozem soil: humic acids have the largest proportion of calcium humates and predominate over fulvic acids. Data characterizing the elemental composition of humic acids and their spectral characteristics of [A] horizon indicate the possibility of humus horizon formation under the conditions of changing hydration. Data of H: C ratio in paleosol humic acids lies in the ranges of values of the period of biological activity specific to the modern forest-steppe conditions with the leached Chernozem. Diagnostics of environmental conditions of the formation period of Sarykul paleosols allows making conclusion that the climate conditions at the boundary between early and middle Pleistocene within the modern forest zone in the Southern Urals were relatively warm, corresponding to the forest-steppe conditions. The presented data may help establish patterns of climate change in local areas in the context of global climate trends.

Funding: This research at Ural Federal University was supported by the competitiveness improvement program (SC 02.A03.21.0006)

The article contains 5 Figures, 2 Tables, 37 References.

Key words: paleoenvironment; Pleistocene; humus; humic acids.

References

1. Retallack GJ. Soils of the past: an introduction to paleopedology. 2nd edition. Oxford, UK: Blackwell, 2001. 600 p.
2. Kitaba I, Harada M, Hyodo M, Katoh S, Sato H, Matsushita M. Mis 21 and the Mid-Pleistocene climate transition: Climate and sea-level variation from a sediment core in Osaka Bay, Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2011;299(1-2):227-239. doi: [10.1016/j.palaeo.2010.11.004](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.11.004)
3. Hyodo M, Katoh S, Kitamura A, Takasaki K, Matsushita H, Kitaba I, Tanaka I, Nara M, Matsuzaki T, Dettman DL, Okada M. High resolution stratigraphy across the early-middle Pleistocene boundary from a core of the Kokumoto Formation at Tabuchi, Chiba Prefecture, Japan. *Quaternary International*. 2016;397:16-26. doi: [10.1016/j.quaint.2015.03.031](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.03.031)
4. Zeng L, Lu H, Yi S, Li Y, Lv A, Zhang W, Xu Z, Wu H, Feng H, Cui M. New magnetostratigraphic and pedostratigraphic investigations of loess deposits in northeast China and their implications for regional environmental change during the Mid-Pleistocene climatic transition. *Journal of Quaternary science*. 2016;31(1):20-32. doi: [10.1002/jqs.2829](https://doi.org/10.1002/jqs.2829)
5. Morozova TD. Razvitie pochvennogo pokrova Evropy v pozdnem pleystotsene [Development of soil cover in Europe in the Pleistocene]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 281 p. In Russian
6. Sirenko NA, Turlo SI. Razvitie pochv i rastitel'nosti Ukrainy v pliocene i pleystotsene [Development of soils and vegetation of Ukraine in the Pliocene and the Pleistocene]. Kiev: Nauk. dumka Publ.; 1986. 186 p. In Russian
7. Gubin SV, Lupachev AV. Approaches to determination and investigation of soils buried in ice complex deposits. *Kriosfera Zemli*. 2012; XVI(2):79-84. In Russian
8. Rutter NW, Velichko AA, Dlussky KG, Morozova TD, Little EC, Nechaev VP, Evans ME. New insights on the loess/paleosol Quaternary stratigraphy from key sections in the U.S. Midwest. *Catena*. 2006;67(1):15-34. doi: [10.1016/j.catena.2006.02.002](https://doi.org/10.1016/j.catena.2006.02.002)
9. Velichko AA, Catto NR, Kononov MYu, Morozova TD, Novenko EYu, Panin PG, Ryskov GYa, Semenov VV, Timireva SN, Titov VV, Tesakov AS. Progressively cooler, drier

- interglacials in southern Russia through the Quaternary: Evidence from the Sea of Azov region. *Quaternary International*. 200;198(1-2):204-219. doi: [10.1016/j.quaint.2008.06.005](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.06.005)
10. Bidegain JC, Rico Y, Bartel A, Chaparro MAE, Jurado S. Magnetic parameters reflecting pedogenesis in Pleistocene loess deposits of Argentina. *Quaternary International*. 2009;209(1-2):175-186. doi: [10.1016/j.quaint.2009.06.024](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.06.024)
 11. Dergacheva MI. Magnitnaya vospriimchivost' pochv i ee ispol'zovanie v paleopochvovedenii [The magnetic susceptibility of soils and its use in paleopedology]. In: *Paleopochvy, prirodnyaya sreda i metody ikh diagnostiki* [Paleosols, environment and their diagnosis methods]. Dobrovolski GV, Dergacheva MI, editors. Novosibirsk: ZAO OFSET Publ.; 2012. pp. 163-172. In Russian
 12. Rusakov A, Nikonov A, Savelieva L, Simakova A, Sedov S, Maksimov F, Kuznetsov V, Savenko V, Starikova A, Korkka M, Titova D. Landscape evolution in the periglacial zone of Eastern Europe since MIS5: Proxies from paleosols and sediments of the Cheremoshnik key site (Upper Volga, Russia). *Quaternary International*. 2015;365:26-41. doi: [10.1016/j.quaint.2014.09.029](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.09.029)
 13. Nawrocki J, Lanczont M, Rosowiecka O, Bogucki AB. Magnitostratigraphy of the loess-paleosol key Palaeolithic section at Korolevo (Transcarpatian, W. Ukraine). *Quaternary International*. 2015;399:72-85. doi: [10.1016/j.quaint.2014.12.063](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.12.063)
 14. Dergacheva MI, Zykina VS. Organicheskoe veshchestvo iskopaemykh pochv [Organic substance of fossilized soils]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1988. 126 p. In Russian
 15. Dergacheva MI. Humus as a Carrier of Soil Memory. In: *Soil Memory: Soil as a Memory of Biosphere-Geosphere-Anthroposphere Interactions*. Targulian VO, Goryachkin SV, editors. Moscow: LKI Publ.; 2008. pp. 530-560. In Russian, English summary
 16. Dergacheva MI. Pedohumic method in paleoenvironmental reconstructions: an example from Middle Siberia. *Quaternary International*. 2003;106-107:73-78.
 17. Dergacheva M, Fedeneva I, Bazhina N, Nekrasova O, Zenin V. Shestakovo site of Western Siberia (Russia): pedogenic features, humic substances and paleoenvironment reconstructions for last 20-25 ka. *Quaternary International*. 2015;420:199-207. doi: [10.1016/j.quaint.2015.10.087](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.087)
 18. Calderoni G, Schnitzer M. Effects of age on the chemical structure of paleosol humic acids and fulvic acids. *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1984;48:2045-2051. doi: [10.1016/0016-7037\(84\)90385-5](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90385-5)
 19. Rusanov AM, Agisheva SYu. Ekologicheskie usloviya gumusobrazovaniya chernozemov Urala [Environmental conditions of humusforming in Ural chernozems]. *Vestnik of the Orenburg State University*. 2009;6(112):597-600. In Russian
 20. Agisheva SYu. Ecology of the humus of forest-steppe and steppe soils of Ural. *Vestnik of the Orenburg State University*. 2011;12(131):16-18. In Russian
 21. Dergacheva MI, Nekrasova OA, Vasil'eva DI, Fadeeva VP. Humic acid elemental composition of different formation condition virgin chernozems. *Vestnik of the Orenburg State University*. 2012;10(146):90-96. In Russian
 22. Dergacheva MI, Nekrasova OA, Okoneshnikova MV, Vasil'eva DI, Gavrilov DA, Ochur KO, Ondar EE. Ratio of elements in humic acids as a source of information on the environment of soil formation. *Contemporary Problems of Ecology*. 2012;5:497-504. doi: [10.1134/S1995425512050022](https://doi.org/10.1134/S1995425512050022)
 23. Nekrasova OA. The humic acid element composition of Central Ural south taiga soils and adjacent territories. *The Bulletin of KrasGAU*. 2013;3:23-28. In Russian
 24. Stefanovskiy VV. Pliotsen i kvarter Vostochnogo sklona Urala i Zaural'ya [The Pliocene and Quarter of the Eastern slope of the Urals and Trans-Urals]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2006. 223 p. In Russian
 25. Dergacheva M, Nekrasova O, Uchaeva A, Bazhina N. Sarykul paleosol in Southern Urals sediments (Russia). *Quaternary International*. 2015;420:90-100. doi: [10.1016/j.quaint.2015.10.075](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.075)

26. Kulikov PV. Opredelitel' sosudistykh rasteniy Chelyabinskoy oblasti [The Vascular plants of the Chelyabinsk region]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2010. 969 p. In Russian
27. CLIMATE-DATE. ORG. Climate: Miass [Electronic resource]. <http://ru.climate-data.org/location/1843/> Date of the application: 20.09.2016
28. Kaczynski NA. Mekhanicheskiy i mikroagregatnyy sostav pochvy, metody ego izucheniya [Mechanical and microaggregational soil composition, methods of its study]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1958. 192 p. In Russian
29. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [A Guide to Chemical analysis of soils]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1970. 487 p. In Russian
30. *Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* [Theory and practice of soil chemical analysis]. Vorob'eva LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
31. Ponomareva VV, Plotnikova TA. Metodicheskie ukazaniya po opredeleniyu sodержaniya i sostava gumusa v pochvakh (mineral'nykh i torfyanykh) [Methodical instructions for determining the content and composition of humus in soils (mineral and peat)]. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 106 p. In Russian
32. Welte E. Neuere Ergebnisse der Humusforschung. *Angev. Chem.* 1955;67(5):153-155. In German
33. Mullins CE. Magnetic susceptibility of soil and its significance in soil science - A Review. *Journal of Soil Science.* 1977;28:223-246.
34. Babanin VF, Trukhin VI, Karpachevskiy LO, Ivanov AV, Morozov VV. Magnetizm pochv [Soil magnetism]. Moscow: Yaroslavl' Publ.; 1995. 223 p. In Russian
35. Dergacheva MI. Archaeological pedology. Novosibirsk: SB RAS Publ.; 1997. 228 p. In Russian, English summary
36. Dergacheva MI. Metody pochvovedeniya v arkhеologicheskikh issledovaniyakh [Methods of soil science in archaeological research]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 2007. 97 p. In Russian
37. Zonn SV. Zhelezo v pochvakh (geneticheskie i geograficheskie aspekty) [Iron in soils: Genetic and geographical aspects]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 208 p. In Russian

*Received 29 October 2016; Revised 15 November 2016;
Accepted 18 November 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Nekrasova Olga A, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Prof., Department of Ecology, Institute of Natural Sciences and Mathematics, Ural Federal University named after the First President of Russia BN Yeltsin, 19 Mira Str., Yekaterinburg 620002, Russian Federation.

E-mail: o_nekr@mail.ru

Dergacheva Maria I, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Lavrentieva Ave, Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: mid555@yandex.com

Uchaev Anton P, Assistant, Department of Ecology, Institute of Natural Sciences and Mathematics, Ural Federal University named after the First President of Russia BN Yeltsin, 19 Mira Str., Yekaterinburg 620002, Russian Federation.

E-mail: uchaev89@inbox.ru

Bazina Natalia L, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Lavrentieva Ave, Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: natasha-bazhina@mail.ru

УДК 631.4

doi: 10.17223/19988591/36/2

SS Ryazanov, IA Sahabiev

*Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use,
Tatarstan Academy of Sciences, Kazan, Russian Federation*

Comparison of terrain-based drift models to improve the quality of soil predictive mapping at a field scale

The ecological, economic, and agricultural benefits of accurate interpolation of spatial distribution patterns of soil properties are well recognized. In the present study different approaches to build the drift model for the regression kriging are analyzed and compared for estimating the spatial variation of humus and physical clay at soil depth (0-20 cm) in Tatarstan, Russian Federation. The soil sampling was performed according to an agrochemical sampling design: the field was divided into 60 sections; within each section 12-15 sampling points were taken using a hand auger at the depth of 10-20 cm to produce one mixed sample. Three terrain-based drift models: principal component regression (PCR), partial least squares (PLS), and random forest were used to predict the spatial distribution of humus and physical clay. Cross-validation was applied to evaluate the accuracy of interpolation methods through mean error (ME), root mean square error (RMSE), root mean square standardized error (RMSSE), and ratio of the observed and the predicted variances (RVar). The results indicate that ordinary kriging (OK) is superior when the data have strong spatial dependence. But in other cases, the PLS approach had the best prediction performance.

The article contains 4 Figures, 5 Tables, 29 References.

Keywords: spatial interpolation; prediction; geostatistics; regression kriging; humus; physical clay.

Introduction

Spatial variability of soil properties is an important indicator of soil quality, and it is important in ecological modeling, environmental prediction, precision agriculture, and natural resource management [1]. Revealing the characteristics of spatial patterns will provide the basis for evaluating soil fertility, and assist in the development of sound agricultural management policies. So, there is a need for adequate information about spatio-temporal behavior of soil properties over a region and accurate interpolation at unsampled locations is needed for better planning and management.

In general, there are two major approaches to predict soil properties at unsampled location. Methods of “classic” statistics use linear and non-linear regression models to predict dependent variable using auxiliary data. Remote sensing data, topographic and morphologic attributes, climate, land-use and

geology are auxiliary parameters commonly used for the calibration of predictive models. For example, Rodriguez-Lado and Martinez-Cortizas used multiple linear regression, e.g. principal component regression and partial least squares, for modeling and mapping organic carbon content of topsoil using climatic and geological data as independent variables [2].

The second approach is geostatistics, which has been rapidly developing for last decades [3; 4]. Geostatistics is an efficient method for studying spatial allocation of soil characteristics and their inconsistency and reducing the variance of assessment error and execution costs [5]. Geostatistical methods model the local uncertainty about the attribute value at any particular location through the set of possible realizations of the random variable at that location [6]. Earlier researchers, who applied geospatial techniques to evaluate geographical changeability of soil characteristics, reported that ordinary kriging in most cases was the best method for prediction of the spatial distribution of soil properties [7; 8].

And there is the third, hybrid approach that uses advantages of the first two. And the typical example is regression kriging (RK) that uses regression models to explain deterministic part of spatial variation using auxiliary data and kriging technique to interpolate the residuary, stochastic part of spatial variation. In RK, the deterministic part can be explained using various statistical techniques. Many authors suggest the relative accuracy advantage of the RK compared to OK, and this prediction performance depends on the relationship between the target variable and the explanatory co-variables [9; 10]. The present study was undertaken to compare the accuracy of various approaches to model the deterministic part of regression kriging.

Materials and methods

2.1. Study area and sampling design

The study was carried out in the national crop testing field (CTF) that is located in the southeastern part of the Republic of Tatarstan (Russian Federation, 55°05'56.0"N 52°02'24.0"E). The relief of the field is flat in the northern part and changes to the gentle slope in the southern and south-eastern parts. The soil cover is represented by leached, silt loamy chernozems with varying rates of erosion. The most eroded chernozem is located in the eastern and south-eastern parts of the field. The soft eroded soils are located in the northern part of the CTF. Parent rocks are represented by fine loamy and clayey calcareous deluvium, underlined by the ancient alluvial deposits in the eastern part. Particle size distribution, according to the Russian classification by NA Kachinsky, is fine loamy [11].

The soil sampling was performed according to an agrochemical sampling design: the field was divided into 60 sections; within each section 12-15 sampling points were taken using a hand auger at the depth of 10-20 cm to produce one mixed sample (Fig. 1).

For geostatistical analysis the mixed samples were georeferenced into centers of the corresponding sections. The following soil properties were measured: humus

content by the Tyurin method and the particle size distribution by the Kachinsky-Robinson-Kehl pipet method [12]. As an indicator of the particle size distribution, the sum of particles <0.01 mm was used. In Russian classification, this range of particle sizes is called “physical clay”, and this term is used henceforward.

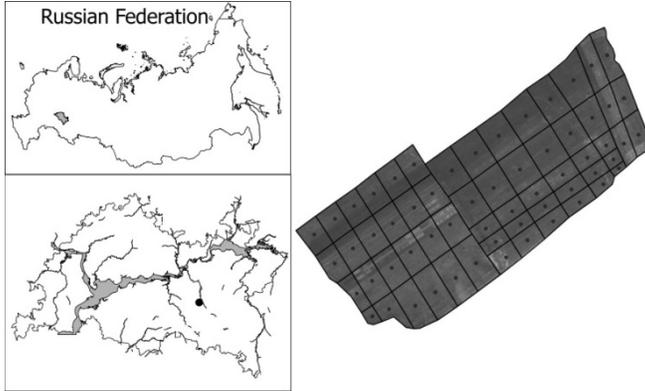


Fig.1. Study area showing the location of the sampling points

2.2. Terrain variables

Terrain analysis was based on a 30-m grid digital elevation model (DEM). In order to model the distribution of soil properties, we considered a set of 34 GIS-based geographic covariates in the form of raster maps. As many terrain indices as possible were calculated because a large set of predictors can compensate unaccounted variables [13]. A full set of used terrain indices can be found in Fig 3. All terrain variables were averaged within the section of the mixed sample. The terrain analysis was performed using SAGA GIS software [14].

2.3. Interpolation techniques

2.3.1. Ordinary kriging

OK is a geostatistical interpolator of the kriging family. Here the predictions are based on the model:

$$Z(s) = \mu + \varepsilon'(s), \quad (1)$$

where μ is the stationary mean of the local neighborhood; $\varepsilon'(s)$ is the spatially correlated stochastic part of variation [6].

The spatial structure is quantified by the experimental variogram, which is the plot of the semivariance $\gamma(h)$ against the distance between points. Semivariance is an important concept in geostatistics; it represents the differences between the neighboring values:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2} E[(z(s_i) - z(s_i + h))^2], \quad (2)$$

where $z(s_i)$ is the value of a target variable at a sampled location, $z(s_i+h)$ is the value of the neighbor at distance h [15].

The kriging procedure gives weightings to sample data based on the relationship between distance and semivariance [16]. The ordinary kriging results were used as a baseline to assess the performance of other interpolation techniques.

2.3.2. RK with Principal Component Regression

The regression kriging is similar to OK and the main difference is that the stationary mean is replaced with a linear function of secondary variables. These secondary variables should be available at all primary data points and at all points of the region of interest [17].

$$Z(s) = m(s) + \varepsilon'(s) + \varepsilon'' \quad (3)$$

In the regression kriging the drift function and residuals can be fitted separately and then summed afterwards [18; 19]. Because of this appears a big advantage of the RK over other methods of spatial interpolation: it can be easily combined with different statistical modeling techniques [20].

Hengl et al. proposed a generic framework for spatial interpolation based on regression kriging [21]. This approach predicts a soil property at unvisited location by summing the predicted drift $m(s)$ and residuals that are interpolated using ordinary kriging. In this article the different drift modeling approaches were used.

During the calibration of linear models, multicollinearity often occurs when using a large set of auxiliary data, leading to problems of overfitting. PCR was proposed as an effective technique when the evidence of multicollinearity exists. The principal component regression approach is based on the principal component analysis. It involves the summarizing of auxiliary data into new uncorrelated principal components, and then using these components as the predictors in a linear regression model that is fit using least squares [22]. These components are linear combinations of the original covariates, and retain the maximum amount of their variability. Then, the scores from the PCA decomposition are regressed onto the response data for prediction purposes.

2.3.3. RK with Partial Least Squares

Partial Least Squares is a technique similar to PCR. Like PCR, PLS combines features from principal component analysis and multiple linear regression. But PLS uses the response in order to identify new components that not only approximate the auxiliary data well, but are also related to the response [23].

2.3.4. RK with Random Forest

Random Forest (RF) is the special case of bootstrap aggregation of regression trees. In RF, a number of regression trees are built on bootstrapped training samples. When building these decision trees, each time a split in a tree is considered, a

random sample of m predictors is chosen as split candidates from the full set of p predictors. The split is allowed to use only one of those sampled predictors [22]. This tweak decorrelates the bootstrapped regression trees and makes the average of the resulting trees less variable and more reliable. The optimal value of m was chosen with respect to the Out-of-Bag error estimate [24].

2.4. Accuracy assessment

The spatial interpolation models were compared using leave-one-out cross-validation (LOOCV). In LOOCV each sampling point o_i is removed sequentially. The spatial interpolation model is fit on $n-1$ observation, and a prediction p_i is made for the excluded observation, using its X values. Several error measurements were calculated using the difference $o_i - p_i$:

Mean error is given by

$$ME = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (p_i - o_i) \quad (7)$$

Root mean square error is given by

$$RMSE = \left[\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (p_i - o_i)^2 \right]^{1/2} \quad (8)$$

Root mean square standardized error is given by

$$RMSSE = \left[\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (p_{si} - o_{si})^2 \right]^{1/2} \quad (9)$$

Ratio of the observed and the predicted variances is given by

$$RVar = \frac{Var[p]}{Var[o]} \quad (10)$$

Li and Heap made a review of several criteria for using error measurements to judge the performance of the spatial interpolation methods [25]. The model is better if ME is closer to zero and RMSE is smaller. RMSSE should be close to 1. If $RMSSE > 1$, the method underestimates the depended variable, and if $RMSSE < 1$, it overestimates the depended variable. The closer RVar is to 1, the better the ability of a spatial interpolation method to preserve the observed variance.

2.5. Software

All statistical analyses here presented were performed within the statistical environment R [26]. The PCR and PLS approaches were performed using the “pls” package [27]. The random forest models were fitted using the “randomForest” package [28].

Results and discussion

3.1. Spatial structure of the raw data

The investigated field was characterized by a high content of humus with high variability. The density function skewed toward higher values. The particle size distribution of the topsoil was fine loamy with a low coefficient of variation (Table 1). Both, humus and physical clay content, had nonnormal distribution of values, but, because of no effect on the experimental variograms, no data transformation were performed.

Table 1

Summary statistics of raw data

Variable	min	Mean	Median	max	var	skewness	kurtosis
Humus	3.95	6.86	6.87	8.05	0.73	-0.84	3.72
Ph. clay	35.47	50.72	52.93	58.17	28.37	-1.21	3.53

The presence of spatial anisotropy was assessed using the variogram maps and directional variograms with a horizontal tolerance of $\pm 20^\circ$. Parameters of the fitted variogram models are presented in Table 2.

Table 2

Parameters of the fitted variogram models

Variable	Model	SSErr	Range	C0	C1	C0+C1	C0/(C0+C1)
Raw data							
Humus	Sph	4.6E-05	800.5*	0.03	0.59	0.6	0.05
Ph. clay	Sph	3.9E-02	791.9	16.36	11.55	27.9	0.59
PCR residuals							
Humus	Sph	1.7E-07	307.0	0.12	0.19	0.3	0.38
Ph. clay	Nug	-	-	14.50	-	-	1
PLS residuals							
Humus	Sph	2.0E-07	296.5	0.13	0.16	0.3	0.45
Ph. clay	Nug	-	-	7.90	-	-	1
Random Forest residuals							
Humus	Sph	3.1E-06	205.6	0.17	0.14	0.3	0.54
Ph. clay	Nug	-	-	16.00	-	-	1

* The range for the main direction (45°).

The spatial structure of the humus content showed the presence of a geometric anisotropy, the direction of which corresponds to the sampling grid orientation (45°). The autocorrelation range in a minor direction (315°) is 0.6 times less. The nugget/sill ratio showed the high spatial dependence of the humus values [29]. The physical clay content had an isotropic spatial structure with a medium spatial dependence. The fitted variograms were used to perform the ordinary kriging interpolation (Fig. 4, *a, b*).

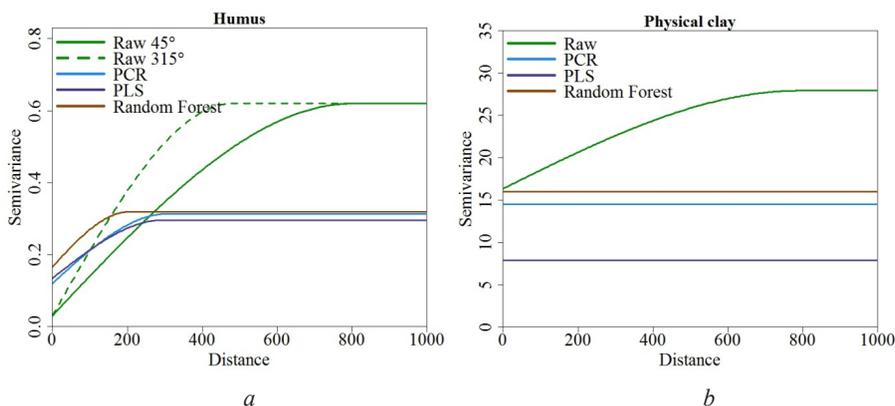


Fig. 2. The fitted variogram models. Green line - Raw data; blue - Residuals after the PCR; purple - Residuals after the PLS; brown - Residuals after the random forest

3.2. RK with Principal Component Regression

The principal component analysis effectively deals with high collinearity in high dimensional data. After the PCA, seven principal components (PC) with the cumulative proportion of variance of 93% were selected for the following regression modeling. The number of PCs was selected using the screeplot. The regression models were fitted on the principal components using the forward stepwise selection approach, therefore only significant PCs were included. As shown in Table 3, the first two PCs explained 54% of the humus variation; and the first, the second and the fourth PC explained 47% of the physical clay variation.

Table 3

Parameters of the PCR models

Response	Explanatory	Coefficient	Adj. R-sq.
Humus	Intercept	6.86	0.54
	PC1	0.09	
	PC2	0.18	
Ph. Clay	Intercept	50.72	0.47
	PC1	0.40	
	PC2	0.99	
	PC4	-1.14	

Inclusion of the terrain variables into the model of regionalization explained the part of spatial variation of the response, which was reflected on the experimental variograms of the model residuals (Fig. 2, a). The PCR drift model eliminated the geometric anisotropy and reduced the autocorrelation range and the overall spatial dependence of the humus values (Table 2). In the case of physical clay, relief-based PCR model fully explained the spatially dependent variation. The resultant variogram had a pure "nugget-effect" form (Fig. 2, b). The final humus

and physical clay maps were produced as the sum of the PCR function and the interpolated residuals (Fig. 4, *c*, *d*).

3.3. RK with Partial Least Squares

Like PCR, partial least squares compute the latent vectors (LV) which are linear combinations of the original predictors. The number of LV was determined by the RMSE, obtained by leave-one-out cross-validation. The lowest cross-validation error occurred when only one LV was used to predict the humus content and when six LVs was used to predict the physical clay content. In comparison with PCR, the PLS models explained higher amount of the response variations (Table 4). This is because the PLS, in contrast to PCR, searches for directions that explain variance in both the predictors and the response.

Table 4

Parameters of the PLS models

Response	Explanatory	Coefficient	Adj. R-sq.
Humus	intercept	6.86	0.57
	LV1	0.21	
Ph. Clay	intercept	50.72	0.69
	LV1	1.17	
	LV2	1.11	
	LV3	0.38	
	LV4	0.98	
	LV5	0.95	
	LV6	1.94	

The PLS drift models was also reflected on the experimental variograms of the residuals. When compared with the variograms of the PCR residuals a strong decrease in the random spatial variability was observed.

3.4. RK with Random Forest

The random forest regression was performed with 10000 bagging sampling iterations, to ensure that every input row got predicted at least a few times. The number of variables randomly sampled as candidates at each split was set to 11.

The results of the random forest technique is less interpretable than the results of ordinary regression trees, nevertheless it is possible to obtain an overall summary of the importance of each predictor (Fig. 3). The variable importance graph shows the total decrease in node impurities from splitting on the variable, averaged over all trees. Impurity was measured as the total amount that the RSS was decreased due to splits over a given predictor, averaged over all 10000 trees.

The residuals showed large variances relatively to the over drift modeling approaches (Table 2). Random Forest drift model effectively eliminated the spatial dependence of the physical clay data. It also resulted in a great explanation of the spatial dependence of the humus (Fig 2).

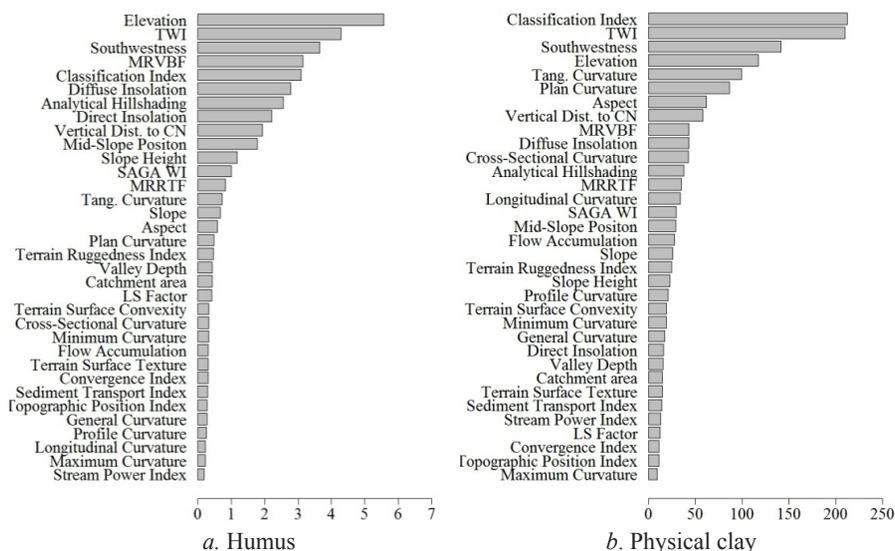


Fig. 3. Variable importance as measured by a random forest

3.8. Performance of spatial interpolation approaches

Because of the lack of additional sampling points, the accuracy of the interpolation approaches was assessed using internal cross-validation. By the ratio of the predicted and the observed variance of the physical clay, there was a doubling of the preserved variability in the case of PCR, relative to the ordinary kriging. The PLS drift model with the regression kriging showed the best ability to preserve the observed variance (Table 5). Inclusion of the relief information conversely smoothed the variability of the humus values.

Table 5

Cross-validation results

Variable	ME	RMSE	RMSSE	RVar
OK				
Humus	-0.015	0.476	0.579	0.626
Ph. Clay	0.007	4.104	0.837	0.257
PCR+RK				
Humus	-0.005	0.513	0.632	0.622
Ph. Clay	-0.024	4.017	0.828	0.494
PLS+RK				
Humus	-0.006	0.543	0.674	0.607
Ph. Clay	0.024	3.994	0.778	0.841
randomforest+RK				
Humus	-0.004	0.574	0.719	0.586
Ph. Clay	0.062	3.981	0.818	0.368

In the case of humus all methods overestimated the observed values, and the bias reduces in the following order: OK>PLS>PCR>RF. But all the drift-models increased the RMSE of the predictions.

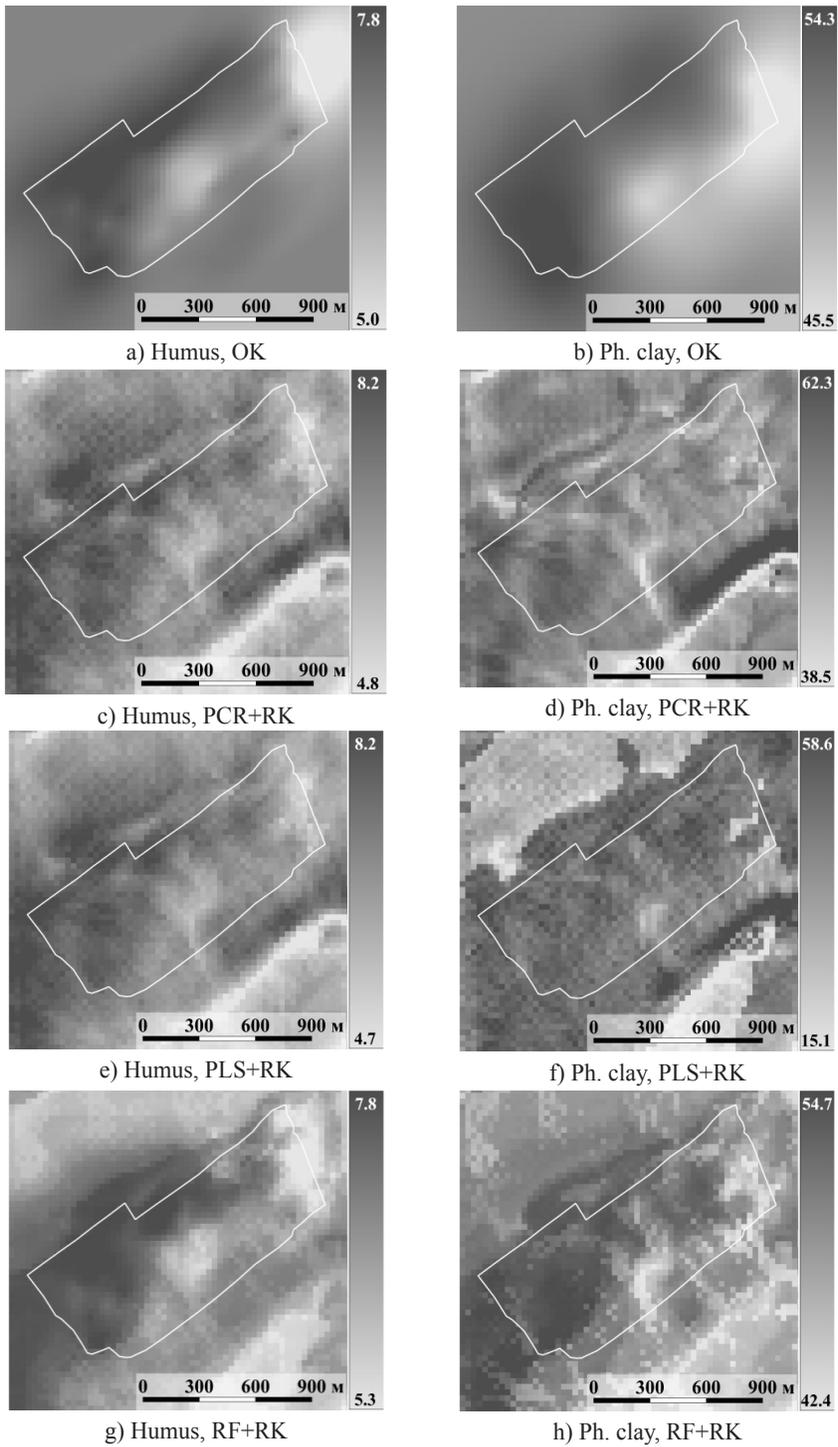


Fig. 4. Interpolated maps with different drift models

In the case of the physical clay, the highest bias observed for the random forest drift model, and the lowest for the OK model. Root mean square error reduced in the order: OK>PCR >PLS>RF, although the OK showed the lowest overestimation rate.

Although, the RF approach showed the lowest RMSE, the interpolated map obtained by this method was very noisy (Fig. 4, *h*). In contrast, the OK produced a very smoothed surface with the lowest ratio of preserved variance. This is a well-known feature of the OK interpolator in the presence of strong “nugget effect”. Apparently, the PLS was the best approach to predict the physical clay content. With only slight increase in bias, the PLS prediction had the highest RVar and the second lowest error rate. Withal, the PLS residuals showed the lowest random variation among the five methods (Fig. 2, *b*). The map, obtained by the PLS was not so noisy as the RF case and contained a well-detailed spatial variation related to the terrain.

The raw humus data had very low “nugget effect” and very strong spatial dependence (Fig. 2, *a*). Inclusion of the drift models, cleared the spatial dependence and removed the geometric anisotropy, but, at the same time, the residuals of the all three drift models showed the higher amount of random, unexplained variation. This explained the highest performance of the OK method, which showed the highest amount of the preserved variance, and the lowest RMSE. Because of accurate variogram modeling, the humus map, interpolated by the OK, contained information about local variation (Fig. 4, *a*). The maps, produced by the regression kriging with terrain-based drift model, can still be useful, as they well reflected the humus erosion path in the central part of the field (Fig. 4, *c, e, g*).

Conclusion

The study shows that OK interpolator is superior than regression kriging with various drift models if the original data have a strong spatial dependence with low rate of “nugget effect”. And vice versa, if the data have high amount of random variation, the inclusion of auxiliary data can increase the prediction performance. Among the three drift models, the PLS method is the most optimal to use within regression kriging. A set of significant auxiliary variables and corresponding parameters of the relief models is unique for different mapping sites and depends on the content and spatial structure of the target soil property, terrain heterogeneity of the field, etc. Nevertheless, our findings on the performance of the interpolation techniques are applicable for other sites. Finally, the results guide to the amplification of trustworthy maps of soil properties which can significantly contribute to proper application of agricultural modeling.

References

1. Wei JB, Xiao DN, Zeng H, Fu YK. Spatial variability of soil properties in relation to land use and topography in a typical small watershed of the black soil region, northern China. *Environ Geol.* 2008;53:1663-1672. doi: [10.1007/s00254-007-0773-z](https://doi.org/10.1007/s00254-007-0773-z)

2. Rodriques-Lado L, Martinez-Cortizas A. Modelling and mapping organic carbon content of topsoil in an Atlantic area of southwestern Europe (Galicia, NW-Spain). *Geoderma*. 2015;245-246:65-73. doi: [10.1016/j.geoderma.2015.01.015](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.01.015)
3. McBratney AB, Mendoca Santos ML, Minasny B. On digital soil mapping. *Geoderma*. 2003;117:3-52. doi: [10.1016/S0016-7061\(03\)00223-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00223-4)
4. Minasny B, McBratney AB. Methodologies for global soil mapping. In: *Digital Soil Mapping. Bridging Research, Environmental Application and Operation*. Boettinger JL, Howel DW, Moore AC, Hartemink AE, Kienast-Brown S, editors. Dordrecht: Springer Netherlands; 2010. pp. 429-436. doi: [10.1007/978-90-481-8863-5](https://doi.org/10.1007/978-90-481-8863-5)
5. Behera SK, Shukla AK. Spatial distribution of surface soil acidity, electrical conductivity, soil organic carbon content and exchangeable potassium, calcium and magnesium in some cropped acid soils of India. *Land Degrad. Develop.* 2015;26:71-79. doi: [10.1002/ldr.2306](https://doi.org/10.1002/ldr.2306)
6. Goovaerts P. *Geostatistics for Natural Resources Evaluation (Applied Geostatistics)*. New York: Oxford University Press; 1997. 497 p.
7. Zare-Mehrjardi M, Taghizadeh-Mehjardi R, Akbarzadeh A. Evaluation of geostatistical techniques for mapping spatial distribution of soil pH, salinity and plant cover affected by environmental factors in Southern Iran. *Not Sci Biol*. 2010;2:92-103.
8. Gouri SB, Pravat K, Ramkrishna M. Comparison of GIS-based interpolation methods for spatial distribution of soil organic carbon (SOC). *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*. 2016. In press. doi: [10.1016/j.jssas.2016.02.001](https://doi.org/10.1016/j.jssas.2016.02.001)
9. Zhang S, Huang Y, Shen C, Ye H, Du Y. Spatial prediction of soil organic matter using terrain indices and categorical variables as auxiliary information. *Geoderma*. 2012;171-172:35-43. doi: [10.1016/j.geoderma.2011.07.012](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.07.012)
10. Li J, Heap A. A review of comparative studies of spatial interpolation methods in environmental sciences: Performance an impact factor. *Ecological Informatics*. 2011;6(3-4):228-241. doi: [10.1016/j.ecoinf.2010.12.003](https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2010.12.003)
11. Shein EV. *Kurs fiziki pochv [Soil physics]*. Moscow: Moscow State University Publ.; 2005. 432 p. In Russian
12. Yagodin BA, Deryugin IP, Zhukov YuP, Demin VA, Peterburgskiy AV, Kidin VV, Slipchik AF, Kulyukin AI, Sablina SM. *Praktikum po agrokhimii [Manual on agrochemistry]*. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1987. 512 p. In Russian
13. Miller BA, Koszinski S, Wehrhan M, Sommer M. Impact of multi-scale predictor selection for modeling soil properties. *Geoderma*. 2015;239-240:97-106. doi: [10.1016/j.geoderma.2014.09.018](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.09.018)
14. Conrad O, Bechtel B, Bock M, Dietrich H, Fischer E, Gerlitz L, Wehberg J, Wichmann V, Boehner J. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4. *Geosci. Model Dev*. 2015;8:1991-2007. doi: [10.5194/gmd-8-1991-2015](https://doi.org/10.5194/gmd-8-1991-2015)
15. Webster R, Oliver M. *Geostatistics for Environmental Scientists*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd; 2001. 271 p.
16. Robinson TP, Metternicht G. Comparing the performance of techniques to improve the quality of yield maps. *Agricultural Systems*. 2005;85:19-41. doi: [10.1016/j.agsy.2004.07.010](https://doi.org/10.1016/j.agsy.2004.07.010)
17. Hengl T. *A Practical Guide to Geostatistical Mapping*. Amsterdam: University of Amsterdam Publ.; 2009. 293 p.
18. Odeh I, McBratney A, Chittleborough D. Spatial prediction of soil properties from landform attributes derived from a digital elevation model. *Geoderma*. 1994;63:197-214. doi: [10.1016/0016-7061\(94\)90063-9](https://doi.org/10.1016/0016-7061(94)90063-9)
19. Odeh I, McBratney A, Chittleborough D. Further results on prediction of soil properties from terrain attributes: heterotopic cokriging and regression-kriging. *Geoderma*. 1995;67:215-226. doi: [10.1016/0016-7061\(95\)00007-B](https://doi.org/10.1016/0016-7061(95)00007-B)
20. McBratney A, Odeh I, Bishop T, Dunbar M, Shatar T. An overview of pedometric techniques of use in soil survey. *Geoderma*. 2000;97:293-327. doi: [10.1016/S0016-7061\(00\)00043-4](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(00)00043-4)

21. Hengl T, Heuvelink G, Stein A. A generic framework for spatial prediction of soil variables based on regression-kriging. *Geoderma*. 2004;120:75-93. doi: [10.1016/j.geoderma.2003.08.018](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2003.08.018)
22. James G, Witten D, Hastie T, Tibshirani R. An introduction to statistical learning with applications in R. New York: Springer-Verlag; 2013. 440 p. doi: [10.1007/978-1-4614-7138-7](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7138-7)
23. Mevik B, Wehrens R. The pls package: principal component and partial least squares regression in R. *Journal of Statistical Software*. 2007;18:2:1-23. doi: [10.18637/jss.v018.i02](https://doi.org/10.18637/jss.v018.i02)
24. Breiman L. Random Forests. *Machine Learning*. 2001;45:5-32. doi: [10.1023/A:1010933404324](https://doi.org/10.1023/A:1010933404324)
25. Li J, Heap AD. A Review of spatial interpolation methods for environmental scientists. *Geoscience Australia, Record 2008/23*. 137 p.
26. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2016. [Electronic resource]. Available at: <http://www.R-project.org/> (accessed 05.10.2016)
27. Mevik B-H, Wehrens R, Liland KH. Partial Least Squares and Principal Component Regression. R package version 2.5-0.; 2015. [Electronic resource]. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/pls/index.html> (accessed 05.10.2016)
28. Liaw A, Wiener M. Classification and Regression by random Forest. *R News*. 2002;2(3):18-22.
29. Cambardella C, Moorman T, Novak J, Parkin T, Karlen D, Turco R, Konopka A. Field-Scale Variability of Soil Properties in Central Iowa Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1994;58:1501-1511. doi: [10.2136/sssaj1994.03615995005800050033x](https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800050033x)

*Received 3 August 2016; Revised 7 October 2016;
Accepted 19 October 2016; Published 13 December 2016*

Authors info:

Ryazanov Stanislav S, Research Fellow, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use, Tatarstan Academy of Sciences, Laboratory of Soil Ecology, 28 Dayrskaya Str., Kazan 420087, Russian Federation.

E-mail: erydit@yandex.ru

Sahabiev Ilnaz A, Research Fellow, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use, Tatarstan Academy of Sciences, Laboratory of Soil Ecology, 28 Dayrskaya Str., Kazan 420087, Russian Federation.

E-mail: ilnasoil@yandex.ru

Ryazanov SS, Sahabiev IA. Comparison of terrain-based drift models to improve the quality of soil predictive mapping at a field scale. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):21-33. doi: [10.17223/19988591/36/2](https://doi.org/10.17223/19988591/36/2)

БОТАНИКА

УДК 582.675.1(470)

doi: 10.17223/19988591/36/3

Е.А. Беляков, О.А. Лебедева

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия*

О некоторых биологических особенностях *Hepatica nobilis* Mill. (Ranunculaceae) в центре европейской части России

Обобщены результаты полевых наблюдений авторов и литературные данные по распространению и основным экологическим особенностям местообитаний *Hepatica nobilis* Mill. (Ranunculaceae) в центре европейской части России. Установлено, что на одном растении обычно развивается от 2 до 5(8) одиночных цветков, а в отдельных случаях и до 15–25. Показано, что время начала цветения зависит не только от ряда атмосферных явлений (снегопад, дождь со снегом), но и от климатических особенностей конкретного региона. Величина фактической семенной продуктивности (ФСП) одного растения в молодом генеративном, генеративном либо зрелом генеративном возрастном состоянии варьирует от 45,1±5,6 до 180,6±22,8 орешка, максимально может достигать 396,5±56,15 орешка. Продолжительность созревания семян *H. nobilis* составляет 35–40 суток. С современных биоморфологических позиций *H. nobilis* – короткокорневищный травянистый невянополицентрический многолетник, поликарпик, с частичной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит. Феноритмотип растения – длительновегетирующее летне-зимнезеленое растение с ранним либо средневесенним цветением.

Ключевые слова: местообитание; семенная продуктивность; меры охраны.

Введение

Предметом особого внимания является изучение биологии видов, нуждающихся в охране, с учетом способов их распространения и экологических особенностей местообитаний. Род *Hepatica* (Ranunculaceae) насчитывает порядка 12 видов, распространенных главным образом в умеренных зонах Европы, Северной Америки и Восточной Азии [1]. *Hepatica nobilis* Mill. – печеночница благородная (перелеска) – бореально-неморальный европейский вид, встречающийся как в Центральной, так и в Западной, Восточной, Юго-Восточной и Юго-Западной Европе [2]. На территории Средней Рос-

сии распространена в северной ее части, в том числе в нечерноземной полосе, в западных и северо-западных ее областях [3]. В Вологодской, Тверской, Московской, Костромской [4–7] и ряде других областей находится под охраной, для Новосибирской области *H. nobilis* отмечена как заносный вид [8]. В Ярославской области *H. nobilis* занесена в Красную книгу [9] (категория 3) как таксон, который в настоящее время не находится под угрозой исчезновения и не является уязвимым, но рискует оказаться таковым.

Печеночница благородная применяется в народной медицине для лечения целого спектра заболеваний: болезней печени, почек, селезенки, заболеваний дыхательной системы [10–12]. Все части растения, по данным Н.Н. Сафонова [13], содержат кумарины, листья – сапонины и флавоноиды, цветки – флавоноиды. Печеночница считается ценным источником пыльцы и нектара для многих опылителей [11]. *H. nobilis*, как и другие виды печеночниц, а также их естественные и искусственно выведенные гибриды, являются популярными растениями для выращивания в садах и парках [1, 14].

В 90-е гг. XX в. отечественными и зарубежными учеными активно изучались экология *H. nobilis*, морфология вегетативной и генеративной сферы, проводились работы по цитотаксономии различных видов печеночниц [15–22]. Экологические особенности цветения подробно рассмотрены польскими учеными [11], описаны эмбриогенез и особенности регенерации проростков *H. nobilis* [23]. Отечественными исследователями большое внимание уделено возрастной структуре популяций печеночницы и ее интродукции [24–29]. В последнее время у нас и за рубежом продолжают исследования этих растений на хромосомном и молекулярном уровнях [1, 20, 21]. Между тем в литературных источниках предоставлено недостаточно сведений о биологических особенностях отдельных видов печеночниц, отсутствуют современные данные об их семенной продуктивности.

Цель работы – обобщить данные об особенностях характера местообитаний *H. nobilis* в центре европейской части России, предоставить новые сведения о семенной продуктивности, охарактеризовать жизненную форму с современных позиций биоморфологии, выявить основные причины исчезновения популяций *H. nobilis* в регионе и меры по их охране.

Материалы и методики исследования

Сбор печёночницы благородной проводили в 2015–2016 гг. на территории Ярославской области (Некоузский (58°03'41.2" с.ш., 38°14'43.4" в.д.), Мышкинский (57°45'42.0" с.ш. 38°26'42.1" в.д.) и Угличский (57°37'10.0" с.ш., 38°29'31.6" в.д.; 57°33'24.5" с.ш., 38°16'32.1" в.д.) районы) в естественных для вида местах обитания. Растения выкапывали целиком, и, в зависимости от характера дальнейших исследований, либо использовали для морфологического анализа, либо закладывали в гербарий. В местах сбора определяли характер грунта, преобладающие породы деревьев и кустарников, входящих

в состав верхнего и среднего ярусов. У растений отмечали длину цветоносов, диаметр цветков, а также длину и ширину листочков покрывала и листочков простого околоцветника; определяли число тычинок и плодолистиков. Учет фактической семенной продуктивности (ФСП) вели в соответствии с методикой В.И. Вайнагий [30]. В основу определения феноритмотипа положена классификация И.В. Борисовой [31]. Жизненная форма растения описана в соответствии с алгоритмом Н.П. Савиных [32].

Результаты исследования и обсуждение

На территории Европейской России *H. nobilis* широко распространена по еловым, елово-лиственным (чаще с широколиственными породами в подлеске), широколиственным, мелколиственным и смешанным лесам, по залесянным оврагам и склонам, реже – по опушкам и зарослям кустарников [3, 11, 15]. На западе своего ареала *H. nobilis* обитает преимущественно в грабовых и буковых лесах. При продвижении с севера на юг вид все более тяготеет к широколиственным лесам. Так, в Архангельской области *H. nobilis* наиболее часто встречается по елово-лиственным и светлым мелколиственным лесам [33]. Аналогичные места произрастания этого растения отмечены и для Карельского перешейка [15]. На территории Нижегородской области вид наиболее характерен для широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, березняков и осинников [34], что объясняется особенностями природно-климатической зоны региона.

В Ярославской области, кроме елово-лиственных лесов (*Picea abies*, *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*), *H. nobilis* произрастает в сосновых лесах с хорошо развитым подлеском из мелколиственных пород (*Pinus sylvestris*, *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Euonymus verrucosa* др.), реже – под пологом широколиственных деревьев, иногда выходит на открытые участки (опушки леса). Как показали наши наблюдения, эпизодически встречается в черноольховниках, липняках и березняках, по берегам мелких рек и ручьев. Растет как на затененных, так и на хорошо освещенных местах. *H. nobilis* наиболее часто нами отмечена в сообществах с участием *Adoxa moschatellina*, *Asarum europaeum*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Lamium amplexicaule*, *Fragaria vesca*, *Stellaria holostea* и др. Исследуемый вид тяготеет к участкам с разреженным травяным покровом, что обуславливается его низкой конкурентоспособностью. Этот факт отмечался ранее И.Б. Амосовой и соавт. [33] для Архангельской области. Вид не переносит застойного увлажнения (мезофит); растет преимущественно на богатых нейтральным гумусом глинистых, супесчаных почвах, предпочтительно богатых известью [15, 21, 24, 33], но может произрастать и на грунтах со слабокислой и нейтральной реакцией [34]. В исследованном регионе *H. nobilis* предпочитает преимущественно дерново-подзолистые и слабо-подзолистые почвы с повышенным содержанием гумуса в верхних горизонтах. Как пока-

зали наши наблюдения, плотность в местных популяциях *H. nobilis* обычно достигает 14 ± 6 побегов на 1 м^2 (отмечено преобладание виргинильных и генеративных особей). При этом проростки и молодые вегетативные растения были обнаружены нами лишь в единичных экземплярах, что объясняется гибелью значительного числа всходов в течение первого года жизни [29]. Таким образом, в исследованном регионе у печеночницы благородной преобладает вегетативное размножение, осуществляемое в результате распада материнской особи на отдельные клоны.

В лесах Ярославской области *H. nobilis* впервые зацветает на 4–5-м, реже на 7-м году жизни [16, 24]. Начало цветения обычно отмечается в первой декаде апреля, вслед за исчезновением снежного покрова, по начало мая (включительно) и продолжается до 2,5–3 недель. Аналогичные данные по длительности периода цветения ранее приводились М.Г. Вахрамеевой и соавт. [18] для Московской области. На территории Вологодской области, где печеночница произрастает на северной границе своего ареала, цветение наблюдается в более поздние сроки, в мае–июне, а плодоношение – в июле [4]. Основными факторами, сдерживающими распускание цветков *H. nobilis*, являются атмосферные явления (продолжительный снегопад, дождь со снегом), а также климатические условия региона [11, 17]. Так, из-за охлаждающего влияния Рыбинского водохранилища на температуру воздуха в весенний период зацветание *H. nobilis* в южных районах Ярославской области наблюдается на 1–1,5 недели раньше, чем в северных районах области. Отмечено, что популяции *H. nobilis*, встречающиеся на хорошо прогреваемых солнцем участках, вступают в пик своего цветения на 6–8 суток раньше, чем популяции, находящиеся под пологом деревьев.

К моменту цветения на растениях сохраняются перезимовавшие зеленые листья, и лишь в некоторых случаях они практически полностью отмирают. На побеге у *H. nobilis* обычно формируются от 2 до 5 (8) одиночных цветков, располагающихся на цветоносах длиной до $9,7 \pm 2,1$ см, которые развиваются из пазух ассимилирующих, слабо опушенных пленчатых чешуевидных листьев, прикрывающих терминальную почку побега в зимний период. Отметим, что часть зачаточных цветков (1–2) на побегах печеночницы не реализуется, снижая впоследствии показатель фактической семенной продуктивности растений. Существенным образом сказываются на общем числе цветков, развивающихся на растениях, условия зимнего покоя. По данным Р.З. Саодатовой [29], малоснежная зима с частыми оттепелями, сменяющимися морозами, и засушливое лето часто приводят к гибели значительного числа заложенных генеративных почек. Околоцветник у печеночницы простой, венчиковидный, образован 6–8 (реже 10–11) синевато-лиловыми, голубыми, бледно-розовыми, а иногда и белыми листочками простого околоцветника. Популяцию этого растения с различным спектром окраски околоцветника мы отмечали однократно в Угличском районе Ярославской области в ельнике на берегу р. Улейма близ г. Углич. Аналогичное явление для

популяции, произрастающей в Ленинградской области (ст. Отрадное), из года в год ранее наблюдала и В.В. Бочанцева [15]. По ее мнению, данное явление указывает на генетическую устойчивость различной окраски околоцветника. Листочки простого околоцветника у *H. nobilis* обратнойцевидные, длиной $1,3 \pm 0,1$ см и шириной $0,5 \pm 0,1$ см. Цветоложе утолщенное, выпуклое, тычинки (39 ± 4) располагаются по спирали; пестики (24 ± 2) волосистые, с коротким и прямым столбиком. Диаметр цветков в популяциях печеночницы благородной, произрастающей в условиях Ярославской области, достигает $2,6 \pm 0,3$ см. В Угличском районе нами зарегистрированы популяции *H. nobilis* с диаметром цветков до $3,4 \pm 0,2$ см (длина листочков простого околоцветника $1,6 \pm 0,1$ см и ширина $0,6 \pm 0,1$ см). Отметим, что для территории Центральной России это не единичное явление. Под цветком имеется так называемое «покрывало» (см. [3]) из 3, редко 4 листочков длиной до $0,9 \pm 0,1$ см и шириной $0,5 \pm 0,1$ см. Достаточно часто (до 21% случаев) на исследуемой нами территории встречались популяции, в которых «покрывало» было образовано четырьмя листочками. Раскрытие цветков печеночницы благородной на территории Ярославской области наблюдается в 8:00 утра, смыкание листочков простого околоцветника – вечером к 18:00. Для цветков *H. nobilis* характерна дихогамия в виде протогинии, являющейся одной из форм перекрестного опыления (ксеногамии) [11].

Плод *H. nobilis* многосемянный, представленный односемянными орешками, созревание которых на территории Ярославской области отмечается в первой декаде июня. По нашим наблюдениям, один цветок *H. nobilis* формирует в среднем $22,5 \pm 2,8$ орешка, из них $5,4 \pm 4,0$ часто остаются недоразвитыми. Для доразвития зародыша в природных условиях требуется до двух–трех месяцев, поэтому орешки печеночницы способны прорасти уже осенью (сентябрь–октябрь) [17, 19]. Продолжительность их созревания на территории Центральной России составляет около 35–40 суток. Величина фактической семенной продуктивности (ФСП) одного растения (в зависимости от его онтогенетического состояния – молодое генеративное, генеративное либо зрелое генеративное) может находиться в пределах от $45,1 \pm 5,6$ до $180,6 \pm 22,8$ орешка. Как показали наши наблюдения, на одном растении иногда могут развиваться до 15–25 цветков. В таком случае ФСП *H. nobilis* может достигать $396,5 \pm 56,1$ орешка/растение. По данным Г.П. Рысиной (1973, по: [29]), в подмосковных популяциях ФСП печеночницы благородной достигает 20–64 орешков/растение. По нашему мнению, представленное значение может быть несколько занижено. На восточной границе ее ареала число орешков, развивающихся на побеге, составляет 15–19 [29], что связано с местными климатическими условиями.

В период диссеминации цветоносы у *H. nobilis* полегают, орешки под действием силы тяжести осыпаются на землю и могут распространяться потоками дождевой воды, людьми, животными, птицами (путем прилипания) [25]. Орешки опушенные, продолговатые, с прямым носиком, при основа-

нии имеют прозрачно-белый придаток (элайосому), заключающий в себе капельку высококалорийного аттрактанта, служащего приманкой для муравьев (мирмекохория) [11, 12, 17]. Последние, по мнению некоторых исследователей [24], способны при благоприятных условиях переносить орешки на расстояние до 75 м от материнского растения.

Отмечено, что исчезновение популяций *H. nobilis* в исследованном регионе главным образом связано с уменьшением площадей хвойно-лиственных лесов. После проведения на значительных территориях вырубки лесного массива происходит смена состава растительного покрова. Конкуренция с энергично растущими (как правило, сорными) видами растений приводит к полному исчезновению *H. nobilis* в фитоценозе. Пагубно влияют на структуру и жизнеспособность местных популяций (особенно тех, которые обнаруживаются поблизости с дачными кооперативами) выкапывание растений для посадки на приусадебных участках и сбор букетов. При срывании цветков и листьев у растений часто повреждается корневище, что ведет к нарушению вегетативного размножения. Восстановление популяций *H. nobilis* – процесс сложный и трудоемкий. Наблюдения А.В. Корниенко и соавт. [25] показывают, что популяция *H. nobilis* способна успешно развиваться при условии, что сбор цветков в ее пределах не будет превышать 20%. Этими же исследователями доказано, что восстановление утраченной части популяции в естественных условиях происходит в течение длительного периода времени – около 20 лет. Предлагаемые меры по охране вида в регионе: проведение региональных мероприятий по охране местообитаний, создание особо охраняемых природных территорий, запрет рубок леса на охраняемых территориях (выборочные рубки).

Заключение

Местообитания *Hepatica nobilis* в центре европейской части России приурочены главным образом к хвойным лесам с примесью мелколиственных пород, реже – к широколиственным. Установлено, что фактическая семенная продуктивность (ФСП) у *H. nobilis* зависит от конкретного онтогенетического состояния (молодое генеративное, генеративное либо зрелое генеративное) растений в популяции и условий зимнего покоя. На территории Ярославской области ФСП находится в пределах от $45,1 \pm 5,6$ до $180,6 \pm 22,8$ орешка/растение. Анализ феноритмотипа *H. nobilis* в средней полосе Европейской России позволяет отнести печеночницу благородную к длительно вегетирующим летне-зимнезеленым растениям с ранним либо средневесенним цветением. С современных биоморфологических позиций *H. nobilis* представляет собой короткокорневищное неявнополицентрическое растение, травянистый многолетник, поликарпик, с частичной поздней неспециализированной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (пос. Борок, Россия): канд. биол. наук Э.В. Гарину и старшему лаборанту А.В. Тихонову – за помощь и содействие в сборе гербарных материалов; канд. биол. наук, доценту А.Г. Лапирову – за ценные замечания и исправления, внесенные в рукопись.

Литература

1. Zonneveld B.J.M. Genome Sizes in *Hepatica* Mill: (Ranunculaceae) Show a Loss of DNA, Not a Gain, in Polyploids // Journal of Botany. 2010. Vol. 7. PP. 1–7. doi: 10.1155/2010/758260
2. Tutin T.G., Burges N.A., Chater A.O. Ranunculacea // Flora Europaea. Vol. 1. Psilotaceae to Platanaceae. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1993. PP. 248–292.
3. Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. Т. 2. 665 с.
4. Красная книга Вологодской области. Т. 2 : Растения и грибы / отв. ред. Г.Ю. Конечная, Т.А. Сулова. Вологда : Русь, 2004. 360 с.
5. Красная книга Тверской области / ред. А.С. Сорокин. Тверь : ООО «Вече Твери» ; ООО «Издательство АНТЭК», 2002. 256 с.
6. Красная книга Московской области / отв. ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.А. Соболев. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 828 с.
7. Красная книга Костромской области / ред. А.Г. Еленевский, В.М. Константинов. Кострома : Костром. гос. ун-т им. А.Н. Некрасова, 2009. 387 с.
8. Зыкова Е.Ю., Эрст А.С. Находки некоторых редких и адвентивных видов растений в Сибири // Turczaninowia. 2012. Т. 15, вып. 4. С. 34–40.
9. Черняковская Е.Ф. Печеночница благородная, или перелеска // Красная книга Ярославской области / отв. ред. М.А. Нянковский. Ярославль : Академия 76, 2015. С. 158–159.
10. Сорокина И.А., Бубырева В.А. Атлас дикорастущих растений Ленинградской области / ред. Е.В. Баранова, П.Г. Ефимов. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 664 с.
11. Żuraw B., Rysiak K., Szymczak G. Ecology and Morphology of the flowers of *Hepatica nobilis* Schreb. (Ranunculaceae) // Modern Phytomorphology. 2013. Vol. 4. PP. 39–43.
12. Jagel A. *Hepatica nobilis* – Leberblümchen (Ranunculaceae), Blume des Jahres 2013 // Jahrb. Bochumer Bot. 2014. Ver. 5. PP. 191–196.
13. Сафонов Н.Н. Полный атлас лекарственных растений / отв. ред. Т. Решетник. М. : Эксмо, 2011. 312 с.
14. Szewczyk-Taranek B. Subtelny wdzięk // Działkowiec. 2012. Т. 4. PP. 16–17.
15. Бочанцева В.В. Биометрическая характеристика некоторых представителей сем. Ranunculaceae (*Anemone nemorosa* L., *Anemone ranunculoides* L., *Hepatica nobilis* Mill.) в Ленинградской области // Вестник Ленинградского университета. 1972. № 3. С. 37–45.
16. Барыкина Р.П., Гуляян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование *Hepatica nobilis* Garsault // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1974. Т. 79, вып. 2. С. 94–108.
17. Карписонова Р.А. Итоги интродукции видов рода *Hepatica* Mill. // Интродукция и приемы культуры цветочно-декоративных растений / ред. Н.В. Цидин. М. : Наука, 1977. С. 41–48.
18. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Печёночница благородная // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. С. 71–78.

19. Рысина Г.П. Сохранение и восстановление ценопопуляций редких видов декоративных лесных травянистых растений // Природные аспекты рекреационного использования леса / отв. ред. Л.П. Рысин. М. : Наука, 1987. С. 141–152.
20. Weiss-Schneeweiss H., Schneeweiss G.M., Stuessy T.F., Mabuchi T., Park J.-M., Jang C.-Gee, Sun B.-Yu. Chromosomal stasis in diploids contrasts with genome restructuring in auto- and allopolyploid taxa of *Hepatica* (Ranunculaceae) // New Phytologist. 2007. Vol. 174, № 3. PP. 669–682. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02019.x
21. Pfosser M., Sun B.-Y., Stuessy T.F., Jang C.-G., Guo Y.-P., Taejin K., Hwan K.C., Kato H., Sugawara T. Phylogeny of *Hepatica* (Ranunculaceae) and origin of *Hepatica maxima* Nakai endemic to Ullung Island, Korea // Stapfia. 2011. Vol. 95. PP. 16–27.
22. Hoot S.B., Meyer K.M., Manning J.C. Phylogeny and Reclassification of *Anemone* (Ranunculaceae), with an Emphasis on Austral Species // American Society of Plant Taxonomists. Systematic Botany. 2012. Vol. 37(1). PP. 139–152.
23. Szewczyk-Taranek B., Pawłowska B. Recurrent somatic embryogenesis and plant regeneration from seedlings of *Hepatica nobilis* Schreb. // Journal of plant biotechnology. 2015. Vol. 120, № 3. PP. 1203–1207.
24. Семевская В.А., Семевский Ф.Н. Опыт расселения печеночницы // Вестник Московского государственного университета – Лесной вестник. 2006. № 2. С. 254–258.
25. Корниенко А.В., Семевская В.А., Семевский Ф.Н. Опыт расселения печеночницы // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126, № 4. С. 421–425.
26. Зонтиков Д.Н., Криницын И.Г., Лебедев В.П., Семенова Г.А., Шипова Е.В., Дягилев С.П. Биоморфологические механизмы поддержания малочисленной популяции редкого вида печеночница благородная // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвящённой памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. К 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова / отв. ред. В.П. Викторов. М. : МПГУ, 2014. Т. 1. С. 197–198.
27. Лебедев В.П., Дягилев С.П., Зонтиков Д.Н. Структура популяций печеночницы благородной // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А.А. Уранова / ред. Н.А. Леонова. Пенза : Изд-во ПГУ, 2016. С. 122–123.
28. Саодатова Р.З. Структура ценопопуляций печеночницы благородной (*Hepatica nobilis*) во Владимирской области // Бюллетень Главного ботанического сада. 2003. Вып. 185. С. 74–82.
29. Саодатова Р.З. Реинтродукция некоторых охраняемых видов растений Владимирской области в лесопарковой части зелёной зоны г. Киржача : дис. ... канд. биол. наук. М. : Главный ботанический сад им. И.В. Цицина РАН, 2004. 116 с.
30. Вайнагий В.И. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 56, № 6. С. 826–831.
31. Борисова И.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов растительности центрального Казахстана // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 3 (геоботаника) / отв. ред. А.А. Юнатов. М. ; Л. : Наука, 1965. Сер. III, вып. 17. С. 64–99.
32. Савиных Н.П. Биоморфология и система жизненных форм водных и прибрежно-водных растений // Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвящённой памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых / отв. ред. В.П. Викторов. М. : МПГУ, 2009. Т. 2. С. 173–182.
33. Амосова И.Б., Бурова Н.В., Ежов О.Н., Кочерина Е.В., Мамонтов В.Н., Парина Т.А., Пучнина Л.В., Рай Е.А., Рыков А.М., Рыкова С.Ю., Сидорова О.В., Чуракова Е.Ю. Редкие виды растений, грибов и животных Архангельской области: методические рекомендации / ред. Н.В. Бурова. Архангельск : Дапринт, 2012. 70 с.

34. Воротняков В.П., Боряков И.В. Печёночница благородная – *Hepatica nobilis* Mill. // Красная книга Нижегородской области. Т. 2 : Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы / отв. ред. А.Г. Охапкин. Нижний Новгород : Комитет охраны природы и управление природопользованием Нижегородской области, 2005. С. 168–169.

Поступила в редакцию 29.06.2016 г.; повторно 10.10.2016 г.;
принята 19.11.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.

Сведения об авторах:

Беляков Евгений Александрович – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (1525742, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия).

E-mail: eugenybelyakov@yandex.ru

Лебедева Ольга Алексеевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (1525742, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия).

E-mail: anya@ibiw.yaroslavl.ru

Belyakov EA, Lebedeva OA. On some biological features of *Hepatica nobilis* Mill. (Ranunculaceae) in the central part of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):34-46. doi: 10.17223/19988591/36/3 In Russian, English summary

Evgeniy A. Belyakov, Olga A. Lebedeva

ID Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, p. Borok, Russian Federation

**On some biological features of *Hepatica nobilis* Mill.
(Ranunculaceae) in the central part of European Russia**

The main aim of this work was to study some biological features of *Hepatica nobilis* Mill. (Ranunculaceae), to generalize the information about the features of its habitats, and to obtain current data on seed productivity of this species in the central part of European Russia. We conducted our study in natural habitats of the species in the territory of Yaroslavl oblast in 2015-2016: Nekouz (58°03'41.2"N, 38°14'43.4"E), Myshkin (57°45'42.0"N, 38°26'42.1"E), and Uglich areas (57°37'10.0"N, 38°29'31.6"E; 57°33'24.5"N 38°16'32.1"E). To obtain data, we dug plants, and, depending on the nature of further studies, we either used them for morphological analysis, or placed them in the herbarium. At the sites of gathering, we determined the nature of the soil and the dominant species of trees and shrubs included in the upper and middle tiers. While studying the biomorphology of the generative sphere of plants, we measured the length of flower stalks, flower diameter, and the length and width of spathe leaves and leaflets of the simple perianth, as well as determined the number of stamens, carpels and nuts.

We showed that in the center of the European part of Russia *H. nobilis* occurs, mainly, in spruce, spruce-broad-leaved, and mixed forests, rarely in deciduous forests, along forest-covered ravines and slopes, occasionally in bushes on forest edges. According to our observations, the species can grow in pine forests with well-developed small-leaved underwood. We established that going much further south the species is encountered in broad-leaved forests more often. Thus, in Arkhangelsk and Leningrad oblasts, *H. nobilis* is spread, mainly, in spruce-deciduous and light small-leaved forests. We noted that in the territory of Yaroslavl oblast, in addition to coniferous-small-leaved

forests, *H. nobilis* can be found under the canopy of broad-leaved trees. In the territory of Nizhny Novgorod oblast the species prefers coniferous-broad-leaved and broad-leaved forests. We observed that flowering of *H. nobilis* in Yaroslavl oblast usually starts in the first decade of April and lasts 2.5-3 weeks. The period of blooming of *H. nobilis* is greatly influenced not only by atmospheric factors, but also by the relief features. Thus, the cooling effect of the Rybinsk reservoir in spring (May-June) leads to the fact that in more southern regions of Yaroslavl oblast *H. nobilis* blooming is observed 1–1,5 weeks earlier than in the north. The average diameter of flowers is 2.6 ± 0.3 cm. Ripening takes place in the first decade of June. The fruit is polyspermous, presented by one-seeded nuts. We found that one *H. nobilis* flower forms, on average, up to 22.5 ± 2.8 nutlets; 5.4 ± 4.0 of them remain undeveloped. The actual seed productivity (ASP) of one plant varies from 45.1 ± 5.6 to 180.6 ± 22.8 nutlets/plant. But cases are known when ASP of one plant bearing up to 15-25 flowers reached 396.5 ± 56.1 nutlets/plant. We found that in the territory of European Russia *H. nobilis* is a long vegetating, summer – winter green plant with early or middle spring blossom according to the phenorhythmotype. The life form is a plant with short rhizomes; it is a herbaceous perennial plant, polycarpic with implicitly polycentric type of biomorphs with partial late non-specialized morphological disintegration; it is a hemicryptophyte. We suggest that the disappearance of *H. nobilis* population is often caused by elimination of coniferous-deciduous forests in the region under study. Digging plants and picking up bunches of flowers affect negatively the structure and vital ability of the local populations. Restoration of hepatica populations in nature requires a long period of time. We propose the following measures for the species protection in the region: conducting activities aimed at protecting habitats, organizing specially protected natural areas (SPNA), and prohibiting tree felling in protected areas (selective felling).

The article contains 34 References.

Key words: habitat; seed productivity; protection measures.

References

1. Zonneveld BJM. Genome sizes in *Hepatica* Mill (Ranunculaceae): Show a loss of DNA, not a gain, in polyploids. *Journal of Botany*. 2010;7:1-7. doi: [10.1155/2010/758260](https://doi.org/10.1155/2010/758260)
2. Tutin TG, Burges NA, Chater AO. Ranunculaceae. In: *Flora Europaea*. Vol. 1. *Psilotaceae to Platanaceae*. Cambridge: Cambridge University Press Publ.; 1993. pp. 248-292.
3. Gubanov IA, Kiseleva KV, Novikov VS, Tikhomirov VN. Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii. Tom 2. [Illustrated Manual on Central Russia Plants. Vol. 2.]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2013. 665 p. In Russian
4. Krasnaya kniga Vologodskoy oblasti. Tom 2. Rasteniya i griby [The Red List of Vologda oblast. Vol. 2: Plants and fungi]. Konechnaya GJu, Suslova TA, editors. Vologda: Vologda State Pedagogical University Publ., "Rus" Publ.; 2004. 360 p. In Russian
5. Krasnaya kniga Tverskoy oblasti [The Red List of Tver oblast]. Sorokin AS, editor. Tver: OOO «Veche Tveri», OOO «Izdatel'stvo ANTEK»; 2002. 256 p. In Russian
6. Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti [The Red List of Moscow oblast]. Varlygina TI, Zubakin VA, Sobolev NA, editors. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2008. 828 p. In Russian
7. Krasnaya kniga Kostromskoy oblasti [The Red List of Kostroma oblast]. Elenevskiy AG, Konstantinov VM, editor. Kostroma: DPRiOOS Kostroma oblast, Kostroma State University Publ.; 2009. 387 p. In Russian
8. Zykova EYu, Erst AS. Nakhodki nekotorykh redkikh i adventivnykh vidov rasteniy v Sibiri [Floristic Findings of some rare and alien species in Siberia]. *Turczaninowia*. 2012;15(4):34-40. In Russian

9. Chernyakovskaya EF. Pechenochmitsa blagorodnaya ili pereleska [*Hepatica nobilis*]. In: *Krasnaya kniga Jaroslavskoy oblasti* [The Red List of Yaroslavl oblast]. Nyankovskiy MA, editor. Yaroslavl: "Akademiya-76" Publ.; 2015. pp. 158-159. In Russian
10. Sorokina IA, Bubyreva VA. Atlas dikorastushchikh rasteniy Leningradskoy oblasti [Atlas of wild plants in Leningrad oblast]. Baranova EV, Efimov PG, editors. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2010. 664 p. In Russian
11. Żuraw B, Rysiak K, Szymczak G. Ecology and Morphology of the flowers of *Hepatica nobilis* Schreb. (Ranunculaceae). *Modern Phytomorphology*. 2013;4:39-43.
12. Jagel A. *Hepatica nobilis* – Leberblümchen (Ranunculaceae), Blume des Jahres 2013. *Jahrb. Bochumer Bot.* 2014;5:191-196. In German
13. Safonov NN. Polnyy atlas lekarstvennykh rasteniy [Complete Atlas of medicinal plants]. Reshetnik T, editor. Moscow: "Eksmo" Publ.; 2011. 312 p. In Russian
14. Szewczyk-Taranek B. Subtelny wdzięk [Slim elegance]. *Dzialkowiec*. 2012;4(740):16-17. In Polish
15. Bochantseva VV. Biometricheskaya kharakteristika nekotorykh predstaviteley sem. Ranunculaceae (*Anemone nemorosa* L., *Anemone ranunculoides* L., *Hepatica nobilis* Mill.) v Leningradskoy oblasti [Biometric characteristics of some representatives of the family Ranunculaceae (*Anemone nemorosa* L., *Anemone ranunculoides* L., *Hepatica nobilis* Mill.) in Leningrad oblast]. *Vestnik Leningradskogo universiteta*. 1972;3:37-45. In Russian
16. Barykina RP, Gulyanan TA. Morfologo-anatomicheskoe issledovanie *Hepatica nobilis* Garsault [Morphological and anatomical study of *Hepatica nobilis* Garsault]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskii – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1974;79(2):94-108. In Russian
17. Karpisonova PA. Itogi introduktsii vidov roda *Hepatica* Mill. [The results of introducing species of the genus *Hepatica* Mill.]. In: *Introduktsiya i priemy kul'tury tsvetochno-dekorativnykh rasteniy* [Introduction and culture techniques of ornamental plants]. Tsitsin NV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1977. pp. 41-48. In Russian
18. Vakhrameeva MG, Denisova LV, Nikitina SV. Pechenochmitsa blagorodnaya [*Hepatica nobilis*]. *Biologicheskaya Flora Moskovskoy Oblasti* [Biological Flora of Moscow oblast]. 1978;4:71-78. In Russian
19. Rysina GP. Sokhranenie i vosstanovlenie tsenopopulyatsiy redkikh vidov dekorativnykh lesnykh travyanistykh rasteniy [Conservation and restoration of rare species populations of ornamental herbaceous forest plants]. In: *Prirodnye aspekty rekreatsionnogo ispol'zovaniya lesa* [Natural aspects of recreational forest use]. Rysin LP, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1987. pp. 141-152. In Russian
20. Weiss-Schneeweiss H, Schneeweiss GM, Stuessy TF, Mabuchi T, Park J-Mi, Jang C-Gee, Sun B-Yu. Chromosomal stasis in diploids contrasts with genome restructuring in auto- and allopolyploid taxa of *Hepatica* (Ranunculaceae). *New Phytologist*. 2007;174(3):669-682. doi: [10.1111/j.1469-8137.2007.02019.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02019.x)
21. Pfosser M, Sun B-Y, Stuessy TF, Jang C-G, Guo Y-P, Taejin K, Hwan KC, Kato H, Sugawara T. Phylogeny of *Hepatica* (Ranunculaceae) and origin of *Hepatica maxima* Nakai endemic to Ullung Island, Korea. *Stappia*. 2011;95:16-27.
22. Hoot SB, Meyer KM, Manning JC. Phylogeny and Reclassification of *Anemone* (Ranunculaceae), with an Emphasis on Austral Species. *American Society of Plant Taxonomists. Systematic Botany*. 2012;37(1):139-152.
23. Szewczyk-Taranek B, Pawłowska B. Recurrent somatic embryogenesis and plant regeneration from seedlings of *Hepatica nobilis* Schreb. *Journal of Plant Biotechnology*. 2015;120(3):1203-1207.
24. Semevskaya VA, Semevskiy FN. Experience in settling *Hepatica nobilis* Gars. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta - Lesnoy vestnik – Moscow State Forest University Bulletin - Lesnoy vestnik*. 2006;2:254-258. In Russian

25. Kornienko AV, Semevskaya VA, Semevskiy FN. Opyt rasseleniya pechenochnitsy [The experience of resettlement of *Hepatica*]. *Advances in Current Biology*. 2006;126(4):421-425. In Russian
26. Zontikov DN, Krinitsyn IG, Lebedev VP, Semenova GA, Shipova EV, Dyagilev SP. Biomorphological mechanism of the support little small population of the sparse Species Noble Liverwort. In: *Trudy IX mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati IG. i TI. Serebryakovykh (K 100-letiyu so dnya rozhdeniya IG. Serebryakova)*. Tom 1. [Proc. of the IX Int. Conf. on Ecological Morphology of Plants devoted to the memory of IG and TI Serebryakov (The 100th anniversary of the birth of IG Serebryakov)]. Vol. 1. Viktorov VP, editor. Moscow: Moscow State Pedagogical University Publ.; 2014. pp. 197-198. In Russian
27. Lebedev VP, Dyagilev SP, Zontikov DN. Struktura populyatsiy pechenochnitsy blagorodnoy [Structure of *Hepatica nobilis* populations]. In: *Sovremennye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodopol'zovaniya: materialy Vseros. (s mezhdunar. uchastiem) nauch. shk.-konf., posvyashch. 115-letiyu so dnya rozhdeniya AA. Uranova* [Proc. of the All-Russian (with Int. Participation) Sci. Conf., dedicated to the 115th anniversary of the birth of AA Uranov. Modern concepts of ecology of biological systems and their role in solving problems of nature conservation and environmental management]. Leonova NA, editors. Penza: Penza State University Publ.; 2016. pp. 122-123. In Russian
28. Saodatova RZ. Struktura tsenopopulyatsiy pechenochnitsy blagorodnoy (*Hepatica nobilis*) vo Vladimirskoy oblasti [Structure of *Hepatica nobilis* coenopopulations in Vladimir oblast]. *Byulleten' Glavnogo Botanicheskogo Sada* [Proceedings of the Main Botanical Garden]. 2003;185:74-82. In Russian
29. Saodatova RZ. *Reintraduktsiya nekotorykh okhranyaemykh vidov rasteniy Vladimirskoy oblasti v lesoparkovoy chasti zelenoy zony g. Kirzhacha* [Reintroducing some protected plant species of Vladimir oblast in the park belt of the green area of Kirzhach. Cand. Sci. Dissertation, Biol.]. Moscow: NV Tsitsin Main Botanical Garden RAS; 2004. 116 p. In Russian
30. Vaynagiyy VI. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the methods for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
31. Borisova IV. Ritmy sezonnogo razvitiya stepnykh rasteniy i zonal'nykh tipov rastitel'nosti tsentral'nogo Kazakhstana [Seasonal development rhythms of steppe plants and zonal types of steppe vegetation in Central Kasakhstan]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika – Works BIN AN SSSR. Series III Geobotany*. 1965;17:64-99. In Russian
32. Savinykh NP. Biomorfologiya i sistema zhiznennykh form vodnykh i pribrezhno-vodnykh rasteniy [Biomorphology and the system of life forms of aquatic and coastal-aquatic plants]. In: *Trudy IX mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati IG. i TI. Serebryakovykh (K 100-letiyu so dnya rozhdeniya IG. Serebryakova)*. Tom 1. [Proc. of the IX Int. Conf. on Ecological Morphology of Plants devoted to the memory of IG and TI Serebryakov (The 100th anniversary of the birth of IG Serebryakov)]. Vol. 1. Viktorov VP, editor. Moscow: Moscow State Pedagogical University Publ.; 2009. pp. 173-182. In Russian
33. Amosova IB, Burova NV, Ezhov ON, Kocherina EV, Mamontov VN, Parinova TA, Puchnina LV, Ray EA, Rykov AM, Rykova SYu, Sidorova OV, Churakova EYu. Redkie vidy rasteniy, gribov i zhivotnykh Arkhangel'skoy oblasti: metodicheskie rekomendatsii [Rare species of plants, fungi and animals in Arkhangel'sk oblast: Guidelines]. Burova NV, editor. Arkhangel'sk: OOO "Daprint" Publ.; 2012. 70 p. In Russian
33. Vorotnyakov VP, Boryakov IV. Pechenochnitsa blagorodnaya – *Hepatica nobilis* Mill. [*Hepatica nobilis* Mill.]. In: *Krasnaya kniga Nizhegorodskoy oblasti. T. 2. Sosudistye*

rasteniya, vodorosli, lishayniki, griby [The Red book of Nizhny Novgorod oblast. Vol. 2. Vascular plants, algae, lichens, fungi]. Okhapkin AG, editor. Nizhny Novgorod: Komitet okhrany prirody i upravlenie prirodoopol'zovaniem Nizhegorodskoy oblasti; 2005. pp. 168-169. In Russian

*Received 29 June 2016; Revised 10 October 2016;
Accepted 18 November 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Belyakov Evgeniy A., Cand. Sci. (Biol.), Junior researcher, Laboratory of Higher Aquatic Plants, ID Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Nekouz district, Yaroslavl region, Russian Federation.

E-mail: eugenybelyakov@yandex.ru

Lebedeva Olga A., Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Higher Aquatic Plants, ID Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Nekouz district, Yaroslavl region, Russian Federation.

E-mail: anya@ibiw.yaroslavl.ru

УДК 581.93 (1-925.15)
doi: 10.17223/19988591/36/4

Е.Ю. Зарубина, М.И. Соколова

Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, Россия

Трансформация структуры растительного покрова Манжерокского озера (Республика Алтай) за 35-летний период

На основе натуральных данных выполнена оценка современного состояния флоры и растительности Манжерокского озера, которое является местом произрастания водяного ореха (*Trapa pectinata*) – реликта третичной флоры, эндема Алтая и Западного Саяна, занесенного в Красную книгу Республики Алтай. Показано, что в озере сложился комплекс благоприятных для существования водной растительности природных факторов. Флора Манжерокского озера характеризуется высоким видовым разнообразием и значительно отличается от флоры озер среднегорного и высокогорного Алтая. В долготном географическом спектре флоры доминируют широкоареальные плюрирегиональные и циркумполярные виды, в широтном – виды, встречающиеся в нескольких биогеографических зонах. Расположение озера в предгорьях Алтая определило преобладание во флоре горно-равнинных видов. Экологический анализ выявил доминирование во флоре представителей «водного ядра» – гидро- и гелофитов, растений, для прохождения всего жизненного цикла которых необходима водная среда. Несмотря на высокую рекреационную нагрузку, в растительном покрове озера значительную роль играют виды-антропофобы, как правило, быстро исчезающие при воздействии антропогенных факторов. В этом заключается уникальность данной флоры. Установлено, что за более чем 35-летний период произошла значительная трансформация структуры растительного покрова, увеличилась площадь зарастания озера. Если раньше на озере доминировал водяной орех, то в настоящее время его сменили кувшинка чисто-белая и гидрилла мутноватая, занимающие около 35–40% акватории.

Ключевые слова: флора; растительность; ареал; экологический спектр; *Trapa pectinata*.

Введение

Манжерокское озеро расположено в предгорьях Алтая на высокой древней террасе правого берега р. Катунь на высоте 423 м над ур. м., в 2,5 км от современного русла реки (51°49' с.ш., 85°48' в.д.). Древность его происхождения и изолированное расположение способствовали сохранению здесь водяного ореха (*Trapa pectinata*) – эндемика Алтае-Саянской горной страны [1]. Род водяной орех, или рогульник (*Trapa* L., сем. Трарасеае), относится к числу реликтов третичной флоры, поэтому характер его современного распространения представляет большой научный интерес.

Род *Trapa* насчитывает до 200 видов [2], которые встречаются от умеренной зоны Северного полушария до тропиков Южного полушария. В пределах России этот род имеет дизъюнктивное распространение и сокращает свой ареал. Включенный в Красную книгу РСФСР [3] род *Trapa* исключен из нового издания Красной книги РФ [4], однако представлен во многих региональных Красных книгах. В связи с этим в России большинство исследований рода *Trapa* посвящено изучению экологии и биологии его представителей в рамках биоразнообразия [5–11]. В то же время во многих зарубежных публикациях этот вид считается агрессивным [12, 13] и часто используется для фиторемидации водоемов [14, 15].

Водяной орех занесен в Красную книгу Республики Алтай [16] и имеет статус 1 (Е) – вид, находящийся под угрозой исчезновения. Лимитирующими факторами для его роста и развития являются активная хозяйственная деятельность (строительство гидросооружений, разбор воды на полив) и чрезмерная рекреационная нагрузка. В настоящее время Манжерокское озеро испытывает значительную антропогенную нагрузку, так как находится на транзитных путях к рекреационным центрам Алтайского края и Республики Алтай («Бирюзовая Катунь», с. Чемал, гора Белуха и др.) [17].

Флора и растительность Манжерокского озера подробно изучены В.В. Ильиным в середине XX в. [5]. В дальнейшем специальных исследований растительного покрова озера не проводилось.

Цель данной работы – изучить современное состояние флоры и растительности Манжерокского озера, а также оценить степень и характер изменения его растительного покрова за 35-летний период, прошедший с момента последних исследований.

Материалы и методики исследования

Манжерокское озеро имеет эллиптическую форму и простирается в северо-восточном направлении на 1 112 м при максимальной ширине 430 м, площадь зеркала – 0,4 км² [5]. По мнению Н.Г. Селедцова [18], озерная котловина образовалась от запруживания древней долины р. Катунь боковой мореной ледника, что подтверждается строением ее берегов и вытянутостью в направлении долины. Уровень зеркала озера на 88 м выше современного уровня Катунь, оно фактически находится на поверхности морены. Максимальная глубина – около 3,0 м. Дно озера сравнительно ровное. Донные отложения вдоль берегов песчаные и илисто-песчаные, на основной акватории – сапропели мощностью свыше 5 м.

Согласно геоботаническому районированию территория, на которой расположено Манжерокское озеро, находится в лесостепном поясе Чемальского таежно-лесостепного района [19], или в Чемало-Майминском лесостепном районе [1]. Район расположения озера отличается широким развитием сосновых лесов с примесью березы, а из степной растительности – петро-

фильных вариантов каменистых степей, особенно характерных для крутых склонов долины Катуня.

Вода озера пресная. По химическому составу она относится к хлоридно-гидрокарбонатно-кальциево-натриевому типу со слабощелочной (рН 7,2) реакцией среды [5].

Питание озера происходит за счет атмосферных осадков, ручьев, стекающих со склонов горы Синюха, и грунтовых вод. По данным Н. Г. Селедцова [18], в прошлом режим озера в течение года и по сезонам изменялся незначительно. Однако в настоящее время амплитуда колебания уровня озера достигает 1,0 м, что, по мнению Ю.М. Цимбалея [20], связано с фрагментарной вырубкой леса у подножия горы Синюха и полным сведением березово-соснового бора на шестой террасе. В результате грунтовые воды лишились основной доли атмосферного питания, а их уровень стал зависимым от увлажненности года.

Работа выполнена на основе результатов полевых исследований, проведенных в июле 2010 г. Исследования проводили с применением стандартных методов сбора, гербаризации, описания и картирования высшей водной растительности [21]. Для оценки степени трансформации растительного покрова проанализированы данные предыдущих исследователей [5, 18], а также просмотрен гербарий ЦСБС СО РАН (NSK). Используемая в работе номенклатура таксонов по сосудистым растениям соответствует сводке С.К. Черепанова [22], по мохообразным – сводке M.S. Ignatov et al. [23], по харовым – работе L. Krienitz, P. Nowak [24]. Объем вида *Trapa pectinata* V. Vassil. принят по работе Н.Н. Цвелева [25].

Результаты исследования и обсуждение

Флора Манжерокского озера относительно богата по видовому разнообразию. Отмечено 34 вида из 5 отделов 20 семейств и 24 родов (таблица). По числу видов доминируют цветковые (*Magnoliophyta*) – 29 видов, мохообразные (*Bryophyta*) представлены двумя видами, харовые водоросли (*Charophyta*), папоротникообразные (*Polypodiophyta*) и хвощи (*Equisetophyta*) включают в свой состав по одному виду.

Среди цветковых растений однодольные по сравнению с двудольными вносят значительно больший вклад в видовое разнообразие флоры (59 и 26% соответственно), что характерно для гюларктических флор, где гидрофильная линия эволюции более развита у класса однодольных, чем у класса двудольных [26]. Еще больше это проявляется в «водном ядре» флоры, объединяющем только истинно водные виды и включающем в свой состав 29 видов, из которых 20 видов (69%) – однодольные растения. Наибольшее число видов отмечено в семействах *Superaceae* (7 видов), *Potamogetonaceae* (5 видов) и *Nymphaeaceae* (3 вида), остальные семейства представлены одним-двумя видами.

Список видов водной и прибрежно-водной растительности Манжерокского озера
 [Species of aquatic and shore-aquatic vegetation of Manzherokskoe Lake]

Таксон [Taxon]	Распространение [Species area]			Эколог. группы [Ecolog. group]	Обилие [Species abundance]		Гемеробильн. [HM]
	Долготн. элементы [Longitude elements]	Широтн. элементы [Latitude elements]	Высотн. элементы [Altitude elements]		1976 г. [5]	2010 г.	
<i>Chara vulgaris</i> L.	–	–	–	–	1	–	–
<i>Nitella syncarpa</i> Kutz.	EA	p	FM	HD	1	1	–
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	–	–	–	–	2	–	–
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	C	b	FM	HG	–	2	–
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	P	p	FM	HG	–	2	–
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	C	p	FMA	HL	1	1	APT
<i>Thelypteris palustris</i> (Salisb.) Schott	C	p	F	HHL	–	3	APPB
<i>Typha angustifolia</i> L.	P	p	F	HL	–	3	APPL
<i>T. latifolia</i> L.	C	p	FM	HL	2	2	APPL
<i>Sparganium gramineum</i> Georgi	EA	bt	FM	HL	–	2	APT
<i>S. emersum</i> Rehm.	–	–	–	–	2	–	–
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	C	p	FM	HD	–	1	APT
<i>P. compressus</i> L.	C	bt	FM	HD	1	1	APT
<i>P. natans</i> L.	C	bsm	FM	HD	3	3	APT
<i>P. perfoliatus</i> L.	P	p	FM	HD	2	3	APT
<i>P. praelongus</i> Wulf.	C	bt	FMA	HD	1	3	APT
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	EA	p	FM	HD	2	3	APT
<i>Hydrilla verticillata</i> (L. fil) Royle	P	p	FM	HD	3	4	APT
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	EA	bm	F	HD	1	3	APT
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	–	–	–	–	2	–	–
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	C	bsm	F	HL	1	1	APPB
<i>Carex contigua</i> Hoppe	ES	b	FMA	HM	–	2	APPL
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	EA	b	FM	HHL	–	3	APPB
<i>C. pseudocyperus</i> L.	C	p	F	HHL	–	3	APT
<i>C. rhynchophysa</i> C.A.Mey	EA	p	FM	HHL	–	1	APT
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	P	p	FM	HL	–	2	АФЛ
<i>Scirpus lacustris</i> L.	EA	p	F	HL	3	1	APT
<i>S. radicans</i> Schkuhr.	EA	bm	F	HHL	–	2	APT
<i>Calla palustris</i> L.	C	bt	FM	HL	3	3	APPB
<i>Lemna minor</i> L.	P	p	FM	HD	1	1	APPL
<i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC.	EA	bm	FM	HD	1	1	APPB

О к о н ч а н и е т а б л и ц ы [Table (end)]

Таксон [Taxon]	Распространение [Species area]			Эко- лог. груп- пы [Ecolog. group]	Обилие [Species abundance]		Гемеро- биальн. [HM]
	Долготн. элементы [Longitude elements]	Ши- ротн. эле- менты [Latitude elements]	Высотн. эле- менты [Altitude elements]		1976 г. [5]	2010 г.	
<i>Nymphaea candida</i> J. Presl.	EA	bm	FM	HD	3	4	APPB
<i>N. tetragona</i> Georgi	C	bm	FM	HD	1	1	APPB
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	C	bm	FM	HD	1	1	APT
<i>Trapa pectinata</i> V. Vassil.	ES	bsm	FM	HD	4	2	APPB
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	C	bm	FM	HNL	3	3	APPB
<i>Utricularia minor</i> L.	C	bm	F	HD	–	3	APPB
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	–	–	–	–	1	–	–
<i>Galium trifidum</i> L.	C	bm	FM	HG	–	2	APT

Примечание. Распространение. Долготные элементы: P – плурирегиональный, C – циркумполярный, EA – евразийский, ES – евросибирский; широтные элементы: p – плуризональный, b – boreальный, bm – boreально-меридиональный, bsm – boreально-субмеридиональный, bt – boreально-температный; высотные элементы: F – равнинные, FM – горно-равнинные и FMA – равнинно-горно-альпийские. Экологические группы: HD – гидрофиты, HL – гелофиты, HNL – гигрогелофиты, HG – гигрофиты, HM – гигромезофиты. Обилие видов: 1 – необильный вид, представленный единичными экземплярами в сообществах или на открытых мелководьях; 2 – малообильный, сопутствующий вид, не входящий в число доминантов или содоминантов фитоценозов; 3 – обильный вид, обычно содоминант, либо образующий небольшие, рассеянные по мелководьям куртины; 4 – высокообильный вид, доминирующий в фитоценозах, образующий обширные заросли. Гемеробиальность (HM): APT – антропотолеранты, APPB – антропофобы, APPL – антропофилы.

[Note. **Species area.** Longitude elements: P - Pluriregional, C - Circumpolar, EA - Eurasian, ES - Eurosiberian; Latitude elements: p - Plurizonal, b - Boreal, bm - Boreal-meridional, bsm - Boreal-submeridional, bt - Boreal-temperate; Altitude elements: F - Lowland, FM - Mountain-lowland and FMA - Lowland-mountain-alpine. **Ecological groups:** HD - Hydrophytes, HL - Helophytes, HNL - Hygrohelophytes, HG - Hygrophytes, HM - Hygromesophytes. **Abundance of species:** 1 - Non-abundant species represented by single specimens in communities or in open shallow water; 2 - Low-abundant accompanying species which are not included in the number of dominants or codominants of phytocenoses; 3 - Abundant species, commonly codominant, or forming small clumps scattered throughout shallow waters; 4 - Highly abundant species, dominant in phytocenoses forming extensive thickets. Hemerobiality (HM): APT - Anthropotolerant, APPB - Anthropophobe, APPL - Anthropophile].

За более чем 35-летний период, прошедший с момента последних исследований флоры Манжерокского озера В.В. Ильиным [5], произошли некоторые изменения ее видового состава. В первую очередь увеличилось как видовое, так и таксономическое разнообразие водных растений. Если ранее на озере было обнаружено 25 видов из 21 рода и 17 семейств, то в настоящее время уже выявлено 34 вида из 20 семейств и 24 родов. Видовое разнообразие возросло преимущественно за счет представителей семейства осоковых (6 видов) и мохообразных (2 вида). С одной стороны, это растения увлаж-

ненных местообитаний, которые В.В. Ильин мог сознательно не включить в список флоры озера. С другой стороны, это преимущественно небогатые (*Sphagnum magellanicum*, *Drepanocladus aduncus*, *Scirpus radicans*) или малообильные виды (*Carex contigua*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophysa*), которые могли появиться на озере в последние годы. При этом часть видов, указываемых В.В. Ильиным как «редкие» и «менее обильные» (*Chara vulgaris*, *Utricularia vulgaris*, *Sparganium emersum*, *Fontinalis antipyretica*), не найдены. Возможно, эти виды исчезли из растительного покрова озера или их численность очень мала, и они не отмечены при исследованиях. Не обнаружен также и тростник (*Phragmites australis*), отнесенный В.В. Ильиным к группе менее обильных. Этот широко распространенный на равнине вид очень редко встречается в горах Алтая и в настоящее время, вероятно, также выпал из состава флоры Манжерокского озера. Нельзя исключить и различные подходы к пониманию некоторых таксонов (*Sparganium emersum* и *S. gramineum*; *Utricularia minor* и *U. vulgaris*). Таким образом, изменение видового разнообразия флоры Манжерокского озера является незначительным.

Для анализа географического распространения видов флоры Манжерокского озера использованы координатные географические элементы, выделенные в системе долготных секторов [27], биогеографических зон [28] и высоте над уровнем моря (см. таблицу).

Долготная характеристика ареала вида во флоре озера представлена 4 географическими элементами: плюрирегиональным (Р), охватывающим все континенты Северного и Южного полушарий; циркумполярным (С) – внетропическая часть Евразии и Северной Америки (голарктические бореальные); евразийским (ЕА) – внетропическая Евразия и евросибирским (ЕС) – Европа и западная часть Северной Азии. Широкий циркумполярный ареал имеют 16 видов, или 47% всей флоры. Вместе с шестью видами, имеющими плюрегиональный ареал (*Drepanocladus aduncus*, *Typha angustifolia*, *Hydrilla verticillata*, *Eleocharis palustris*, *Lemna minor*, *Potamogeton perfoliatus*), их можно считать космополитами. Распространение 10 видов (29%) ограничено пределами Евразии: *Scirpus lacustris* и *S. radicans*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea candida*, *Sagittaria natans* и др. Оригинальность флоре придает эндемик Алтае-Саянской ботанико-географической провинции *Trapa pectinata* [1, 23]. Во Флоре Сибири [29] этот вид описан как *Trapa natans* L. s.l. с оговоркой, что растения, встречающиеся в Сибири, требуют всестороннего исследования. Мы придерживаемся мнения Н.Н. Цвелева [23], согласно которому на Алтае произрастает именно *Trapa pectinata* V. Vassil., являющийся эндемом Алтая и Западного Саяна.

В географическом спектре флоры отмечены виды с плюризональным (р), бореальным (b), бореально-температным (bt), бореально-субмеридиональным (bsm), бореально-меридиональным (bm) ареалами. При анализе географического спектра флоры наглядно проявилась азональность водных растений. Большинство видов (79%) встречаются в нескольких биогеографических зонах или плюризональны. И только пятая часть видов (21%)

ограничена бореальной и температурной зонами, в пределах которых расположена территория Горного Алтая.

Третьей биогеографической координатой, по В.В. Чепинога [30], является высота над уровнем моря. По приуроченности растений к определенной высоте над уровнем моря во флоре выделено три типологических группы: F – равнинные, FM – горно-равнинные и FMA – равнинно-горно-альпийские. Расположение озера в предгорьях Алтая определило преобладание во флоре горно-равнинных видов (23 вида, или 68%), встречающихся как на равнине, так и в горах. Преимущественно равнинными являются 8 видов (24%): *Thelypteris palustris*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Scolochloa festucacea*, *Carex pseudocyperus* и др. Лишь три вида (*Equisetum fluviatile*, *Potamogeton praelongus* и *Carex contigua*) распространены на всем диапазоне высот от равнин до высокогорий.

При экологическом анализе флоры по отношению к фактору увлажнения все виды разделены на пять типологических групп: гидрофиты (HD), гелофиты (HL), гигрогелофиты (HNL), гигрофиты (HG) и гигромезофиты (HM) (см. таблицу). Гидрофиты включают: харовые водоросли (*Nitella syncarpa*); погруженные не укореняющиеся (*Ceratophyllum demersum*, *Utricularia minor*); погруженные укореняющиеся (*Potamogeton berchtoldii*, *P. compressus*, *P. perfoliatus* и др.); укореняющиеся с плавающими на воде листьями (*Potamogeton natans*, *Sagittaria natans*, *Trapa pectinata*, *Nuphar pumila* и др.) и свободно плавающие на поверхности воды (*Lemna minor*) растения. Эти виды составляют большинство во флоре водоема (16 видов, или 47%). Для прохождения всего жизненного цикла им необходима водная среда, и в условиях Манжерокского озера они обычны в пределах глубин от 0,3 до 2,5 м.

Сообщества с доминированием гелофитов, или воздушно-водных растений, располагаются у берегов до глубины 1,0–1,2 м, реже глубже. Наиболее глубоко проникают высокотравные гелофиты (*Typha angustifolia* и *Scirpus lacustris*). Низкотравные гелофиты предпочитают глубины 0,5–1,0 м (*Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *Sparganium gramineum* и др.).

Гигрогелофиты в Манжерокском озере – это растения сплавин. К ним относятся различные виды осок (*Carex lasiocarpa*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophylla*), вахта (*Menyanthes trifoliata*), папоротник (*Thelypteris palustris*). Вместе с гидрофитами и гелофитами они составляют гидрофильное ядро флоры, включающее 29 видов (85%).

Представители гигрофитов растут на сплавинах, входя в сообщества гело- и гигрогелофитов (*Sphagnum magellanicum*, *Drepanocladus aduncus*, *Galium trifidum*). Гигромезофиты – растения высоких уровней затопления береговой зоны – представлены во флоре одним видом – *Carex contigua*.

По устойчивости к антропогенной нагрузке (гемеробиальность [30, 31]) большинство видов (56%), растущих на озере, являются антропоотолерантами (АРТ), т.е. относительно устойчивыми к действию антропогенных факторов. Число антропофилов (АПЛ) – видов, образующих синантропные со-

общества, незначительно (5 видов, или 15% флоры). К ним можно отнести ряску (*Lemna minor*), рогозы (*Typha angustifolia* и *T. latifolia*), осоку (*Carex contigua*) и болотницу (*Eleocharis palustris*). Уникальность флоры заключается в высокой доле антропофобов (АРРВ), которые, как правило, быстро выпадают при нарастающем воздействии антропогенных факторов. Это такие виды, как *Calla palustris*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Trapa pectinata* и др., составляющие 17% флоры. Дальнейшее увеличение антропогенной нагрузки может привести к сокращению площади их сообществ или полному исчезновению этих видов.

Примером такой трансформации являются значительные изменения в структуре растительного покрова озера. По данным В.В. Ильина [5], в 1964–1972 гг. основным ценозообразователем на озере являлся водяной орех (*Trapa pectinata*). Общая площадь группировки составляла около 13% акватории (рис. 1).

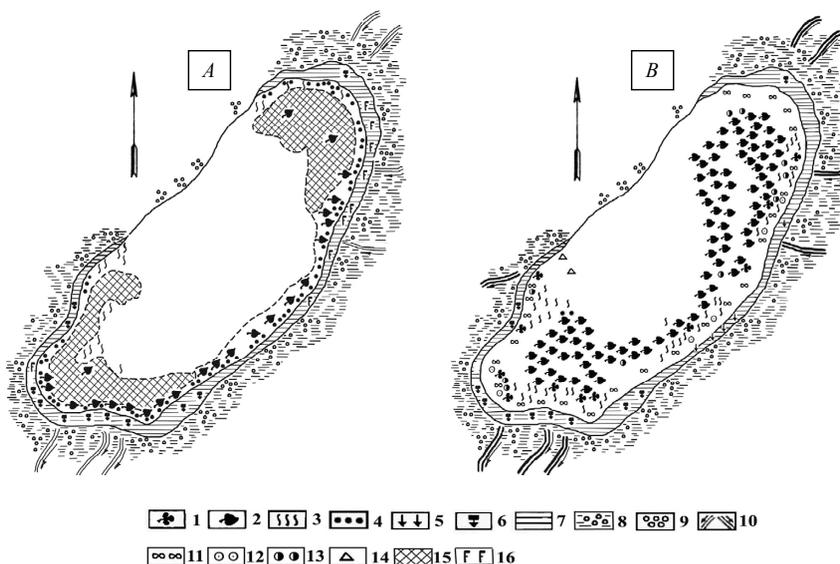


Рис. 1. Схема зарастания Манжерокского озера: *A* – по: (Ильин, 1982), *B* – 2010 г. [Fig. 1. Manzherokskoe lake overgrowing. *A* - according to VV Il'in [5], *B* - 2010].

Примечание [Note]: 1 – *Trapa pectinata*; 2 – *Nymphaea candida*; 3 – *Hydrilla verticillata*; 4 – *Scirpus lacustris*; 5 – *Typha angustifolia*; 6 – *Typha latifolia*; 7 – сплавина [floating island] (*Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Carex*); 8 – заболоченный берег [boggy shore]; 9 – кустарники [shrubs] (*Salix*, *Padus*, *Viburnum*); 10 – ручьи [streams]; 11 – *Hydrocharis morsus-ranae*; 12 – *Utricularia minor*; 13 – *Potamogeton natans*; 14 – *Potamogeton praelongus*; 15 – гр. *Trapa pectinata*; 16 – *Phragmites australis*

В настоящее время водяной орех относится к малообильным видам и входит в качестве сопутствующего вида в сообщество кувшинки чисто-белой (*Nymphaea candida*), доминирующее на озере (рис. 1). В ярусе пла-

вающих растений в составе этих сообществ часто встречаются рдест плавающий (*Potamogeton natans*) и стрелолист плавающий (*Sagittaria natans*). В ярусе погруженных растений – рдесты длиннейший и пронзеннолистный (*Potamogeton praelongus* и *P. perfoliatus*), роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum*) и гидриллы мутовчатая (*Hydrilla verticillata*). Гидриллы в настоящее время из разряда обильных перешла в разряд высокообильных видов, доминирующих в фитоценозах и образующих обширные заросли. Площадь сообщества кувшинки чисто-белой и гидриллы мутовчатой в настоящее время составляет около 35–40% акватории, не заросшими остаются только центральная часть водоема и участок вдоль западного берега, где расположена «пляжная зона».

Характерной чертой в зарастании озера остается наличие сплавин, которые окаймляют его на большей части береговой линии. Их площадь, по данным космоснимков, практически не изменилась. Ширина сплавин составляет от 5 до 45 м. Главными сплавинообразователями являются вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*), телиптерис болотный (*Thelypteris palustris*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*), осоки (*Carex lasiocarpa*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophysa*). Вдоль края сплавин часто встречаются пузырчатка малая (*Utricularia minor*), водокрас (*Hydrocharis morsus-ranae*) и ряска малая (*Lemna minor*).

Интересной особенностью Манжерокского озера, которую отмечал еще В.В. Ильин [5], наряду с его высоким видовым разнообразием является значительное отличие его флоры и растительности от флоры и растительности озер среднегорного и высокогорного Алтая. Так, в Теньгинском озере, расположенном на высоте около 1 000 м над ур. м., доминируют харовые водоросли, рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus*), пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris*), уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum*) [32]. В высокогорных озерах бассейна р. Чульча, расположенных на высоте от 1 400 до 2 000 м над ур. м., доминируют водные мхи, рдесты (*Potamogeton alpinus*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*), пузырчатка обыкновенная, уруть (*Myriophyllum verticillatum* и *M. sibiricum*) [33]. В высокогорном озере Джулуколь, расположенном на высоте 2 000 м над ур. м. в истоках р. Чулышман, также преобладают различные виды рдестов (*Potamogeton compressus*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*), роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum*), ряска тройчатая (*Lemna trisulca*) [34, 35]. К числу рдестовых озер относится и глубоководное Телецкое озеро, расположенное в горно-таежной зоне на высоте 434 м над ур. м. [36], и озеро Ая, находящееся недалеко от Манжерокского, но только на левом берегу р. Катунь на высоте 380 м над ур. м. [37]. Во всех этих озерах отсутствуют или слабо распространены растения с плавающими на воде листьями, которые доминируют в Манжерокском озере.

По составу доминирующих видов Манжерокское озеро похоже на Колыванское, расположенное в предгорьях Алтая в бассейне р. Чарыш на высоте 439 м над ур. м. [38]. Общими для этих озер, кроме водяного ореха (в Ко-

лыванском озере это *Trapa natans* L. s. l.), являются виды, отсутствующие в горных озерах: кувшинка чисто-белая, кубышка малая (*Nuphar pumila*), водокрас, гидрилла мутовчатая, ряска малая, роголистник погруженный. Сходство флористического и фитоценологического составов этих озер объясняется, вероятно, сходным комплексом экологических условий.

Заключение

Манжерокское озеро является местом произрастания реликта третичной флоры – водяного ореха (*Trapa pectinata*), занесенного в Красную книгу Республики Алтай и многие региональные Красные книги России. Флора Манжерокского озера характеризуется высоким видовым разнообразием и значительно отличается от флоры озер среднегорного и высокогорного Алтая. В географическом спектре флоры доминируют широкоареальные горно-равнинные виды. В экологическом спектре – представители «гидрофильного ядра» гидро-, гело- и гиругеллофиты. За последние 35 лет произошли значительные изменения в структуре растительного покрова и площади зарастания озера. Смена доминантов – сообщества *Trapa pectinata* сменили сообщества *Nymphaea candida* и *Hydrilla verticillata*, покрывающие сейчас около 35–40% акватории. Дальнейшее увеличение антропогенной нагрузки может привести к сокращению площади сообществ или полному исчезновению видов-антропофобов, таких как *Trapa pectinata*, придающих уникальность флоре.

Авторы выражают благодарность канд. биол. наук, н.с. лаборатории водной экологии А.В. Котовицкову (ИВЭП СО РАН) за помощь в сборе материала.

Литература

1. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск : Сиб. отд. АН СССР, 1960. 449 с.
2. Васильев В.Н. Водяной орех и перспектива его культуры в СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 100 с.
3. Красная книга РСФСР (растения) / гл. ред. А.П. Тахтаджан. М. : Росагропромиздат, 1988. 591 с.
4. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / гл. ред. Ю.П. Трутнев. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
5. Ильин В.В. Флора и растительность Манжерокского озера (Алтай) // Ботанический журнал. 1982. Т. 67. С. 210–220.
6. Лисицина Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.Г. Флора водоемов Волжского бассейна. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. 219 с.
7. Савин Г.А., Колесникова И.Л., Клинова Г.Ю. Химический состав и особенности экологии водяного ореха *Trapa natans* L. в Волгоградской области // Альманах современной науки и образования. 2007. № 6 (6). С. 126–127.
8. Лесков А.П. Экология и биология *Trapa natans* L. (Восточное Забайкалье) // Вестник Бурятского государственного университета. 2008. № 4. С. 111–116.

9. Дементьева С.М., Петушкова Т.П. К экологии и распространению *Trapa natans* L. в озерах Тверской области // Экология. 2010. № 5. С. 393–396.
10. Берестенко Е.Н., Кислов Д.Е. Индикация представителей рода *Trapa* L. Приморского края по морфометрическим признакам плодов // Вестник КрасГАУ. 2013. № 11. С. 94–100.
11. Болотова Я.В. Распространение видов рода *Trapa* L. (Трапасае) на территории Амурской области (российский Дальний Восток) // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2014. Т. 11, № 2. С. 22–28.
12. Markovic G., Vicentijevic-Markovic-G., Tanaskovic S. First Record of Water Chestnut (*Trapa natans* L., Trapaceae, Myrtales) in Central Serbia // Journal of Central European Agriculture. 2015. 16(4):436–444. Doi: 10.5513/JCEA01/16.4.1650.
13. Georg A. Janauer, Udo Schmidt-Mumm, Brigitte Schmidt. Aquatic macrophytes and water current velocity in the Danube River // Ecological Engineering. 2010. 36(9). PP. 1138–1145.
14. Kuldeep Baudhdh. The suitability of *Trapa natans* for phytoremediation of inorganic contaminants from the aquatic ecosystems // Ecological Engineering. 2015. № 83. PP. 39–42.
15. Tall Laure, Caraco Nina, Maranger Roxane. Denitrification hot spots: dominant role of invasive macrophyte *Trapa natans* in removing nitrogen from a tidal river // Ecological Applications. 2011. Vol. 21, № 8. PP. 3104–3114.
16. Красная книга Республики Алтай (растения) / под ред. И.М. Красноборова. Горно-Алтайск : Изд-во ГАГУ, 2007. 272 с.
17. Цимбалей Ю.М. О геотехнических мерах в восстановлении и охране Манжерокского озера // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. 2014. № 35. С. 58–62.
18. Селедцов Н.Г. Айское, Манжерокское и Тенгинское озера Горного Алтая // Известия Алтайского отделения географического общества СССР. 1963. Вып. 2. С. 54–73.
19. Огуреева Г.Н. Ботаническая география Алтая. М. : Наука, 1980. 188 с.
20. Цимбалей Ю.М. Экологические проблемы рекреационного освоения Манжерокского озера (Северный Алтай) // Мир науки, культуры, образования. 2008. № 2 (9). С. 22–26.
21. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб. : Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
22. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья–95, 1995. 991 с.
23. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Т. 15. PP. 1–130.
24. Krienitz L., Nowak P. Systematik der Charophyceae // Armluchteralgen–Die Characeen Deutschlands. Berlin, Heidelberg: Springer, 2016. S. 17–27. Doi: 10.1007/978–3–662–47797–7.
25. Цвелев Н.Н. О роде *Trapa* L. (Трапасае) в Восточной Европе и Северной Азии // Новости систематики высших растений. 1993. Т. 29. С. 99–107.
26. Кузьмичев А.И. Гидрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб. : Гидрометеиздат, 1992. 215 с.
27. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л. : Наука, 1978. 248 с.
28. Meusel H., Jäger E. & Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena : VEB G. Fischer Verlag, 1965. 583 S.
29. Флора Сибири. Geraniaceae–Cornaceae / под ред. Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 1996. Т. 10. 254 с.
30. Чепинога В.В. Флора и растительность водоемов Байкальской Сибири. Иркутск, 2015. 468 с.
31. Флора Байкальской Сибири. Информационная система / сост. В.В. Чепинога и др. Иркутск, 2010. URL: <http://www.flora.baikal.ru>
32. Ильин В.В. Водная растительность Теньгинского озера // Природа и природные ресурсы Горного Алтая. Горно-Алтайск : Изд-во ГАГУ, 1971. С. 165–176.

33. Зарубина Е.Ю. Состав и структура флоры сосудистых растений водоемов и водотоков бассейна р. Чульчи // Мир науки, культуры и образования. 2009. № 1 (13). С. 32–35.
34. Ильин В.В. Распространение некоторых водных растений в озерах Алтая и их новые местонахождения // Известия СО АН СССР. Серия: Биол. науки. 1981. Вып. 3, № 15. С. 89–97.
35. Зарубина Е.Ю., Соколова М.И. Состав и структура гигрофильной флоры р. Чулышман // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы Седьмой Международной научно-практической конференции / отв. ред. А.И. Шмаков. Барнаул : Изд-во РПК «Арктика», 2008. С. 93–95.
36. Зарубина Е.Ю., Яныгина Л.В., Бурмистрова О.С., Митрофанова Е.Ю., Ким Г.В., Котовицков А.В., Крылова Е.Н., Ковешников М.И. Литоральные биоценозы как один из факторов устойчивости экосистемы Телецкого озера // Ползуновский вестник. 2005. № 4–2. С. 201–207.
37. Ильин В.В. Водные растения оз. Айского // Вопросы ботаники: науч. тр. / отв. ред. Р.Я. Федоткина. Барнаул : Изд-во Барнаул. гос. пед. ин-та, 1974. С. 12–17.
38. Дурникин Д.А., Зарубина Е.Ю., Ковешникова А.С. Динамика растительности Кольванского озера (Алтайский край) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана : сб. науч. ст. Гербария им. В.В. Сапожникова / отв. ред. А.И. Куприянов. Барнаул : Изд-во АГУ, 2005. С. 84–90.

Сведения об авторах:

Зарубина Евгения Юрьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории водной экологии Института водных и экологических проблем СО РАН (656038, г. Барнаул, Россия, ул. Молодежная, 1).

E-mail: zeur11@mail.ru

Соколова Мария Ивановна – м.н.с. лаборатории водной экологии Института водных и экологических проблем СО РАН (656038, г. Барнаул, Россия, ул. Молодежная, 1).

E-mail: msokolova@iwep.ru

*Поступила в редакцию 05.05.2016 г.; повторно 06.10.2016 г.;
принята 19.10.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.*

Zarubina EYu, Sokolova MI. Transformation of the plant cover structure of Manzherokskoe lake (West Altai) over 35 years. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):47-61. doi: 10.17223/19988591/36/4 In Russian, English summary

Eugenia Yu. Zarubina, Mariya I. Sokolova

*Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Barnaul, Russian Federation*

Transformation of the plant cover structure of Manzherokskoe Lake (West Altai) over 35 years

We evaluated Manzherokskoe Lake flora and vegetation modern condition on the basis of the field data. Manzherokskoe Lake (51°49'N, 85°48'E) is a habitat of the water chestnut (*Trapa pectinata*), which is a cladotype, endemic of the Altai and the West Sayans. The aim of this research was to explore Manzherokskoe Lake flora and vegetation modern condition and to estimate changes in its vegetation over the 35-year period. The work was carried out on the basis of field studies results, obtained by standard methods in July 2010. Investigations were realized by standard methods of collection, herborization, description and mapping of the higher water vegetation. The taxa nomenclature used in the research on vascular plants corresponds to

SK Cherepanov's summary, on bryophytes - MS Ignatov and coauthors' summary, on Charophyceae - the work of L Krienitz and P. Nowak. *Trapa pectinata* V. Vassil. species volume is considered according to NN Tsveleva.

We demonstrated that a complex of natural factors favorable for aquatic plants formed in the lake. Due to this, Manzherokskoe Lake flora is characterized by sublime ecosystem diversity and is very different from the flora of the mid-mountain and high-mountain Altai. Species with wide areas dominate in the areal spectrum of flora. The lake location in the foothills of the Altai Mountains predetermined the prevalence of mountain-lowland species in the flora. Environmental analysis showed the domination of "hydrophilic core" representatives, i.e. hydrophytes and gelophytes. The aquatic habitat is necessary for these plants to pass through their life cycle. We revealed that despite high recreational water utilization, anthropophobic species playing a significant role in the plant cover disappear with exposure to anthropogenic factors. Therein lies the uniqueness of this flora. We found out that the plant cover structure had transformed over the 35-year period and the area of the water reservoir overgrowing had increased. If earlier the water chestnut (*Trapa pectinata*) dominated in the lake, now it is replaced by the white water lily (*Nymphaea candida*) and the hydrilla (*Hydrilla verticillata*), which occupy about 35-40% of the water area.

Acknowledgments: The authors thank Cand. Sci. (Biol.), Researcher AV Kotovshchikov (Laboratory of Aquatic Ecology, Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russia) for assistance in collecting material.

The article contains 1 Figure, 1 Table, 38 References.

Key words: *flora; vegetation; area; ecological repertoire; Trapa pectinata.*

References

1. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [Vegetative cover of Altai]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1960. 449 p. In Russian
2. Vasil'ev VN. Vodyanoy orekh i perspektiva ego kul'tury v SSSR [Water chestnut and its culture perspective in the USSR]. Moscow; Leningrad: AN SSSR Publ.; 1960. 100 p. In Russian
3. *Krasnaya kniga RSFSR (rasteniya)* [The Red list of the RSFSR (plants)]. Takhtajan AP, editor. Moscow: Rosagropromizdat Publ.; 1988. 591 p. In Russian
4. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red list of the Russian Federation (Plants and Fungi)]. Trutnev YuP, editor. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2008. 855 p. In Russian
5. Il'in VV. Flora i rastitel'nost' Manzherokskogo ozera (Altay) [Flora and vegetation of Manzherokskoe lake (Altai)]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1982;67(2):210-220. In Russian
6. Lisitsina LI, Papchenkov VG, Artemenko VG. Flora vodoemov Volzhskogo basseyna [Flora of the Volga basin reservoirs]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat Publ.; 1993. 219 p. In Russian.
7. Savin GA, Kolesnikova IL, Klinkova GYu. Khimicheskiy sostav i osobennosti ekologii vodyanogo oreha *Trapa natans* L. v Volgogradskoy oblasti [Chemical constitution and ecology features of water chestnut *Trapa natans* L. in Volgograd Region]. *Almanac of Modern Science and Education*. 2007;6(6):126-127. In Russian
8. Leskov AP. Ecology and biology *Trapa natans* L. in condition of East Transbaikalia. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2008;4:111-116. In Russian
9. Dement'eva SM, Petushkova TP. On the ecology and distribution of *Trapa natans* L. in Lakes of the Tver Region. *Russian Journal of Ecology*. 2010;41:440-444. doi: [10.1134/S1067413610050139](https://doi.org/10.1134/S1067413610050139)

10. Berestenko EN, Kislov DE. Classification of genus *Trapa* L. species of the Primorskiy krai by fruit morphometric features. *The Bulletin of KrasGAU*. 2013;11:94-100. In Russian, English summary
11. Bolotova YaV. Distribution of species of genus *Trapa* L. (Trapaceae) in the Amur Region (Russian Far East)]. *Vestnik Severo-Vostochnogo Federal'nogo Universiteta im. M.K. Ammosova*. 2014;11(2):22-28. In Russian
12. Markovic G. Vicentijevic-Markovic-G, Tanaskovic S. First Record of Water Chestnut (*Trapa natans* L., Trapaceae, Myrtales) in Central Serbia. *Journal of Central European Agriculture*. 2015;16(4):436-444. doi: [10.5513/JCEA01/16.4.1650](https://doi.org/10.5513/JCEA01/16.4.1650)
13. Janauer GA, Schmidt-Mumm U, Schmidt B. Aquatic macrophytes and water current velocity in the Danube River. *Ecological Engineering*. 2010;36(9):1138-1145. doi: [10.1016/j.ecoleng.2010.05.002](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.05.002)
14. Bauddh K. The suitability of *Trapa natans* for phytoremediation of inorganic contaminants from the aquatic ecosystems. *Ecological Engineering*. 2015;83:3942. doi: [10.1016/j.ecoleng.2015.06.003](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.06.003)
15. Tall L, Caraco N, Maranger R. Denitrification hot spots: dominant role of invasive macrophyte *Trapa natans* in removing nitrogen from a tidal river. *Ecological Applications*. 2011;21(8):3104-3114. doi: [10.1890/11-0061.1](https://doi.org/10.1890/11-0061.1)
16. *Krasnaya kniga Respubliki Altay (rasteniya)* [The Red list of the Republic of Altai (plants)]. Krasnoborov IM, editor. Gorno-Altaysk: GAGY Publ.; 2007. 272 p. In Russian
17. Tsybalei YuM. On geotechnical measures for restoration and protection of Lake Manzherok. *Izvestiya Altayskogo otdeleniya Russkogo Geograficheskogo Obshchestva*. 2014;35:58-62. In Russian, English summary
18. Seledtsov NG. Ayskoe, Manzherokskoe i Tenginskoe ozera Gornogo Altaya [Aya, Manzherokskoe and Tenginskoe lakes of Altai Mountains]. *Izvestiya Altayskogo otdeleniya Geograficheskogo Obshchestva USSR*. 1963;2:54-73. In Russian
19. Ogureeva GN. Botanicheskaya geografiya Altaya [Altai phytogeography]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 188 p. In Russian
20. Tsybalei YuM. Ecological problems of recreation development of Manzherokskoe lake (north Altai). *The World of Science, Culture and Education*. 2008;2 (9):22-26. In Russian, English summary
21. *Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem* [Manual on hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. Abakumov VA, editor. St. Petersburg: Gidrometeoizdat Publ.; 1992. 318 p. In Russian
22. Cherepanov SK. Vascular plants of Russia and adjacent states (The Former USSR). St. Petersburg: Mir & Sem'ya Publ.; 1995. 991 p. In Russian
23. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130.
24. Krienitz L, Nowak P. Systematik der Charophyceae. *Armleuchteralgen – Die Characeen Deutschlands*. 2016;17-27. doi: [10.1007/978-3-662-47797-7](https://doi.org/10.1007/978-3-662-47797-7) In German
25. Tsvelev NN. O rode *Trapa* L. (Trapaceae) v Vostochnoy Evrope i Severnoy Azii [About *Trapa* L. genus (Trapaceae) in Eastern Europe and North Asia]. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy*. 1993;29:99-107. In Russian
26. Kuz'michev AI. Gidrofil'naya flora yugo-zapada Russkoy ravniny i ee genesis [Hydrophilous flora of the Russian Plain south-west and its genesis]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat Publ.; 1992. 215 p. In Russian
27. Takhtadzhyan AL. Floristicheskie oblasti Zemli [Floristic regions of the Earth]. St. Petersburg: Nauka Publ.; 1978. 248 p. In Russian
28. Meusel H, Jäger E. & Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: VEB G. Fischer Verlag, 1965. 583 p. In German

29. *Flora Sibiri*. Geraniaceae–Cornaceae [Flora of Siberia. Geraniaceae–Cornaceae]. Vol. 10. Peshkova GA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1996. 254 p. In Russian
30. Chepinoga VV. Flora and vegetation of waterbodies in Baikal Siberia. Irkutsk: VB Sochava Institute of Geography SB RAS Publ.; 2015. 468 p. In Russian, English Summary
31. *Flora Baykal'skoy Sibiri. Informatsionnaya sistema* [Flora of the Baikal Siberia. Electronic resource]. Chepinoga VV, editor. Irkutsk, 2010. Available at: <http://www.flora.baikal.ru> (accessed 15.09.2016)
32. Il'in VV. Vodnaya rastitel'nost' Ten'ginskogo ozera [Aquatic vegetation of Tenginskoe lake]. In: *Priroda i prirodnye resursy Gornogo Altaya* [Nature and natural resources of the Altai Mountains]. Gorno-Altaysk: GAGU Publ.; 1971. pp. 165-176. In Russian
33. Zarubina EYu. The composition and structure of vascular plants flora in lakes and streams of river Chulcha basin. *The World of Science, Culture and Education*. 2009;1(13):32-35. In Russian, English summary
34. Il'in VV. Rasprostranenie nekotorykh vodnykh rasteniy v ozerakh Altaya i ikh novye mestonakhozhdeniya [Certain aquatic plants travel in Altai lakes and their new location]. *Izvestiya SB AN USSR. Seriya biologicheskie nauki*. 1981;3(15):89-97. In Russian
35. Zarubina EYu, Sokolova MI. Sostav i struktura gigrofil'noy flory r. Chulyshman [The composition and structure of hygrophilic flora in the Chulyshman river]. In: *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii: materialy Sed'moy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Problems of botany in South Siberia and Mongolia. Proc. of the Sci. Conf.]. Shmakov AI, editor. Barnaul: RPK "Arktika" Publ.; 2008. pp. 93-95. In Russian, English summary
36. Zarubina EYu, Yanygina LV, Burmistrova OS, Mitrofanova EYu, Kim GV, Kotovshchikov AV, Krylova EN, Koveshnikov MI. Litoral'nye biotsenozy kak odin iz faktorov ustoychivosti ekosistemy Teletskogo ozera [Littoral biocenoses as one of the Teletskoye ecosystem sustainability factor]. *Polzunovskiy vestnik*. 2005;4-2:201-207. In Russian
37. Il'in VV. Vodnye rasteniya oz. Ayskogo [Aya lake aquatic plants]. In: *Voprosy botaniki: nauchnye trudy* [Issues of botany: Scientific papers]. Fedotkina RYa, editor. Barnaul: Barnaul'skiy Gosudarstvennyy Pedinstitut Publ.; 1974. pp. 12-17. In Russian
38. Durnikin DA, Zarubina EYu, Koveshnikova AS. Dinamika rastitel'nosti Kolyvanskogo ozera (Altayskiy kraj) [Vegetation dynamics of Kolyvanskoe lake]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana: Sbornik nauchnykh statey Gerbariya im. VV Sapozhnikova* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan. Collection of scientific papers of the VV Sapozhnikov Herbarium]. Kupriyanov AI, editor. Barnaul: Altay State University Publ.; 2005. pp. 84-90. In Russian

Received 5 May 2016; Revised 6 October 2016;

Accepted 19 October 2016; Published 13 December 2016.

Author info:

Zarubina Eugenia Yu, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Aquatic Ecology, Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Molodezhnaya Str., Barnaul 656038, Russian Federation.

E-mail: zeur11@mail.ru

Sokolova Mariya I, Junior Researcher, Laboratory of Aquatic Ecology, Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Molodezhnaya Str., Barnaul 656038, Russian Federation.

E-mail: msokolova@iwep.ru

УДК 581.552(571.642)
doi: 10.17223/19988591/36/5

К.А. Корзников

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

Сосудистые растения спонтанно зарастающих участков разработки россыпного месторождения золота (р. Лангери, центральный Сахалин)

Работа выполнена при поддержке региональной общественной организации
«Экологическая вахта Сахалина».

*Рассматривается соотношение участия растений разных жизненных форм в растительном покрове техногенно нарушенных территорий. Обследованы участки горнопромышленного ландшафта, стихийно зарастающие с 1997–2010 гг. Выполнено 58 геоботанических описаний на пробных площадях 100 м², обнаружено 110 видов сосудистых растений. Среднее проективное покрытие сосудистых растений меняется от 5% на отвалах промытых пород до почти 50% в межотвальных понижениях. Участие древесных видов и видов многолетних трав значительно превышает участие одно- и двулетников. Среди древесных растений наибольший вклад в сложение растительного покрова вносят деревья пойменных местообитаний (*Salix* spp., *Alnus hirsuta*, *Populus suaveolens*) и *Betula platyphylla*, среди многолетних трав – *Trifolium repens*, *Chamaenerion angustifolium*, *Anaphalis margaritacea*, *Pilosella* × *floribunda*. Роль древесных растений значительна при зарастании отвалов промытых пород. В межотвальных понижениях их участие сопоставимо с участием многолетних трав. Во всех других типах техногенных экотопов преимущество остается за многолетними травянистыми растениями. Многомерная ординация показала разнонаправленность векторов числа видов древесных растений и их проективного покрытия с векторами общего проективного покрытия, числа видов и проективного покрытия многолетних трав.*

Ключевые слова: *техногенный ландшафт; зарастание; первичная сукцессия; жизненная форма; анализ главных компонент.*

Введение

В ходе разработок месторождений полезных ископаемых возникает особый техногенный горнопромышленный ландшафт [1]. На Дальнем Востоке России площадь территорий с таким ландшафтом неуклонно возрастает [2, 3]. Нарушенные территории оставляют на спонтанное зарастание, реже на обработанных участках недр проводят биологическую рекультивацию. Вопросы восстановления растительного покрова на территориях, нарушенных в ходе добычи полезных ископаемых, остаются малоизученными в регио-

не и ранее обсуждались в немногих работах, приуроченных к материковым районам юга Дальнего Востока [2–8]. Подобные исследования для Сахалинской области нам неизвестны. Ввиду разнообразия природных условий островного региона и его природной специфики – гористости рельефа, океаничности и муссонного характера климата, расположения на границе ботанико-географических выделов высокого ранга (Восточноазиатской и Боральной флористических областей Голарктики) – экстраполяция результатов исследований, выполненных в других областях России [9–13] или в иных странах [14–18], в полном объеме невозможна. Это, в свою очередь, накладывает существенные ограничения на возможность осуществления научно обоснованных мероприятий по восстановлению растительного покрова нарушенных территорий.

Целью работы явилось установление участия растений разных жизненных форм в формировании растительного покрова полигонов золотодобычи в верховьях р. Лангери, отработанных в период 1997–2010 гг. и оставленных на спонтанное зарастание.

Материалы и методики исследования

Район золотодобычи располагается в центральной части острова Сахалин, в Смирныховском административном районе (50°6'21"N, 143°10'23"E). Средняя высота около 300 м над ур. м., среднегодовая температура –1,5°C, среднегодовое количество осадков 535 мм [19]. Растительность горных склонов долины р. Лангери в районе золотоносного месторождения слагают вторичные леса из *Larix cajanderi* Mayr и *Betula platyphylla* Sukaczew, которые возникли на месте сведенных коренных темнохвойных лесов из *Abies sachalinensis* F. Schmidt и *Picea ajanensis* (Lindl. & Gordon) Fisch. & Carr. Участки коренных массивов сохранились на незначительных площадях.

Пойменные и приречные местообитания занимают растительные сообщества с доминированием *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. и *Salix udensis* Trautv. & С.А. Mey., иногда с локусами *Padus avium* Mill., *Populus suaveolens* Fisch., *Salix cardiophylla* Trautv. & С.А. Mey. Под их пологом развивается ярус крупных трав, высота которого достигает 2 м и более (*Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., *Senecio cannabifolius* Less., *Heracleum lanatum* Michx.). Растительные сообщества такого типа были полностью уничтожены в ходе разработки россыпного месторождения. На месте естественной поймы сформировался техногенный ландшафт, состоящий из отвалов промытых золотоносных пород (гале-эфельные отвалы), прудов-илоотстойников, дамб, канав, незадернованных площадей рабочих разрезов и других элементов рельефа. Поскольку золотоносный горизонт располагается на глубине нескольких метров, то днища рабочих разрезов оказываются ниже уровня бывлой поймы. Перед началом работ речные воды отводят от будущих рабочих разрезов в обводные каналы. Через некоторое время после оконча-

ния горных работ речные воды стихийным образом проникают на участки рабочих разрезов, размывают отвалы, дамбы и отложения прудов-отстойников, образуют молодую пойму. Горнотехническая и биологическая рекультивации на территории проведения исследовательских работ не выполнялись.

Полевые работы проведены в июле и августе 2015 г. Растительный покров описывали на пробных площадях размером 10×10 и 5×20 м. В пределах каждой пробной площади выявляли полный состав сосудистых растений и глазомерно оценивали их проективное покрытие, как общее, так и частное. При организации пробной площади особо тщательно следили за тем, чтобы выбранный для геоботанического описания контур как можно более точно характеризовал растительный покров всего экотопа. Исследовали зарастание гале-эфельных отвалов, межотвальных понижений, поверхностей илоотстойников, свежих аллювиальных отложений вдоль речных потоков, молодой поймы.

Обнаруженные на пробных площадях виды разделили на 3 группы жизненных форм: древесные (деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички), многолетние травы и малолетние (одно- и двулетние) травы. Во всех геоботанических описаниях для каждой группы вычислили флористическую насыщенность (число видов на 100 м^2) и сумму частных проективных покрытий видов. Поскольку проективное покрытие в геоботанических описаниях разных экотопов меняется более чем на порядок, то использовали не только абсолютные (истинные), но и относительные показатели, выраженные в долях от суммы частных покрытий. Аналогичным образом для групп видов устанавливали относительную флористическую насыщенность – долю видов той или иной группы от общего числа видов в описании. Относительные значения числа видов и проективного покрытия использовали для построения трехкомпонентных графиков и проведения процедуры непрямой ординации. Многомерное пространство, образованное восемью фитоценотическими показателями (флористическая насыщенность, общее проективное покрытие сосудистых растений, доли числа видов и проективных покрытий растений трех выделенных групп), упростили, анализируя главные компоненты. Предварительно исходную матрицу со значениями признаков нормализовали путем логарифмического преобразования [20].

Значимость различий при сравнении двух рядов значений определяли с помощью теста Манна–Уитни, при множественном сравнении – с помощью теста Краскела–Уоллиса. Для оценки связей между фитоценотическими показателями и координатами двух первых главных компонент использовали множественную регрессию. Значимость множественной регрессии устанавливали при помощи перестановочного теста с учетом поправки Бонферрони. Статистический анализ и построение диаграмм выполнили в программной среде R с использованием пакетов *vegan* [21] и *ggtern* [22].

Названия растений приведены по сводке С.К. Черепанова [23]. Жизненные формы растений указаны по А.Б. Безделеву и Т.А. Безделевай [24].

Результаты исследования и обсуждение

В ходе добычи полезных ископаемых формируется сложный техногенный ландшафт. Результаты полевых исследований позволили выделить пять основных типов экотопов на участках золотодобычи. Гале-эфельные отвалы сложены песчано-каменистым материалом, образованы в результате сгребания бульдозерами промытой на гидроприборах золотоносной породы. Их высоты достигают 10 м, уклоны – 20°, а уклоны эродированных склонов – 40° и более. Выявлено, что наибольшее постоянство при зарастании отвалов характерно для *B. platyphylla* (100%, здесь и далее после названия вида в скобках приведено его постоянство на пробных площадях в рассматриваемом типе экотопа), *L. cajanderi* (93%), *S. udensis* (89%) и *P. suaveolens* (78%). Проростки и подрост этих видов встречаются на отвалах повсеместно, но большого проективного покрытия не образуют, высота редко превышает 1–1,5 м. К видам травянистых растений с высоким постоянством относятся: *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (89%), *Anaphalis margaritacea* (L.) A. Gray (78%), *Pilosella* × *floribunda* (Wimm. & Grab.) Fr. (74%). Общее проективное покрытие сосудистых растений низкое – около 5%, хотя на отдельных участках может быть значительно выше. Ввиду малого проективного покрытия и раннего сукцессионного статуса совокупности растений на отвалах следует рассматривать как агрегации, предсообщества.

Сообщества межотвальных понижений отличаются существенно более высокой флористической насыщенностью и проективным покрытием, что связано с накоплением мелкозема и органического вещества. Доминантами являются виды рода *Salix*. Вместе с ними в древесный ярус входят *A. hirsuta* (100%) и *B. platyphylla* (75%). Эти виды представлены не только проростками и невысоким подростом, но и молодыми деревьями с диаметром ствола более 6 см и высотой до 8 м. Из травянистых растений наиболее часты и обильны *Potentilla norvegica* L. (75%), *Picris japonica* Thunb. (75%), *Trifolium repens* L. (75%), *Trifolium pratense* L. (75%), *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin. (75%), а также перечисленные выше виды с гале-эфельных отвалов. Общее проективное покрытие составляет около 50%.

Пруды-илоотстойники созданы для очистки вод, идущих с гидроприборов, от взвеси минеральных частиц. Процессы осаждения (седиментации) приводят к тому, что дно отстойников слагают глинисто-илистые фракции грунта. Мощность отложений может достигать нескольких метров. В растительных сообществах зарастающих отложений прудов-отстойников высоко участие *Typha latifolia* L. (100%) и *Juncus* spp. (83%). Покрытие *T. latifolia* в среднем составляет около 20%, а общее проективное покрытие сосудистых растений – свыше 30%. К числу часто встречающихся видов относят *S. udensis* (67%) и *S. schwerinii* (50%), *Alisma plantago-aquatica* L. (50%), *Equisetum fluviatile* L. (50%). Последний вид, как правило, имеет проективное покрытие около 10%, но на отдельных площадях может формировать почти сплошной ковер.

Растительные сообщества на прирусловых аллювиальных отложениях имеют наиболее разнородный видовой состав. Наиболее часто встречаются *S. udensis* (90%), *T. repens* (80%), *T. pratense* (80%). Высокая флористическая насыщенность сопровождается сравнительно малым проективным покрытием и низким постоянством большинства видов. Общее проективное покрытие составляет около 20%. Выражена закономерность – растения более плотно размещаются на расстоянии 1–2 м от уреза воды, а на большем удалении представлены в виде компактных агрегаций или одиночных особей.

В пределах пространства рабочих разрезов – молодой пойме – высоко постоянство *S. udensis* (91%), *T. repens* (82%), *S. schwerinii* (73%), *B. platyphylla* (73%). Частные проективные покрытия видов незначительны, но вследствие высокой флористической насыщенности общее проективное покрытие, как правило, достигает или превышает 30%. По составу, структуре и физиономичности сообщества молодой поймы напоминают фитоценозы антропогенных ландшафтов острова: первый ярус, часто несомкнутый, сложен мелколиственными видами деревьев, а подчиненный ярус образован многолетними травами, преимущественно адвентивными, характерными для рудеральных местообитаний. В целом растительный покров неоднороден, существует в виде сложной мозаики с доминированием того или иного сочетания видов на конкретном участке.

В общей сложности на 58 пробных площадях отмечено 110 видов сосудистых растений, из которых 26 являются древесными (из них 16 – деревья, 8 – кустарники, 1 – полукустарник, 1 – кустарничек), 70 – многолетними травами, 14 – малолетними травами. Участие растений разных жизненных форм в сложении растительного покрова неодинаково в экотопах разных типов (табл. 1).

По числу видов группа древесных растений превосходит группу многолетних трав только на отвалах, но статистически незначимо. Во всех других экотопах число многолетних трав значимо выше числа древесных и малолетних травянистых видов. Несколько иное соотношение складывается между разными группами растений при сравнении их проективных покрытий. Древесные растения образуют большее проективное покрытие на отвалах и в межотвальных понижениях. В растительных сообществах остальных экотопов выше проективное покрытие многолетних трав. Во всех случаях множественных сравнений покрытий растений одной группы в разных экотопах значимых различий не наблюдается. Результаты парных сравнений покрытий разных групп внутри одного экотопа показывают, что участие древесных видов значимо выше на отвалах, а многолетних трав – в пределах молодой поймы. Участие малолетних видов остается незначительным во всех типах экотопов.

Приведенные в табл. 1 медианные значения характеризуют общую тенденцию. На отдельных пробных площадях соотношения между растениями разных групп могут быть отличными от усредненных.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Фитоценологические показатели
[Plant community attributes]

Экотоп [Ecotope]	Флористическая насыщенность [Floristic richness]				Относительная флористическая насыщенность, % [Relative floristic richness, %]				Проективное покрытие [Plant cover]				Относительное проективное покрытие, % [Relative plant cover, %]					
	Общая [Total]		H		W		H		A		Общее [Total]		W		H		A	
	W	H	A	W	H	A	W	H	A	W	H	A	W	H	A	W	H	A
Отвалы (n=27) [Rock dumps]	16	7 ^a	6 ^a	4 ^b	50 ^a	45,5 ^a	7,1 ^b	4,3 ^a	1,6 ^b	0,2 ^c	5	69,1 ^a	25 ^b	2,3 ^c				
Межотвалыные понижения (n=4) [Lower sites between rock dumps]	23,5	7,5 ^a	15 ^b	1,5 ^c	29,8 ^a	60,1 ^b	6,0 ^c	24,0 ^a	20,0 ^a	0,4 ^b	47,5	58,5 ^a	39,7 ^a	1,0 ^b				
Молодая пойма (n=11) [Young floodplain]	23	6 ^a	16 ^b	3 ^c	24,2 ^a	66,7 ^b	11,1 ^c	3,2 ^a	21,5 ^b	0,6 ^a	30	26,2 ^a	67,5 ^b	5,2 ^c				
Аллювий (n = 10) [Alluvial surface along riversides]	20	3 ^a	14 ^b	2,5 ^a	16,4 ^a	72,3 ^b	10,2 ^a	2,2 ^a	17,0 ^b	0,6 ^c	17,5	11,8 ^a	88,7 ^b	4,5 ^c				
Илоотстойники (n = 6) [Tailing ponds]	14,5	2 ^a	9,5 ^b	2,5 ^a	13,3 ^a	74,7 ^b	12,9 ^a	0,8 ^a	35,2 ^b	0,4 ^a	32,5	1,8 ^a	96,9 ^b	0,9 ^a				
p	0,02	0,005	0,096	0,008	0,175	0,163	0,008	<0,01	0,364	0,513	0,262	0,475	0,475	0,406				

Примечание. Данные представлены в виде медианы; W – древесные растения, H – многолетние травы, A – малолетние травы; p – значимость различий при множественном сравнении значений соответствующих столбцов (тест Краскела–Уоллиса); разными буквами обозначены значимо различающиеся значения по результатам теста Манна–Уитни (p = 0,05).

[Note: the data are presented as medians; W - Woody plants, H - Perennial herbs, A - Annual and biennial herbs; p-value line indicates results of the Kruskal–Wallis test among ecotope types; superscript letters indicate significant differences between plant groups (Mann–Whitney U test, p = 0.05)].

Такие соотношения позволяют оценить тернарные графики (рис. 1). Более или менее существенный вклад малолетних видов в общее проективное покрытие наблюдается только на двух пробных площадях с отвалов, где высоким оказалось покрытие *Rhinanthus serotinus* (Schonh.) Oborny. По-видимому, это связано с тем, что поверхности отвалов использовались в качестве подъездной рабочей дороги и вследствие этого были перекрыты наносами более продуктивного грунта.

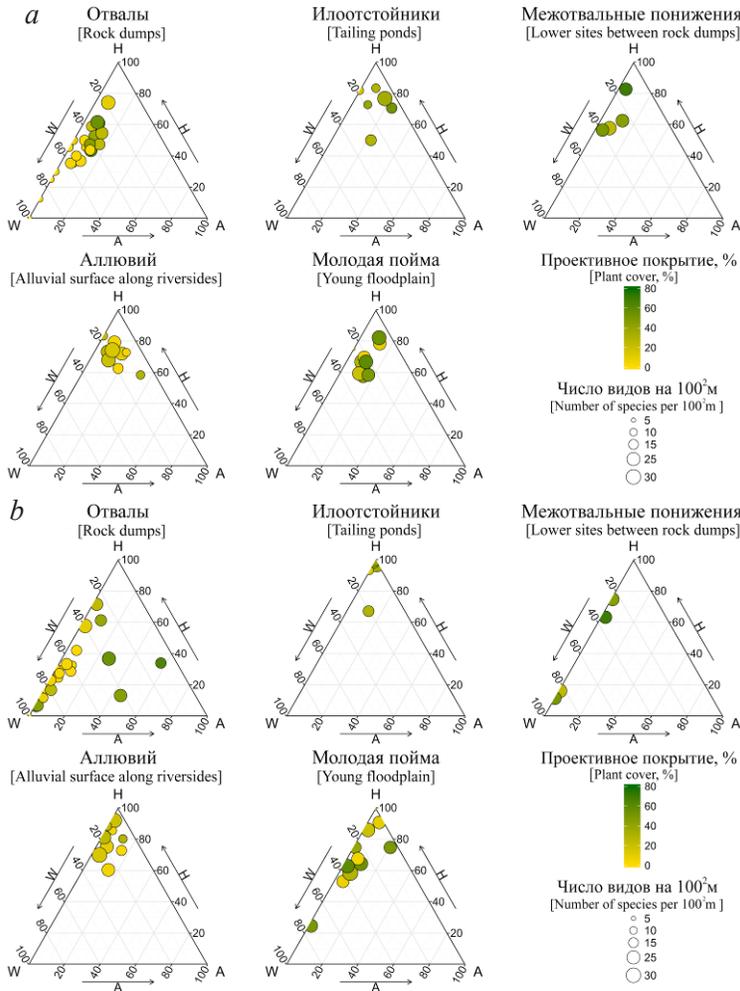


Рис. 1. Участие растений разных групп по числу видов (a) и проективному покрытию (b): W – древесные растения, H – многолетние травы, А – малолетние травы [Fig. 1. Participation of plants of different groups according to the number of species (a) and plant cover (b): W - Woody plants, H - Perennial herbs, A - Annual and biennial herbs]

Диаграммы многомерной непрямой ординации фитоценологических показателей представлены на рис. 2.

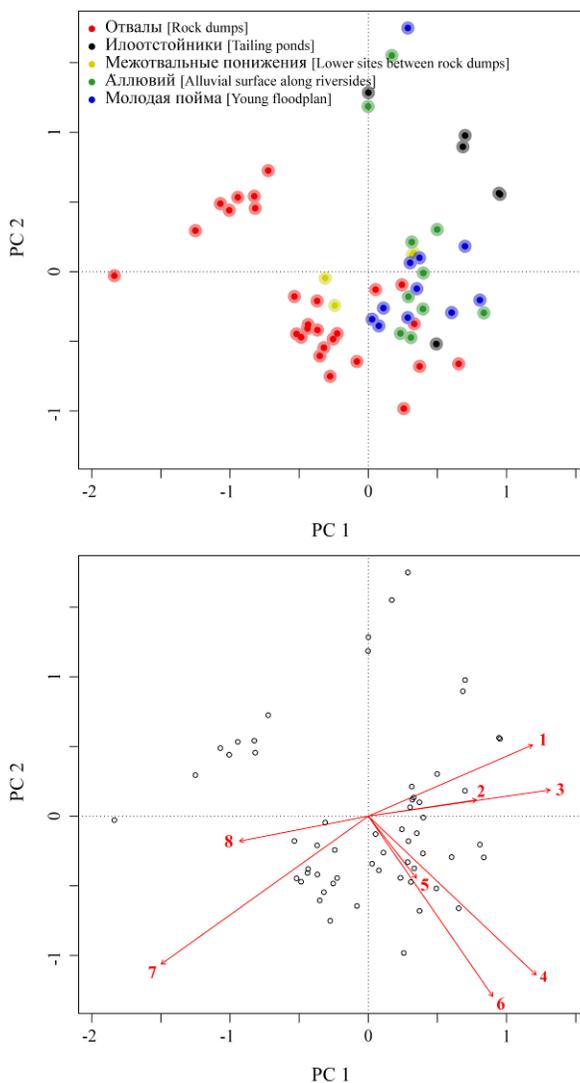


Рис. 2. Результаты анализа главных компонент: 1 – доля проективного покрытия многолетних трав; 2 – доля числа видов многолетних трав; 3 – общее проективное покрытие; 4 – доля числа видов малолетних трав; 5 – флористическая насыщенность; 6 – доля проективного покрытия малолетних трав; 7 – доля проективного покрытия древесных видов; 8 – доля числа видов древесных растений [Fig. 2. PCA results of plant community attributes in sample plots: 1 - Relative cover of perennial herbs, 2 - Relative number of perennial herb species, 3 - Total plant cover, 4 - Relative number of annual and biennial herb species, 5 - Floristic richness, 6 - Relative cover of annual and biennial herbs, 7 - Relative cover of woody plants, 8 - Relative number of woody species]

Первые две оси варьирования объясняют 47,44 и 23,74% общей дисперсии. Первая ось тесно и положительно коррелирует с долей числа видов травянистых многолетников и их относительным проективным покрытием (табл. 2).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Корреляции координат анализа главных компонент
с фитоценоотическими показателями**
[Correlation of PCA coordinates and plant community attributes]

Показатель [Attributes]	Направление вектора [Vector direction]		R		R ²
	Ось 1 [Axis 1]	Ось 2 [Axis 2]	Ось 1 [Axis 1]	Ось 2 [Axis 2]	
Флористическая насыщенность [Floristic richness]	0,727	-0,686	0,496	-0,468	0,466
Общее проективное покрытие [Total plant cover]	0,998	0,059	0,561	0,033	0,316
Доля древесных видов [Relative number of woody species]	-0,996	-0,095	-0,906	-0,087	0,828
Доля многолетних видов трав [Relative number of perennial herb species]	0,948	0,317	0,799	0,267	0,709
Доля малолетних видов трав [Relative number of annual and biennial herb species]	0,827	-0,563	0,658	-0,448	0,634
Покрытие древесных растений (доля) [Relative cover of woody species]	-0,927	-0,376	-0,839	-0,340	0,821
Покрытие многолетних трав (доля) [Relative cover of perennial herbs]	0,828	0,560	0,752	0,509	0,825
Покрытие малолетних трав (доля) [Relative cover of annual and biennial herbs]	0,572	-0,820	0,338	-0,489	0,349

Примечание. R – коэффициент линейной корреляции Пирсона, R² – доля объясненной дисперсии множественной регрессии; шрифтом выделены наиболее тесные связи; результаты множественной регрессии статистически значимы по результатам перестановочного теста (n = 999, p = 0,008 с учетом поправки Бонферрони).

[Note: R - the Pearson correlation coefficient, R² - proportion of explained variance in multiple regression; the strongest correlations are in bold; permutation test was used to test significance of multiple regression (n = 999, p = 0.008 with the Bonferroni correction)].

Тесная отрицательная корреляция с первой осью варьирования наблюдается для доли числа древесных видов и их относительного проективного покрытия. Со второй осью варьирования наиболее тесно положительно коррелирует относительное покрытие многолетних трав, а отрицательно – относительное покрытие малолетних трав. Направления векторов и корреляции признаков с осями варьирования определяют, что на ординационной диаграмме левее и выше располагаются точки геоботанических описаний с большим числом и участием древесных видов, но меньшим общим проективным покрытием. Правее – более флористически богатые, с высоким участием травянистых растений. Антагонизм участия древесных и многолетних травянистых растений подтверждается разнонаправленностью их

векторов. Векторы флористической насыщенности и участия травянистых малолетников почти сонаправлены. Таким образом, в растительном покрове действует закономерность: чем выше общее проективное покрытие и участие травянистых растений, тем меньше участие древесных растений. Результаты ординации подтверждают неоднородность растительного покрова техногенного ландшафта и различие фитоценологических показателей растительных сообществ разных типов экотопов.

Несмотря на то, что число видов кустарников лишь немного меньше числа видов деревьев, их роль в сложении растительных сообществ невелика. Для большинства видов кустарников характерны низкое постоянство и незначительное проективное покрытие. Из растений этой жизненной формы наиболее часто встречается *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar. Вид отмечен в 20% геоботанических описаний отвалов и молодой поймы, где имеет проективное покрытие от 0,2 до 40%. Кустарничек *Vaccinium vitis-idaea* L. обнаружен на одной пробной площади, его проективное покрытие составило 0,2%. Полукустарник *Rubus sachalinensis* H. Lev. обнаружен на трех пробных площадях, его максимальное проективное покрытие составило всего 0,6%.

Такие виды деревьев, как *Salix caprea* L., *S. udensis*, *S. schwerinii* (имеет две формы – древовидную и кустарниковую), *A. hirsuta*, *P. suaveolens*, произрастают во всех типах экотопов, но на отложениях илоотстойников имеют меньшее постоянство. Подрост *L. cajanderii* приурочен в основном к отвалам промытых пород, что отмечено и для участков золотодобычи в Приамурье [25], в пределах илоотстойников и на молодом аллювии не встречается. Проростки и подрост деревьев *P. ajanensis*, *A. sachalinensis*, доминантов зональных климаксовых сообществ, произрастают на отвалах с постоянством 63 и 15% соответственно и диапазоном проективного покрытия 0,05–0,2%. В других экотопах техногенного ландшафта эти виды почти не встречаются. Подрост интродуцированной на Сахалине *Pinus sylvestris* L. отмечен на отвалах и на территории молодой поймы. В целом типичные пойменные виды деревьев демонстрируют тенденцию хорошего возобновления, причем не только в пределах площадей рабочих разрезов, трансформировавшихся в молодую пойму, но и на малопродуктивных поверхностях гале-эфельных отвалов.

В ходе разработки полезных ископаемых при уничтожении почвенно-растительного покрова условия среды настолько сильно меняются по сравнению с изначальными, что восстанавливающиеся растительные сообщества не могут быть идентичны исходным [14]. Появление видов-доминантов из состава сообществ завершающих стадий сукцессии уже на первых этапах восстановления растительного покрова горнопромышленных ландшафтов отмечается во многих работах [3, 5, 15, 17, 18], но выражено далеко не всегда и не во всех регионах [11, 16].

Раннее появление древесных видов из состава климаксовых и субклимаксовых растительных сообществ на первичных субстратах может приво-

дить к парадоксальным на первый взгляд явлениям – первичные сукцессии способны проходить быстрее (т.е. растительный покров достигает климакса или приближенного к климаксу состояния), чем вторичные [26]. С другой стороны, в особо маргинальных условиях, например гале-эфельных отвалов, сукцессионный процесс протекает крайне медленно, а наличие древесных видов объясняется обильным поступлением диаспор с прилегающих ненарушенных участков, дальнейшим приживанием растений в наиболее благоприятных микросайтах и скорой гибелью ввиду ограниченности их ресурсов. Подобное явление в научной литературе получило название «масс-эффект» [27]. Хорошей иллюстрацией принципа масс-эффекта служит отмеченное С.Ю. Гришиным [28] на молодых лавовых полях вулкана Толбачик явление – рост прижившихся деревьев продолжается до момента исчерпания ресурсов конкретного микросайта. Для поверхностей гале-эфельных отвалов, судя по всему, характерна та же закономерность – постоянный поток диаспор из окружающих сообществ обуславливает наличие проростков и молодого подроста деревьев, существующих тем не менее без перспективы скорого формирования сомкнутого древесного яруса. В пользу этого свидетельствует тот факт, что проростки и подрост деревьев отвалов, зарастающих даже с 1997 г. (и с более раннего времени на других участках месторождения), очень редко представлены экземплярами выше 2 м, а их проективное покрытие остается незначительным. Единственным исключением является *A. hirsuta*, вид, ассоциированный с азотфиксирующими актиномицетами рода *Frankia* [29], что, по-видимому, позволяет растениям более или менее успешно развиваться в малопродуктивных экотопах.

Незначительное участие одно- и двулетних растений объясняется, по всей видимости, не вполне подходящим комплексом условий для видов с облигатно рудеральной стратегией (в смысле J.P. Grime [30], согласно терминологии Л.Г. Раменского [31], – эксплерентов), отсутствием семенных банков и устойчивого потока диаспор из фоновых лесных фитоценозов, в сложении которых эти растения не принимают существенного участия. Инициальные стадии восстановления растительного покрова в сходных типах экотопов горнопромышленных ландшафтов Центральной Европы, напротив, сформированы преимущественно малолетними видами трав [16].

Многолетние травы формируют основу растительного покрова молодой поймы, отложений илоотстойников и свежего аллювия вдоль речных потоков. Видовой состав группы многолетних трав имеет крайне мало общих видов как с лесными сообществами на бортах долины р. Лангери, так и с пойменными ненарушенными фитоценозами. Очевидно, что травянистые виды пойменных сообществ, в отличие от деревьев, не в состоянии колонизовать нарушенный субстрат, вследствие чего наблюдается несоответствие состава разных ярусов: под типичными доминантами пойменных лесов формируется травяной ярус из многолетних трав, характерных для рудеральных местообитаний.

Заключение

Результаты проведенного исследования показали, что горнопромышленный ландшафт, возникший вследствие разработки россыпного месторождения золота на р. Лангери, неоднороден и состоит из экотопов разного типа. Установлено, что неоднородную пространственную структуру принимает и спонтанно развивающийся растительный покров. На первых этапах зарастания нарушенных территорий участвуют сосудистые растения разных жизненных форм. Выявлено, что в зависимости от типа экотопа на начальных стадиях первичной сукцессии преимущество получают деревья или многолетние травы. Вклад деревьев в сложение растительного покрова наиболее высок при зарастании гале-эфельных отвалов и межотвальных понижений. Показано высокое постоянство и проективное покрытие деревьев-доминантов пойменных крупнотравных лесов долины р. Лангери. Кустарники, полукустарники и кустарнички существенной роли в формировании фитоценозов на нарушенных территориях не играют. Установлено, что многолетние травы доминируют на участках молодой поймы, свежих аллювиальных отложениях вдоль речных потоков и отложениях илоотстойников. В то же время малолетние травы как по числу видов, так и по проективному покрытию значительно уступают двум другим группам жизненных форм сосудистых растений.

За помощь в изысканиях выражаю признательность В.В. Ковалевскому (волонтер РОО «Экологическая вахта Сахалина») и К.Б. Поповой (ассистент кафедры геоботаники МГУ им. М.В. Ломоносова).

Литература

1. Осипов С.В., Гуров А.А. Детальное картографирование техногенных ландшафтов // География и природные ресурсы. 2016. № 1. С. 156–163.
2. Ивакина Е.В., Якубов В.В., Осипов С.В. Сосудистые растения участка угледобычи «Лузановский» (российский Дальний Восток) // Сибирский экологический журнал. 2013. Т. 20, № 2. С. 234–247.
3. Осипов С.В., Ивакина Е.В. Растительный покров карьерно-отвальных комплексов в дальневосточных лесостепных ландшафтах // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 1. С. 45–63.
4. Осипов С.В. Серийная растительность участков золотодобычи в таежной зоне Нижнего Приамурья // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 4. С. 521–532.
5. Осипов С.В., Черданцева В.Я., Галанина И.А., Якубов В.В. Видовой состав и эколого-ценотические спектры сосудистых растений, мхов и лишайников на участках золотодобычи в таежной зоне Нижнего Приамурья (Дальний Восток) // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 4. С. 553–569.
6. Шлотгауэр С.Д. Антропогенная динамика растительности Хабаровского края // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 1993. № 6. С. 84–90.
7. Шлотгауэр С.Д. Антропогенная динамика и возобновление растительности на горнопромышленных отвалах речных пойм Охотии // Научные и практические

- аспекты добычи цветных и благородных металлов: доклады международного совещания / ред. Ю.А. Мамаев, В.Г. Крюков. Ч. 2. Хабаровск: ИГД ДВО РАН, 2000. С. 473–482.
8. Шляхов С.А., Осипов С.В. Техногенные поверхностные образования на месте разработки россыпных месторождений золота (Буреинское нагорье, Дальний Восток) // Почвоведение. 2004. № 10. С. 1250–1258.
 9. Капелькина Л.П., Сумина О.И., Лавриненко И.А., Лавриненко О.В., Тихменев Е.А., Миронова С.И. Самозарастание нарушенных земель Севера. СПб.: Изд-во ВВМ, 2014. 204 с.
 10. Манаков Ю.А., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н. Формирование растительного покрова в техногенных ландшафтах Кузбасса. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2011. 168 с.
 11. Сумина О.И., Копцева Е.М. Разнообразие и динамика растительности карьеров в лесотундре Западной Сибири (окрестности г. Лабитнанги, Ямало-Ненецкий АО) // Растительность России. 2004. № 6. С. 83–103.
 12. Сумина О.И., Бельдиман Л.Н. Зарастание карьеров лесотундры Западной Сибири: прогноз восстановительных сукцессий // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2011. № 2. С. 13–27.
 13. Сумина О.И. Формирование пространственной структуры растительных сообществ в ходе первичной сукцессии // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 10. С. 1351–1363.
 14. Borgegard S.-O. Vegetation development in abandoned gravel pits: effects of surrounding vegetation, substrate and regionality // Journal of Vegetation Science. 1990. Vol. 1, № 5. PP. 675–682.
 15. Holl K.D. Long-term vegetation recovery on reclaimed coal surface mines in the eastern USA // Journal of Applied Ecology. 2002. Vol. 39, № 6. PP. 960–970.
 16. Rehounkova K., Prach K. Spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: Role of local site and landscape factors // Journal of Vegetation Science. 2006. Vol. 17, № 6. PP. 583–590.
 17. Sebelikova L., Rehounkova K., Prach K. Spontaneous revegetation vs. forestry reclamation in post-mining sand pits // Environmental Science and Pollution Research. 2016. Vol. 23, № 14. PP. 13598–13605.
 18. Takeuchi K., Shimano K. Vegetation succession at the abandoned Ogushi sulfur mine, central Japan // Landscape and Ecological Engineering. 2009. Vol. 5, № 1. PP. 33–44.
 19. Архив климатических данных. URL: <http://climatebase.ru/station/32076> (дата доступа: 28.08.2016).
 20. McCune B., Grace J.B. Analysis of ecological communities. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design, 2002. 300 p.
 21. Oksanen J. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. 2015. URL: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf> (дата доступа: 28.08.2016).
 22. Ternary diagram in R. URL: <http://www.ggtern.com/> (дата доступа: 28.08.2016).
 23. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
 24. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 2006. 296 с.
 25. Осипов С.В., Бурдундукова О.Л. К характеристике лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) на дражных отвалах Приамурья // Экология. 2005. № 4. С. 259–263.
 26. Prach K., Tichy L., Lencova K., Adamek M., Koutecky T., Sadlo J., Bartosova A., Novak J., Kovar P., Jirova A., Smilauer P., Rehounkova K. Does succession run towards potential natural vegetation? An analysis across seres // Journal of Vegetation Science. 2016. Vol. 27, № 3. PP. 515–523.
 27. Shmida A., Ellner S. Coexistence of plant species with similar niches // Vegetatio. 1984. Vol. 58, № 1. PP. 29–55.

28. Гришин С.Ю. Сукцессии растительности на лавовых потоках Толбачинского дола // Ботанический журнал. 1992. Т. 77, № 1. С. 92–100.
29. Tobita H., Hasegawa S.F., Yazaki K., Komatsu M., Kitao M. Growth and N₂ fixation in an *Alnus hirsuta* (Turcz.) var. *sibirica* stand in Japan // Journal of Biosciences. 2013. Vol. 38, № 4. PP. 761–776.
30. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: JohnWiley & Sons, 1979. 371 p.
31. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М. : Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Поступила в редакцию 24.05.2016 г.; повторно 29.08.2016 г.;
принята 19.10.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.

Корзников Кирилл Александрович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории флоры Дальнего Востока Ботанического сада-института ДВО РАН (690024, г. Владивосток, Россия, ул. Маковского 142).
E-mail: korzkir@mail.ru

Korznikov K.A. Spontaneous revegetation of post-mining areas (the Langeri River placer gold deposit, Central Sakhalin, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):62-78. doi: 10.17223/19988591/36/5. In Russian, English summary

Kirill A. Korznikov

Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

Spontaneous revegetation of post-mining areas (the Langeri River placer gold deposit, Central Sakhalin, Russia)

The aim of this study was to investigate the role of different vascular plants' life forms in post-mining vegetation cover at the Langeri river placer gold deposit, central Sakhalin, Russia (50°6'21"N, 143°10'23"E). Post-mining areas were left for spontaneous revegetation from 1997 to 2010. 58 relevés at 10×10 m and 5×10 m plots were completed in five ecotope types. There were rock dumps after trammel operation, lower sites between rock dumps, tailing ponds, open pit mine areas ("young floodplain" after the river water penetration in the mining area) and young alluvial surfaces along riversides. The relative number of species and the relative plant cover for each group was counted in sample plots. A ternary graph was used to display relative contribution of species groups. PCA with log conversion for initial matrix was used to transform multiple data: six relative plant communities' attributes, total plant cover and floristic richness.

This research has identified 25 woody, 78 perennial and 17 annual and biennial herb species. *Salix udensis*, *S. schwerinii*, *Betula platyphylla*, *Populus suaveolens* are frequent and abundant in the woody group. *Trifolium repense*, *Chamaenerion angustifolium*, *Anaphalis margaritacea*, *Pilosella* × *floribunda* and *Typha latifolia* (exclusively in tailing ponds) dominated among herbs. The role of woody plants is great at rock dumps, but the total cover in this ecotope is low (5%, in average). Perennial herbs dominated in open pit mining areas (cover 20%), tailing pond surface (cover 35%) and young alluvial surface along riversides (cover 15%). The total cover of woody and perennial plants at lower sites between rock dumps is about 60%. Annual and biennial species abundance is low in all ecotope types (cover 0.2-0.4%). Plant community species composition at

post-mining sites is conditioned by seed rains from the surrounding areas. Although seeds of the surrounding dominant trees germinate on pits and tailings, the herbaceous layer at all sites is specific and is characterized by low cover. PCA shows that the vectors of the relative number and the relative cover of woody species and the vectors of the total plant cover, the relative number and the relative cover of perennial herb species are oppositely directed. The study results conclude that the initial stages of spontaneous revegetation in post-mining areas occur with vascular plants of different life forms. The dominance of plants of a particular life form depends on the ecotope type. The revegetation measures in post-mining areas should take into consideration the peculiarities of all heterogeneous ecotopes and their ability to support plants of different life forms.

Funding: This work was supported by Non-Governmental Organization “Sakhalin Environment Watch”.

Acknowledgments: The author thanks VV Kovalevsky (volunteer of the “Sakhalin Environment Watch”) and KB Popova (assistant of the Department of Geobotany, MV Lomonosov Moscow State University) for assistance with the survey.

The article contains 2 Figures, 2 Tables, 31 References.

Key words: post-mining; revegetation; primary succession; plant life-form; PCA.

References

1. Osipov SV, Gurov AA. Detailed mapping of technogenic landscapes. *Geography and Natural Resources*. 2016;1:156-163. In Russian
2. Ivakina EV, Osipov SV, Yakubov VV. Vascular plants of the Luzanovskii open-pit coal-mining station (Russian Far East). *Contemporary Problems of Ecology*. 2013;6(2):187-198. doi: [10.1134/S1995425513020054](https://doi.org/10.1134/S1995425513020054)
3. Osipov SV, Ivakina EV. Vegetation cover of the pit-dump complexes in the far eastern forest-steppe landscapes. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2016;101(1):45-63. In Russian, English summary
4. Osipov SV. Serial vegetation of gold mining sites in the Taiga zone of the lower Amur River basin. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2006;91(4):521-532. In Russian, English summary
5. Osipov SV, Cherdantseva VYa, Galanina IA, Yakubov VV. Species composition and ecologophytocenotic spectra of vascular plants, mosses, and lichens on gold-mining sites in the taiga zone of the lower Amur River basin, the Russian Far East. *Contemporary Problems of Ecology*. 2008;1(4):425-439. doi: [10.1134/S1995425508040061](https://doi.org/10.1134/S1995425508040061)
6. Shlotgauer SD. Anthropogenic vegetation dynamics of Khabarovsk region vegetation. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk* [Proceedings of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences]. 1993;6:84-90. In Russian
7. Shlotgauer SD. Antropogennaya dinamika i vozobnovlenie rastitel'nosti na gornopromyshlennykh otvalakh rechnykh poym Okhotii [Anthropogenic dynamics and revegetation at industrial mining dumps of Okhotia river floodplains]. In: *Nauchnye i prakticheskie aspekty dobychi tsvetnykh i blagorodnykh metallov*. Doklady mezhdunarodnogo soveshchaniya [Scientific and practical aspects of production of non-ferrous and precious metals]. Vol. 2. Mamaev YuA, Mamaev, Kryukov VG, editors. Khabarovsk: Institute of Mining of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2000. pp. 473-482. In Russian
8. Shlyakhov SA, Osipov SV. Technogenic surface formations in the areas of placer gold mining (the Bureya Upland, Far East). *Eurasian Soil Science*. 2004;37(10):1106-1114.
9. Kapel'kina LP, Sumina OI, Lavrinenko IA, Tikhmenev EA, Mironova SI. Samozarastanie narushennykh zemel' Severa [Spontaneous revegetation of disturbed areas in the Russian North]. St. Petersburg: VVM Publ.; 2014. 204 p. In Russian

10. Manakov YuA, Strel'nikova TO, Kupriyanov AN. Formirovanie rastitel'nogo pokrova v tekhnogennykh landshaftakh Kuzbassa [Vegetation cover formation in technogenic landscapes of Kuzbass]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2011. 168 p. In Russian
11. Sumina OI, Koptseva EM. Vegetation diversity and dynamics on quarries in forest-tundra of Northwest Siberia (neighborhood of Labytnangi town, Yamalo-Nenets Autonomous Area). *Rastitel'nost' Rossii – Vegetation of Russia*. 2004;6:83-103. In Russian, English summary
12. Sumina OI, Beldiman LN. Natural vegetation recovery on quarries in the forest-tundra of Western Siberia: predictions of recovery. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya – Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*. 2011;2:13-27. In Russian, English summary
13. Sumina OI. Development of spatial structure of plant communities in the course of primary succession. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 2012;97(10):1351-1363. In Russian, English summary
14. Borgegard SO. Vegetation development in abandoned gravel pits: effects of surrounding vegetation, substrate and regionalty. *Journal of Vegetation Science*. 1990;1(5):675-682. doi: [10.2307/3235575](https://doi.org/10.2307/3235575)
15. Holl KD. Long-term vegetation recovery on reclaimed coal surface mines in the eastern USA. *Journal of Applied Ecology*. 2002;39(6):960-970. doi: [10.1046/j.1365-2664.2002.00767.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00767.x)
16. Rehounkova K, Prach K. Spontaneous vegetation succession in disused gravel-sand pits: Role of local site and landscape factors. *Journal of Vegetation Science*. 2006;17(6):583-590. doi: [10.1111/j.1654-1103.2006.tb02482.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02482.x)
17. Sebelikova L, Rehounkova K, Prach K. Spontaneous revegetation vs. forestry reclamation in post-mining sand pits. *Environ Sci Pollut Res*. 2016;23(14):13598-13605. doi: [10.1007/s11356-015-5330-9](https://doi.org/10.1007/s11356-015-5330-9)
18. Takeuchi K, Shimano K. Vegetation succession at the abandoned Ogushi sulfur mine, central Japan. *Landscape Ecol Eng*. 2009;5(1):33-44. doi: [10.1007/s11355-008-0057-0](https://doi.org/10.1007/s11355-008-0057-0)
19. Climatebase.ru. Archive of climate data. Available at: <http://climatebase.ru/station/32076> (accessed 28.08.2016).
20. McCune B, Grace JB. Analysis of ecological communities. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design; 2002. 300 p.
21. Oksanen J. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. Available at: <http://cc.oulu.fi/~jarioks/a/opetus/metodi/vegantutor.pdf> (accessed 28.08.2016).
22. Ggtern: Ternary diagram in R. Available at: <http://www.ggtern.com/> (accessed 28.08.2016).
23. Cherepanov SK. Vascular plants of Russia and adjacent states (The Former USSR). St. Petersburg: Mir & Sem'ya Publ.; 1995. 991 p. In Russian
24. Bezdelev AB, Bezdeleva TA. Zhiznennyye formy semennykh rasteniy rossiyskogo Dal'nego Vostoka [Life forms of seed plants in the Russian Far East]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2006. 296 p. In Russian
25. Osipov SV, Burundukova OL. Characteristics of Cajander larch (*Larix cajanderi* Mayr) on dredging waste dumps in the Amur region. *Russian Journal of Ecology*. 2005;36(4):234-238. doi: [10.1007/s11184-005-0066-2](https://doi.org/10.1007/s11184-005-0066-2)
26. Prach K, Tichy L, Lencova K, Adamek M, Koutecky T, Sadlo J, Bartosova A, Novak J, Kovar P, Jirova A, Smilauer P, Rehounkova K. Does succession run towards potential natural vegetation? An analysis across seres. *J Veg Sci*. 2016;27(3):515-523. doi: [10.1111/jvs.12383](https://doi.org/10.1111/jvs.12383)
27. Shmida A, Ellner S. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*. 1984;58(1):29-55. doi: [10.1007/BF00044894](https://doi.org/10.1007/BF00044894)
28. Grishin SYu. Suktsessii podgol'tsovoy rastitel'nosti na lavovykh potokakh Tolbachinskogo dola [Successions of subalpine vegetation on lava flows of the Tolbachik area]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1992;77(1):92-100.

29. Tobita H, Hasegawa SF, Yazaki K, Komatsu M, Kitao M. Growth and N₂ fixation in an *Alnus hirsuta* (Turcz.) var. *sibirica* stand in Japan. *Biosci.* 2013;38(4):761-776. doi: [10.1007/s12038-013-9369-9](https://doi.org/10.1007/s12038-013-9369-9)
30. Grime JP. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: John Wiley & Sons; 1979. 371 p.
31. Ramenskiy LG. Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovanie zemel' [Introduction to complex soil and geobotanical investigations]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1938. 620 p. In Russian

*Received 24 May 2016; Revised 29 August 2016;
Accepted 19 October 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Korznikov Kirill A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Far Eastern Flora, Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 142 Makovskogo Str., Vladivostok 690024, Russian Federation.

E-mail: korzkir@mail.ru

УДК 582.28(571.16)

doi: 10.17223/19988591/36/6

Н.Н. Кудашова, С.И. Гашков, О.Б. Вайшля

*Национальный исследовательский
Томский государственный университет, г. Томск, Россия*

Редкие и охраняемые виды грибов Томской области

Заключительный этап работы поддержан грантом РФФИ (проект № 15-29-02588).

На основании многолетних исследований (2004–2016 гг.) и литературных данных приводится обзор редких и охраняемых видов сумчатых и базидиальных макромицетов Томской области. Из 1 300 видов макромицетов, зарегистрированных в регионе, для естественных условий выделено 192 редких вида, что составляет около 14,7% биоты макромицетов области. Дополнительно в антропогенных условиях зарегистрировано 47 редких видов. Для каждого вида авторами приводится экспертная оценка возможного охранного статуса. В качестве первоочередных кандидатов для включения в последующие издания Красной книги Томской области предложено 55 редких видов макромицетов, включенных в Красные книги административных территорий, полностью или частично входящих в Западную Сибирь. Проанализированы основные факторы негативного влияния на разнообразие микобиоты региона и даны рекомендации по её охране.

Ключевые слова: макромицеты; Красная книга; микобиота.

Введение

Огромная территория Сибири остаётся слабо изученным регионом с точки зрения биоты макромицетов. Это связано с её обширностью, труднодоступностью многих местообитаний и отсутствием достаточного количества специалистов-микологов. Существенный вклад в изучение видового состава макромицетов Томской области (далее – ТО) сделан в конце 60-х гг. прошлого столетия микологами Томского госуниверситета. За 20-летний период исследований микобиоты выявлено около 900 видов сумчатых и базидиальных макромицетов [1–12]. К сожалению, систематические исследования по биоте макромицетов области во второй половине 80-х гг. прошлого столетия были практически приостановлены. Работы в этом направлении возобновлены в 2004 г. сотрудниками Томского госуниверситета и НИИ биологии и биофизики ТГУ (г. Томск). За последние 13 лет список макромицетов ТО дополнен до 1 300 видов, что позволило в значительной степени расширить представление о видовом разнообразии грибов ТО, включая редкие и охраняемые виды [13–24].

Материалы и методики исследования

Предмет данного исследования – биота макромицетов ТО. Его изучение проводилось в течение 13 лет (2004–2016 гг.) с последующим анализом и выявлением редких и охраняемых видов. Включение вида в группу «редких» основывалось на экспертной оценке, где ключевыми факторами являлись *встречаемость* (от одной до десяти находок в регионе за весь период исследований), *сокращение численности* в результате отрицательного антропогенного воздействия, *представленность* видов в ряде Красных книг (далее – КК) Сибири, Урала, Ленинградской области и Российской Федерации.

Сбор материала производился в центральной и южной частях ТО (зоны средней и южной тайги). В процессе работы использовали маршрутные и стационарные методы исследования. Маршруты охватывали различные лесные биотопы, пастбища, луга, вырубки, болота, горельники. Для проведения стационарных работ в сосняках и кедровниках Томского района заложено 7 постоянных многолетних трансект общей площадью 1 400 м², в которых сбор и учёт макромицетов проводился в 2013–2016 гг. каждые 10–15 дней в течение сезона.

При сборе и видовой идентификации материала использовались стандартные методики [25–27]. Микроморфологические исследования признаков проводились при помощи светового микроскопа «Микромед-6» (ООО «Оптические приборы», Санкт-Петербург, Россия) на увеличении 400–1000. Для выявления естественного цвета микроструктур препараты просматривались в дистиллированной воде и в 3–5%-ном растворе КОН. Гиалиновые структуры окрашивались 5%-ным водным раствором сафранина, наличие или отсутствие амилоидных и декстриноидных структур определялось с помощью реактива Мельцера.

Ряд видов идентифицирован с помощью «Blast-N on line» алгоритма сравнения гомологичных последовательностей ITS-региона рибосомных генов ядерной ДНК в базах данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) и BOLD (Barcode of Life Data Systems, <http://www.boldsystems.org>). Для амплификации области ITS1-5.8S-ITS2 использовали общий для грибов праймер ITS1F (5'CTTGGTCATTAGAGGAAGTAA3') и специфичный для базидиомицетов ITS4B (5'TCCTCCGCTTATTGATATGC3'). Статистически значимым считалось совпадение в 97% на нижнем пороге и выше, что является общепринятым для ITS грибов [28]. Отбор проб проводился в ламинарном боксе из верхней части плодовых тел либо сухих коллекционных образцов, либо свежесобранных: в этом случае, помимо образцов для выделения ДНК, кусочек стерильной трамы грибов помещался на твердую питательную среду Пашевского для сохранения в культуре *in vitro*.

В работе использована шкала категорий редкости, приведённая в КК ТО [29]: «**Категория 0**. Виды, вероятно, исчезнувшие с территории Томской области. Но делать заключение об их полном исчезновении затруднительно.

Категория 1. Виды, находящиеся под угрозой исчезновения, спасение которых невозможно без осуществления специальных мер. Это виды с узкой экологической амплитудой, биологические особенности которых не способствуют интенсивному возобновлению, и в результате трансформации ландшафта или действия других факторов они вытесняются с территории.

Категория 2. Сокращающиеся в численности (уязвимые) виды, которые в ближайшее время могут оказаться под угрозой исчезновения. Как правило, это виды, известные из нескольких местонахождений, но имеющие тенденцию к сокращению численности и ареала. При увеличении антропогенной нагрузки они могут исчезнуть с территории Томской области.

Категория 3. Редкие (малочисленные) виды, которым в настоящее время ещё не грозит исчезновение, но встречаются они в таком небольшом количестве или на таких ограниченных территориях, что могут исчезнуть при неблагоприятном изменении среды обитания под воздействием природных или антропогенных факторов.

Категория 4. Виды (подвиды), биология которых изучена недостаточно, численность и состояние их вызывают тревогу, однако недостаток сведений не позволяет отнести их ни к одной из предыдущих категорий.

Категория 5. Восстановленные виды, численность и распространение которых под воздействием естественных причин или в результате принятых мер охраны не вызывают более опасений, но они не подлежат ещё промысловому использованию, и за их популяциями необходим постоянный контроль.

Категория 6. Виды – «памятники природы». К ним отнесены виды сравнительно малочисленные или диффузного распространения в пределах области, а также довольно узкоспециализированные, имеющие эстетическую и познавательную ценность, вызывающие повышенное внимание со стороны населения, в результате чего испытывают или могут испытывать прямое или косвенное отрицательное воздействие человека» (цит. по: [29. С. 6]).

Видовые таксоны авторов приведены в соответствии с современными международными требованиями базы данных Index Fungorum [30]. Наименование видового таксона *Dictyophora duplicata* (Bosc) E. Fisch., фигурирующее в Красных книгах и многочисленных литературных источниках, сохранено как условное в связи с его неясным таксономическим статусом.

К настоящему времени коллекция макромицетов, собранных на территории ТО, составляет около 5 600 единиц хранения. Ваучерные образцы плодовых тел, из которых выделялась ДНК, чистые культуры, выделенная ДНК, фотографии плодовых тел хранятся в Коллекционном фонде «Mycota» музейного комплекса Томского государственного университета (г. Томск).

Результаты исследования и обсуждение

В конце прошлого века микологи Томского государственного университета к редким относили 20 видов макромицетов [6–9, 12, 31, 32]. На современном этапе исследований проведена ревизия ранее выявленных видов

грибов. Статус «редкий» сохранён для 11 видов (табл. 1). Оставшиеся 9 видов считаем обычными, так как исследования последних лет показали, что при своевременном и планомерном изучении соответствующих биотопов эти виды регулярно встречаются в типичных для них местообитаниях. Среди редких наибольшие опасения вызывают 4 вида: *Gyromitra sphaerospora* (Peck) Sacc. – Строчовик круглоспоровый; *Phallus impudicus* L. – Весёлка обыкновенная, *Gyromitra gigas* (Krombh.) Cooke – Строчок гиганский и *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr. – Спарассис курчавый. Последние сведения по данным видам грибов опубликованы в научной литературе более 30 лет назад [8, 11], а их современное произрастание в области либо не подтверждается, либо находки крайне редки. Так, образец *Gyromitra sphaerospora* собран через 34 года после последнего упоминания о нём в научной литературе! Вид обнаружен в Томском районе на крупномерном валеже осины в июле 2013 г. сотрудниками Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН Н.А. Черновой и Н.В. Климовой (г. Томск).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Перечень редких видов макромицетов Томской области на основании литературных данных 1973–1984 гг. и их встречаемость в 2004–2016 гг.
 [Rare species of macromycetes in Tomsk oblast (based on literature data of 1973-1984) and their modern state in 2004-2016]

Период [Period]	
60–80-е гг. XX в. [1960-1980]	2004–2016 гг. [2004-2016]
<i>Boletus paluster</i> Peck (= <i>Boletinus p.</i> (Peck) Peck) – Болет болотный, Решетник болотный	Не обнаружен [Not found]
<i>Hortiboletus rubellus</i> (Krombh.) Simonini, Vizzini & Gelardi, (= <i>Xerocomus r.</i> (Krombh.) Quél.) – Моховик красный	2 находки [2 Finds]
– <i>Craterellus cornucopioides</i> (L.) Pers. – Вороночник рожковидный	Регистрируется ежегодно [Registered annually]
<i>Dictyophora duplicata</i> (Bosc) E. Fisch. – Диктиофора двояная	Ежегодно 1–2 находки [1-2 Finds annually]
<i>Gyromitra gigas</i> (Krombh.) Cooke (= <i>Discina g.</i> (Krombh.) Eckblad) – Строчок гигантский	Не обнаружен [Not found]
– <i>G. infula</i> (Schaeff.) Quél. – С. осенний	Регистрируется ежегодно [Registered annually]
<i>G. sphaerospora</i> (Peck) Sacc. – С. круглоспоровый	1 находка [1 Find]
<i>Leotia lubrica</i> (Scop.) Pers. – Леотия слизистая, или скользкая	1 микроучасток ² [1 microplot ²]
– <i>Lactarius deterrimus</i> Gröger – Ръжик наихудший, или еловый	Обычен [Common]
– <i>L. resimus</i> (Fr.) Fr. – Груздь настоящий	Обычен [Common]
– <i>Mycetinis scorodonius</i> (Fr) A.W. Wilson & Desjardin (<i>Marasmius s.</i> (Fr.) Fr.) – Чесночник мелкий	Обычен [Common]
– <i>Morchella esculenta</i> (L.) Pers. (= <i>M. vulgaris</i> (Pers.) Boud., <i>M. conica</i> Pers.) – Сморок настоящий	Обычен [Common]
<i>Mutinus caninus</i> (Huds.) Fr. – Мутинус собачий	Не обнаружен [Not found]
<i>Phallus impudicus</i> L. – Весёлка обыкновенная	Не обнаружен [Not found]
<i>Sarcosoma globosum</i> (Schmidel) Casp. – Саркосома шаровидная	10 находок [10 Finds]

О к о н ч а н и е т а б л. 1 [Table 1 end]

Период [Period]	
60–80-е гг. XX в. [1960-1980]	2004–2016 гг. [2004-2016]
<i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr. – Спарассис курчавый, Капуста грибная	Не обнаружен [Not found]
– <i>Spathularia flavida</i> Pers. – Лопаточка желтоватая	Обычен [Common]
<i>Suillus flavidus</i> (Fr.) J. Presl – Маслёнок болотный	1 находка [1 Find]
– <i>Tricholomopsis decora</i> (Fr.) Singer – ТрихоломOPSIS красивый	Обычен [Common]
– <i>Verpa bohemica</i> (Krombh.) J. Schröt. – Шапочка сморчковая	Обычен, местами массовый вид [Common, occasionally dominant species]

Примечание. ¹ «←» отмечены виды, встречаемость которых в ТО в настоящее время не вызывает опасения; ² – под микроучастком здесь и далее понимается станция площадью от нескольких гектаров до нескольких кв. километров. В дальнейшем сокращённо обозначается как «м/уч.»

[*Note.* ¹ “←” marks species whose occurrence in Tomsk oblast is not currently of concern; ² “microplot” hereinafter refers to a station with the area spanning from some hectares to some square kilometers]

К настоящему времени в предварительный список макромицетов ТО, по литературным данным [24] и исследованиям последних трёх лет, включено около 1 300 видовых таксонов, входящих в подотдел Pezizomycotina (Ascomycota) и классы Agaricomycetes, Dacrymycetes и Exobasidiomycetes (Basidiomycota). Только за последние 13 лет на территории области выявлено около 380 новых видов, получены дополнительные данные по экологии и распространению редких и охраняемых грибов.

Редкие макромицеты – естественные кандидаты при формировании списка охраняемых видов. Их количество в КК регионов определяется реально сложившейся ситуацией, связанной со степенью изученности микобиот территорий, особенностями экологии высших грибов и нарастающим антропогенным влиянием на среду обитания. Например, в Европе, где практически завершено изучение видового состава высших грибов, в Национальную КК Швеции включено 500 видов грибов, в Польше – 800, в бывшей ФРГ – 1 037 [33, 34]. Что касается нашей страны, то в КК СССР включён 21 вид макромицетов [35]. В КК Российской Федерации ситуация принципиально не изменилась – включено только 24 вида [36]. По данным В.В. Горбатовского, до 2013 г. ТО занимала последнее место в Российской Федерации по количеству охраняемых видов лихенофлоры (0) и микобиоты (2) [37, 38]. Включение в 2002 г. в КК области только двух видов грибов (*Dictyophora duplicata*, *Mutinus caninus*) можно объяснить отсутствием регулярных микологических исследований за 18 лет до её выхода. Во втором издании список охраняемых макромицетов расширен до восьми видов [30]. Акцент сделан на виды, приведённые в КК СССР [35]. Таким образом, список охраняемых видов области утверждён без учёта региональной специфики, что не отражает реальной ситуации и не соответствует современным данным о видовом разнообразии грибов и их статусе. Он включает следующие виды: *Clavariadelphus pistillar* (L.) Donk, *Cortinarius violaceus* (L.) Gray, *Dictyophora du-*

plicata (Bosc) E. Fisch., *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., *Leccinum versipelle* (Fr. & Hök) Snell (= *L. per candidum* (Vassilkov) Watling), *Mutinus caninus* (Huds.) Fr., *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr., *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr.

Опираясь на результаты многолетних исследований, считаем необходимым предложить природоохранным организациям более реальный перечень редких видов макромицетов (табл. 2). При составлении списка редких и охраняемых грибов ТО использовались собственные и литературные данные [1, 2, 5, 6, 8–12, 18, 20–22, 39–44]. В перечень редких видов предпочтительно включены макромицеты средних и крупных размеров, которые заметны и могут быть идентифицированы в природе. Сумчатые грибы, в связи с их относительно небольшим количеством, приводятся в алфавитном порядке. В табл. 2 использовались материалы по КК административных территорий, которые полностью или частично входят в Западную Сибирь [45–55]. Дополнительно использовались данные по редким грибам Ленинградской области в связи с тем, что в КК данного региона включено максимальное количество видов сумчатых и базидиальных макромицетов (132) для территории России [56]. Кроме этого, приводятся ссылки на КК Российской Федерации как основной документ, определяющий охранный статус видов [35].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Перечень редких и охраняемых видов грибов Томской области,
зарегистрированных в естественных биотопах**
[Rare and protected fungal species in Tomsk oblast registered in natural biotopes]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
Отд. ASCOMYCOTA			
* <i>Aleuria aurantia</i> (Pers.) Fuckel – Алеврия оранжевая	3	KrK	1
+ <i>Ascocoryne cylichnium</i> (Tul.) Korf – Аскокорине бокальчатая	3		1
* <i>Cordyceps militaris</i> (L.) Fr. – Кордицерс военный	3	KrK, AR	1
* <i>Disciotis venosa</i> (Pers.) Arnould – Блюдцевик жилковатый	3		3
*** <i>Flavoscypha cantharella</i> (Fr.) Harmaja (= <i>Otidea concinna</i> (Pers.) Sacc.) – Флавосцифа стройная, Ф.-лисичка	2		1

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
+ <i>Gyromitra gigas</i> (Krombh.) Cooke – Строчок гигантский	3	KrK	1
<i>G. sphaerospora</i> (Peck) Sacc. – Строчовик круглоспоровый	2	KrK	1
+ <i>Helvella atra</i> J. König – Лопастник угольный, или чёрный	3		1
+ <i>H. monachella</i> (Scop.) Fr. – Лопастник монашка	2		1
+ <i>Lachnellula suecica</i> (de Bary ex Fuckel) Nannf. – Лахнеллула шведская	3		Нет данных [No data]
<i>Leotia lubrica</i> (Scop.) Pers. – Леоция слизистая, или скользкая	4		2 м/уч. [microplot]
* <i>Microstoma protractum</i> (Fr.) Kanouse – Микростома вытянутая	3	KrK	2
* <i>Neobulgaria pura</i> (Pers.) Petr. – Необулгария чистая	3		1
*** <i>Neocudoniella albiceps</i> (Peck) Korf – Неокудониелла светлющая	2		1
<i>Otidea grandis</i> (Pers.) Rehm – Отиея большая	3	KrK	1
+ <i>Pseudoplectania nigrella</i> (Pers.) Fuckel – Псевдоплектания черноватая	3		1
<i>Sarcosoma globosum</i> (Schmidel) Casp. – Саркосома шаровидная	3	KrK, LO, NO, RF, TumO, Kh-M AO-Yugra	7
* <i>Verpa conica</i> (O.F. Müll.) Sw. – Шапочка коническая	3	LO, NO, Kh-M AO-Yugra	1
Отд. BASIDIOMYCOTA Пор. Agaricales Сем. Agaricaceae			
** <i>Agaricus benesii</i> (Pilát) Pilát – Шампиньон Бенеша, или мелкочешуйчатый	3		1
** <i>A. dulcidulus</i> Schulzer – Ш. приятненький, или пурпуровенький	3		1
* <i>A. macrocarpus</i> F.H. Møller – Ш. крупноплодный	3		1
* <i>A. moelleri</i> Wasser – Ш. тёмночешуйчатый, плоский, или пёстрый	3		1

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
+ <i>A. porphyrizon</i> P.D. Orton – Ш. порфирный	3		1
xx <i>Bovista dryina</i> (Morgan) Demoulin – Порховка лесная	3		1
<i>Calvatia gigantea</i> (Batsch) Lloyd – Головач гигантский	3	AK, KO, KrK, NO, AR	2
+ <i>C. lilacina</i> (Mont. & Berk.) Henn. – Г. лиловый	3		1
xxx <i>Chlorophyllum abruptibulbum</i> (R. Heim) Vellinga – Хлорофиллум плоскоклубневой	2		1
+ <i>Ch. agaricoides</i> (Czern.) Vellinga – Х. агарикоидный, Кровелька, Шалашик	3		1
+ <i>Cystoderrella ambrosii</i> (Bres.) Норманна – Цистодермелла Амброзиуса	3	LO	1
+ <i>Lepiota castanea</i> Quéf. – Чешуйница каштановая	3	LO	1
xx <i>Lycoperdon norvegicum</i> Demoulin – Дождевик норвежский	3		1
+ <i>Macrolepiota procera</i> (Scop.) Singer – Гриб-зонтик высокий, или пестрый	3		1
xx <i>M. prominens</i> (Sacc.) M.M. Moser – Г-з. выдающийся	3		1
+ <i>Mycenastrum corium</i> (Guers.) Desv. – Кожан звездовидный, или кожистый	3		2
Сем. Amanitaceae			
<i>Amanita excelsa</i> (Fr.) Bertill. (= <i>A. spissa</i> (Fr.) P. Kumm.) – Мухомор выделяющийся, или толстый	3		3
<i>A. gemmata</i> (Fr.) Bertill. – М. жёлтый	3		2
x <i>A. submembranacea</i> (Bon) Gröger – Поплавок перепончатый	3		2
xx <i>A. virosa</i> Bertill. – М. воночий	3		2
<i>Limacella illinita</i> (Fr.) Maire – Лимацелла маслянистая, или слизистая	3	LO, Kh-MAO- Yugra	1
xx <i>L. ochraceolutea</i> P.D. Orton – Л. охристо-жёлтая	3		1
Сем. Clavariaceae			
+ <i>Clavulinopsis corniculata</i> (Schaeff.) Corner – Клавулинописис рожковидный	3	Kh-M AO- Yugra	4
+ <i>Ramariopsis pulchella</i> (Boud.) Corner – Рамариописис красивый	3	KO, SO	2
Сем. Cortinariaceae			
xxx <i>Cortinarius croceocoeruleus</i> (Pers.) Fr. – Паутичник жёлто-голубой	2		1
<i>C. esculentus</i> Lebedeva – П. съедобный, или Толстушка	3		2

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
** <i>C. hercynicus</i> (Pers.) M.M. Moser – П. козлиный	3		1
** <i>C. leucophanes</i> P. Karst. – П. белоблестящий	3		1
* <i>C. fulmineus</i> Fr. – П. блестящий	3		1
** <i>C. purpureus</i> (Bull.) Bidaud, Moëgne-Loc. & Reumaux – П. пурпурный	3		2
** <i>C. venetus</i> (Fr.) Fr. – П. лазоревый	3		1
®+ <i>C. violaceus</i> (L.) Gray – П. фиолетовый	3	AK, KrK, LO, NO, AR, TO, TumO, Kh-M AO-Yugra, ChkO	2
** <i>Hemistropharia albocrenulata</i> (Peck) Jacobsson & E. Larss. – Гемистрофария белгородчатая	3	LO	2
** <i>Phaeocollybia christinae</i> (Fr.) R. Heim – Феоколлибия Кристины	3		1
Сем. Entolomataceae			
* <i>Clitocella popinalis</i> (Fr.) Kluting, T.J. Baroni & Bergemann – Клитоцелла трактирная	3		1
* <i>Entoloma lampropus</i> (Fr.) Hesler – Энтолома блестящая, или эффектная	4		2
Сем. Hygrophoraceae			
* <i>Chrysomphalina chrysophylla</i> (Fr.) Cléménçon – Хризомфалина желтопластинковая	3	KrK, Kh-M AO-Yugra	3
+ <i>Hygrophorus pudorinus</i> (Fr.) Fr. – Гигрофор стыдливый	3		Нет данных [No data]
* <i>H. pustulatus</i> (Pers.) Fr. – Гигрофор пупырчатый, или серебристый	3	LO	1
Сем. Inocybaceae			
** <i>Inocybe fraudans</i> (Britzelm.) Sacc. – Волоконница грушево-душистая	3		1
Сем. Marasmiaceae			
* <i>Atheniella adonis</i> (Bull.) Redhead, Moncalvo, Vilgalys, Desjardin & B.A. Perry – Атениелла горичвет, или адонис	3		2
* <i>A. flavoalba</i> (Fr.) Redhead, Moncalvo, Vilgalys, Desjardin & B.A. Perry – А. желтовато-белая	4		1
+ <i>Macrocyttidia cucumis</i> (Pers.) Joss. – Макроцистидия огуречная	3		1
Сем. Mycenaceae			
+ <i>Mycena cyanorhiza</i> Quéf. – Мицена синекорневая	3	LO, NO	1

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
* <i>M. oregonensis</i> A.H. Sm. – М. оранжевая, или оregonская	3	КО	1
+ <i>M. pterigena</i> (Fr.) P. Kumm. – М. папоротниковая	3		1
+ <i>Panellus ringens</i> (Fr.) Romagn. – Панеллюс раскрытый, или зияющий	3		Нет данных [No data]
Сем. Niaceae			
+ <i>Merismodes anomala</i> (Pers.) Singer – Мерисмодес аномальный	3		Нет данных [No data]
Сем. Omphalotaceae			
* <i>Connopus acervatus</i> (Fr.) K.W. Hughes, Mather & R.H. Petersen – Коннопус (Коллибия) скученный	3		1
Сем. Physalacriaceae			
+ <i>Armillaria ectypa</i> (Fr.) Lamoure – Опёнок чеканный	3	Kh-M АО- Yugra	1
Сем. Pleurotaceae			
* <i>Hohenbuehelia atrocoerulea</i> (Fr.) Singer – Гоэнбуэлия тёмно-синяя	3		2
* <i>H. grisea</i> (Peck) Singer – Г. серая	3		1
+ <i>H. reniformis</i> (G. Mey.) Singer – Г. почковидная	3		1
* <i>Pleurotus cornucopiae</i> (Paulet) Rolland – Вешенка рожковидная	3		1
Сем. Pluteaceae			
* <i>Pluteus aurantiorugosus</i> (Trog) Sacc. – Плотей оранжевый	3		1
* <i>P. fenzi</i> (Schulzer) Corriol & P.-A. Moreau – П. Фенцля	3	Kh-M АО- Yugra	2
*** <i>P. magnus</i> McClatschie – П. Магнуса	2		2
** <i>P. pouzarianus</i> Singer – П. Повжара	2		3
*** <i>P. robertii</i> (Fr.) P. Karst. – П. Роберта	2		1
<i>P. salicinus</i> (Pers.) P. Kumm. – П. ивовый	3	LO	1
+ <i>Volvvariella taylorii</i> (Berk. & Broome) Singer – Вольвариелла Тейлора	3		1
Сем. Psathirellaceae			
* <i>Coprinopsis romagnesiana</i> (Singer) Redhead, Vilgalys & Moncalvo – Копринопис бурочешуйчатый, или Романьези	3	KrK	1
Сем. Pterulaceae			
<i>Pterula subulata</i> Fr. – Птеруля шиловидная	3		1
Сем. Strophariaceae			
** <i>Meotatomyces dissimulans</i> (Berk. & Broome) Vizzini – Меоттомицес прячущийся	3		1

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
** <i>Pholiota kodiakensis</i> A.H. Sm. & Hesler – Чешуйчатка кодиакензис	3		1
*** <i>Ph. terrestris</i> Overh. – Ч. земляная	2		1
<i>Stropharia albonitens</i> (Fr.) Quéf. – Кольцевик белоблестящий	3	LO	1
<i>S. hornemannii</i> (Fr.) S. Lundell & Nannf. – К. Горнеманна	3		1
* <i>S. inuncta</i> (Fr.) Quéf. – К. инункта	3		1
Сем. Tricholomataceae			
** <i>Arrhenia acerosa</i> (Fr.) Kühner – Аррения мякинная	4		1 м/уч. [microplot]
+ <i>A. discorosea</i> (Pilát) Zvyagina, Alexandrova & Bulyonkova (2015) – А. розовая	3	NO, AR, Kh-M AO-Yugra	Нет данных [No data]
* <i>Leucopaxillus giganteus</i> (Sowerby) Singer – Белоговорушка гигантская	3	LO	1
** <i>Melanoleuca kavinae</i> (Pilát & Vesely) Singer – Мелянолейка Кавина	3		2
** <i>M. stridula</i> (Fr.) Singer – М. скрипучая	4		2
* <i>Muxomphalia maura</i> (Fr.) Hora – Миксомфалия горевая, или угольная	4		2
* <i>Phyllotopsis nidulans</i> (Pers.) Singer – Вешенка оранжевая	3	LO	1
+ <i>Ripartites tricholoma</i> (Alb. & Schwein.) P. Karst – Рипартит рядовковый	3	LO	1
* <i>Tricholoma albidum</i> Вон – Рядовка беловатая	3		2
** <i>T. apium</i> Jul. Schäff. – Р. сельдерейная	3		1
<i>T. columbetta</i> (Fr.) P. Kumm. – Р. голубиная, или Голубок	3	LO	1 м/уч. [microplot]
** <i>T. matsutake</i> (S. Ito & S. Imai) Singer – Р. сосновые рога, или крокодиловая	2		1 м/уч. [microplot]
* <i>T. robustum</i> (Alb. & Schwein.) Ricken – Р. красная	3		1 м/уч. [microplot]
<i>Tricholomopsis rutilans</i> var. <i>flammula</i> (Métrod ex Holec) Gminder – Трихоломopsis красный разновидности огненный	2		1
* <i>T. ornata</i> (Fr.) Singer – Т. украшенный	3		1 м/уч. [microplot]
Пор. Boletales			
Сем. Boletaceae			
+ <i>Boletus paluster</i> Peck – Болет болотный, Решетник болотный	3		1

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
<i>Hortiboletus rubellus</i> (Krombh.) Simonini, Vizzini & Gerardi, <i>Xerocomus r.</i> (Krombh.) Quél.) – Моховик красный	3		3
* <i>Leccinum albostipitatum</i> den Bakker & Noordel. – Подосиновик белоножковый	3		1
* <i>L. duriusculum</i> (Schulzer ex Kalchbr.) Singer – Подберёзовик твердоватый	3		1
® <i>L. versipelle</i> (Fr. & Hök) Snell (= <i>L. percandidum</i> (Wassilkov) Watling) – Подосиновик жёлто-бурый, или белый	3	KrK, LO, AR, TO, TumO	2
Сем. Rhizopogonaceae			
* <i>Rhizopogon roseolus</i> (Corda) Th. Fr. – Корнебородник розоватый, или обыкновенный	4		4
Сем. Suillaceae			
+ <i>Fuscoboletinus spectabilis</i> (Peck) Pomerl. & A.H. Sm. – Решетник великолепный	3		1
* <i>Suillus flavidus</i> (Fr.) J. Presl – Маслёнок болотный	3		1
+ <i>S. tridentinus</i> (Bres.) Singer – Маслёнок рыже-красный	3	KrK	1
* <i>Tapinella atrotomentosa</i> (Batsch) Šutara (= <i>Paxillus a.</i> (Batch) Fr.) – Тапинелла толстая, Свинушка толстая	3		2
* <i>T. panuoides</i> (Batsch) E.J. Gilbert (= <i>Paxillus p.</i> (Fr.) Fr.) – Т. погребная, шахтный гриб	3		2
Сем. Sclerodermataceae			
* <i>Scleroderma citrinum</i> Pers. – Дождевик ложный (Склеродерма) лимонно-жёлтый, или обыкновенный	3		3
Пор. Geastrales			
Сем. Geastraceae			
+ <i>Geastrum minimum</i> Schwein. – Земляная звезда наименьшая	3	LO	1
* <i>G. quadrifidum</i> DC. ex Pers. – З. з. четырёхлопастная	3	KrK	1
+ <i>G. rufescens</i> Pers. – З. з. рыжеватая	3		1
Пор. Gomphales			
Сем. Clavariadelphaceae			
® <i>Clavariadelphus pistillarlis</i> (L.) Donk – Рогатик пестиковый	3	AK, KrK, LO, AR, TO, TumO, ChkO, Kh-M AO-Yugra	5
+ <i>C. truncatus</i> Donk – Р. усечённый	3	KO, KrK, KurO, CvO, ChkO, Kh-M AO-Yugra	1

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
Сем. Gomphaceae			
+ <i>Ramaria flava</i> ? (Schaeff.) Quél. – Рамария жёлтая	3		6
× <i>R. flavobrunnescens</i> (G.F. Atk.) Corner – Р. жёлто-буроватая	4		10
+ <i>R. rubella</i> (Schaeff.) R.H. Petersen – Р. красноватая	3	KO, CvO, ChkO, Kh-M AO-Yugra	2
Поп. Phallales Сем. Phallaceae			
®+ <i>Mutinus caninus</i> (Huds.) Fr. – Мутинус собачий	3	KrK, NO, AR, TO, TumO	1 м/уч. [microplot]
+ <i>Phallus impudicus</i> L. – Весёлка обыкновенная	3	KO, KrK, CvO	Нет данных [No data]
® <i>Dictyophora duplicata</i> (Bosc) E. Fisch. – Сетконоска двояная	3	KrK, NO, RF, TO	1–2 образ- ца ежегод- но [1-2 finds annually]
Поп. Cantharellales Сем. Cantharellaceae			
<i>Cantharellus cinereus</i> (Pers.) Fr. – Лисичка серая, или пепельная	4		1
Поп. Gloeophyllales Сем. Gloeophyllaceae			
<i>Gloeophyllum protractum</i> (Fr.) Imazeki – Глеофиллум продолговатый	3	LO	2
Поп. Hymenochaetales Сем. Hymenochaetaceae			
× <i>Inonotus dryophilus</i> (Berk.) Murrill – Инонотус древолюбивый	3	ChkO	1
× <i>I. leporinus</i> (Fr.) Gilb. & Ryvarden – Инонотус (Онния) привлекательный, или заячий	3	TumO, Kh-M AO-Yugra	1
× <i>Onnia triquetra</i> (Pers.) Imazeki – Онния треугольная	4		2
Поп. Polyporales Сем. Fomitopsidaceae			
<i>Antrodia crassa</i> (P. Karst.) Ryvarden – Антродия толстая	3	LO	1
+ <i>A. macra</i> (Sommerf.) Niemelä – А. крупная	3	LO	Нет данных [No data]
xxx <i>A. malicola</i> (Berk. & M.A. Curtis) Donk – А. яблочная	2		1
+ <i>Rhodofomes cajanderi</i> (P. Karst.) B.K. Cui, M.L. Han & Y.C. Dai (<i>Fomitopsis</i> c. (P. Karst) Kotl. & Pouzar) – Трутовик Каяндера, или розоватый	3	KO	Нет данных [No data]

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
<i>Fomitopsis officinalis</i> (Vill.) Bondartsev & Singer – Фомитопсис лекарственный, Губка листовициная	2	TumO, Kh-M AO-Yugra, ChkO, Y-N AO	1
* <i>Ischnoderma benzoinum</i> (Wahlenb.) P. Karst. – Ишнодерма смолисто-пахучая	3	Kh-M AO-Yugra	2
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.) Murrill s. lat. – Трутовик серный, или серно-жёлтый	3	TumO, Y-N AO	3
<i>Postia floriformis</i> (Quél.) Jülich – Постия цветкообразная	4		3
* <i>P. guttulata</i> (Sacc.) Jülich – П. гуттирующая	3		1
+ <i>P. leucomallella</i> (Murrill) Jülich – П. белошерстистая	3	LO	Нет данных [No data]
* <i>P. undosa</i> (Peck) Jülich – П. волнистая	3	LO	1
+ <i>Pycnoporellus alboluteus</i> (Ellis & Everh.) Kotl. & Pouzar – Пикнопореллюс бело-жёлтый	3	SvO	Нет данных [No data]
<i>P. fulgens</i> (Fr.) Donk – П. блестящий	3	LO, TumO, Kh-M AO-Yugra	1
Сем. Ganodermataceae * <i>Ganoderma lucidum</i> (Curtis) P. Karst. – Трутовик лакированный	3	AK, KrK, LO, NO, AR, RF, TumO, Kh-M AO-Yugra, ChkO, Y-N AO	2
Сем. Meruliaceae			
+ <i>Gloeoporus taxicola</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden – Глеопорус тиссовый	3	LO	Нет данных [No data]
+ <i>Junghuhnia collabens</i> (Fr.) Ryvarden – Юнгуния сминающаяся	3	LO	Нет данных [No data]
<i>Metuloidea murashkinskyi</i> (Burt) Miettinen & Spirin – Метулоид Мурашкинского	3	Kh-M AO-Yugra	3
+ <i>Sarcodontia spumea</i> (Soverby) Spirin (<i>Spongipellis spumeus</i> (Sowerby) Pat.) – Саркодонтия пенообразная, или пенная	3	TumO, Kh-M AO-Yugra, ChkO	Нет данных [No data]
+ <i>Steccherinum lacerum</i> (P. Karst.) Kotir. & Saaren. – Стекхеринум отделяющаяся	3		Нет данных [No data]
* <i>S. semisupiniforme</i> (Murrill) Miettinen, in Miettinen & Ryvarden – С. полузапрокинутый	2		1
Сем. Phanerochaetaceae * <i>Antrodiella parasitica</i> Vampola – Антродиелла паразитическая	3		1

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
<i>Ceriporiopsis gilvescens</i> (Bres.) Domański – Церипориопсис буровато-жёлтый	4		1
<i>C. resinascens</i> (Romell) Domański – Ц. смолянеющий	3	LO	Нет данных [No data]
Сем. Polyporaceae			
* <i>Ceriporus vassilievae</i> (Thorn) Zmitr. & Kovalenko – Цериопорус Василькова	3		1
+ <i>Datroniella scutellata</i> (Schwein.) B.K. Cui, Hai J. Li & Y.C. Dai – Датрониелла мелкощетиניתая, Трутовик ольховый	3	Tu,O, Y-N AO	Нет данных [No data]
<i>Diplomitoporus flavescens</i> (Bres.) Domański – Дипломитопорус желтеющий	4		2
+ <i>Leptoporus mollis</i> (Pers.) Quél – Лептопорус мягкий	3	LO, TumO, Y-N AO	Нет данных [No data]
+ <i>Pachykytospora tuberculosa</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar – Пахикитоспора бугорчатая	3		Нет данных [No data]
+ <i>Perenniporia fraxinea</i> (Bull.) Ryvarden – Переннипория ясеневая	3		Нет данных [No data]
+ <i>Piloporia sajanensis</i> (Parmasto) Niemelä – Пилопория саянская	3	KO	Нет данных [No data]
@* <i>Polyporus umbellatus</i> (Pers.) Fr. – Полипорус зонтичный	2	KrK, AR, RF, TO	2
+ <i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.) P. Karst. – Пикнопорус киноварно-красный	3	Y-N AO	Нет данных [No data]
+ <i>Skeletocutis odora</i> (Sacc.) Ginns – Скелетокутис пахучий	3	ChkO	Нет данных [No data]
* <i>S. uralensis</i> (Pilát) Kotl. & Pouzar – С. уральский	3		1
+ <i>Yuchengia narymica</i> (Pilát) B.K. Cui, C.L. Zhao & Steffen (= <i>Perenniporia n.</i> (Pilát) Pouzar) – Юхенгия нарымская	3		Нет данных [No data]
Сем. Sparassidaceae			
@+ <i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr. – Спарассис курчавый, грибная капуста	2	AK, KO, KrK, NO, RF, TO, TumO, ChkO, Kh-M AO- Yugra	Нет данных [No data]
Пор. Russulales Сем. Albatrellaceae			
* <i>Albatrellus ovinus</i> (Schaeff.) Kotl. & Pouzar – Трутовик овечий	3	CvO	1

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
Сем. Amylostereaceae × <i>Amylostereum chailletii</i> (Pers.) Boidin – Амилостереум Шайе	3		1
Сем. Auriscalpiaceae <i>Lentinellus vulpinus</i> (Sowerby) Kühner & Maire – Пилолистничек волчий	3		1
Сем. Hericiaceae + <i>Hericium cirrhatum</i> (Pers.) Nikol. – Ежовик кудрявый	3	LO, KrK, Kh-M AO-Yugra	1
® <i>H. coralloides</i> (Scop.) Pers. – Ежовик коралловидный	6	AK, KrK, KurO, NO, AR, TO, TumO, ChkO, Y-N AO	1–3 об- разца еже- годно [1-3 Finds annually]
Сем. Russulaceae × <i>Lactarius hepaticus</i> Plovgr. – Млечник печёночный	3		1
+ <i>L. lignyotus</i> Fr. – М. древесинный	3	KrK, AR	Нет данных [No data]
+ <i>L. piperatus</i> (L.) Pers. – М. перечный	3		Нет данных [No data]
+ <i>L. zonarius</i> (Bull.) Fr. – М. зональный	3		Нет данных [No data]
+ <i>Russula azurea</i> Bres. – Сыроежка синяя, или лазурная	3		Нет данных [No data]
×× <i>R. brevipes</i> Peck – С. (Подгруздок) коротконогая	3		1
× <i>R. farinipes</i> Romell – С. валуевидная, или мучнистая	3	LO	1
+ <i>R. lilacea</i> Quéf. – С. лиловая	3		Нет данных [No data]
× <i>R. mustelina</i> Fr. – С. гладкокожая, или коричневая	3	LO	1
+ <i>R. olivacea</i> (Schaeff.) Fr. – С. оливковая	3		2
+ <i>R. rubescens</i> Beardslee – С. румяная	3		1
+ <i>R. violacea</i> Quéf. – С. фиолетовая	3		Нет данных [No data]
Пор. Thelephorales Сем. Bankeraceae <i>Phellodon fuligineoalbus</i> (J.C. Schmidt) Baird (= <i>Bankera fuligineoalba</i> (J.C. Schmidt) Coker & Beers ex Pouzar) – Феллодон светло-бурый	3	KO	2 м/уч. [microplot]
× <i>Boletopsis grisea</i> (Peck) Bondartsev & Singer – Болетопсис серый	3	KO, Kh-M AO- Yugra	1 м/уч. [microplot]
<i>Hydnellum concrescens</i> (Pers.) Banker (= <i>H. zonatum</i> (Batsch) P. Karst.) – Гиднеллум зональный	3	KrK	2

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Вид ¹ [Species ¹]	Возможная категория редкости [Possible category of rarity]	Наличие вида в Красных книгах ² [Presence of species in the Red Books ²]	Кол-во образцов или микроучастков [Number of specimens or microplots]
** <i>Phellodon melaleucus</i> (Sw. ex Fr.) P. Karst. – Фэллодон бело-чёрный	3		2
<i>Sarcodon fennicus</i> (P. Karst.) P. Karst. – Саркодон финляндский	2		1
<i>S. imbricatus</i> (L.) P. Karst. (incl. <i>S. laevigatus</i> (Sw.) P. Karst.) – С. черепитчатый (включая С. лощёный)	4		7
Сем. Thelephoraceae			
* <i>Thelephora anthocephala</i> (Bull.) Fr. – Телефора цветочноголовая	3		1
Incertae sedis			
<i>Oxyporus populinus</i> (Schumach.) Donk – Окспипорус тополёвый	3	TumO	1

Примечание. ¹ «+» – виды, известные для Томской области только по литературным данным; «*» – виды, новые для Томской области; «**» – виды, новые для Западной Сибири; «***» – виды, новые для Российской Федерации; «®» – редкие виды, вошедшие во второе издание КК ТО [40]. ² – список административных районов и их сокращения: АК – Алтайский край, АР – Республика Алтай, КО – Кемеровская область, КгК – Красноярский край, КурО – Курганская область, ЛО – Ленинградская область, НО – Новосибирская область, РФ – Российская Федерация, СвО – Свердловская область, ТО – Томская область, ТумО – Тюменская область, Kh-М АО-Yugra – Ханты-Мансийский автономный округ – Югры, ChkO – Челябинская область, Y-N АО – Ямало-Ненецкий автономный округ.

[Note. ¹ + is for species which are only known for Tomsk oblast by literature data; (*) is for species which are new for Tomsk oblast; (**) are for species which are new for West Siberia; (***) are for species which are new for the Russian Federation; “®” is for rare species which were included into the 2nd edition of the Red Book of Tomsk oblast [40]. ² the list of administrative districts and their abbreviations: “AK” - Altai krai, “AR” - Altai Republic, “KO” - Kemerovo oblast, “KrK” - Krasnoyarsk krai, “KurO” - Kurgan oblast, “LO” - Leningrad oblast, “NO” - Novosibirsk oblast, “RF” - Russian Federation, “CvO” - Sverdlovsk oblast, “TO” - Tomsk oblast, “TumO” - Tyumen oblast, “Kh-MAO-Yugra” - Khanty-Mansiysk autonomous okrug – Ugra, “ChkO” - Chelyabinsk oblast, “Y-N AO” - Yamalo-Nenets autonomous okrug.]

В перечень редких и охраняемых видов макромицетов ТО, встречающихся в естественных условиях, входит 191 вид. Исходя из современного уровня изученности микобиоты, второй категории редкости соответствуют 18 видов (9,4% от списка). Наибольшее количество макромицетов отнесены к третьей категории – 158 видов (82,7%). В категорию 4 вошли 14 видов

(7,3%). Категории 6 хорошо соответствует один (0,5%) относительно многочисленный вид *Hericium coralloides* [30]. Он исключен из последнего издания КК Российской Федерации [36], но все еще представлен во многих региональных КК, включая ТО. В качестве первоочередных кандидатов для включения в последующие издания региональной Красной книги может быть предложено 55 редких видов макромицетов, включенных в Красные книги административных территорий, полностью или частично входящих в Западную Сибирь.

Ряд видов, включённых в рассматриваемые КК, не представлен в перечне, поскольку в ТО они встречаются довольно часто или повсеместно. В качестве примеров можно указать следующие виды: *Chlorophyllum rachodes* (Vittad.) Vellinga (= *Macrolepiota rhacodes* (Vittad.) Singer) – Хлорофиллум краснеющий, или Гриб-зонтик краснеющий (КрК), *Clavariadelphus ligula* (Schaeff.) Donk – Клавариадельфус язычковый (КрК), *Ischnoderma resinosum* (Schrad.) P. Karst. – Ишнодерма смолистая (СвО, Я-Н АО), *Onnia tomentosa* (Fr.) P. Karst. – Онния войлочная (СвО, ТюмО), *Pleurotus calyptratus* (Lindblad) Sacc. – Вешенка осиновая, или Плеврот покрытый (КрК, ЛО, НСО), *Pluteus romellii* (Britzelm.) Sacc. (= *P. lutescens* (Fr.) Bres.) – Плютей Ромелля (ЛО), *Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst. – Желчный гриб (КрК) и ряд других.

По литературным данным, вид семейства Clavariadelphaceae *Ramaria flava* (?) в 1970-х гг. встречался часто и даже рекомендован к заготовкам [11]. Известно, что данный вид имеет двойника – *Ramaria flavobrunnescens*. Внешне эти виды практически неотличимы и дифференцируются большей частью по микроструктурам, поэтому мы допускаем вероятность ошибки при определении *Ramaria flava* микологами прошлого столетия. В настоящее время эти виды (или вид?) имеют тенденцию к сокращению численности. Нами регистрируется и редко встречается только *Ramaria flavobrunnescens* [18, 24].

В качестве отдельного перечня дополнительно представлены 47 видов макромицетов, которые обнаружены на территориях, подверженных значительному антропогенному влиянию, и пока не зарегистрированы в ТО в естественных условиях (табл. 3). К числу таких территорий, например, отнесены участки леса, примыкающие к крупным автодорогам: Томск – Шегарка; Томск – аэропорт, а также газоны и лесопарковые участки в пределах г. Томска. Мы предполагаем, что при высоком уровне транспортных потоков и перемещения людей происходит более интенсивный занос спор различных видов грибов, в том числе и из других регионов страны, что увеличивает вероятность обнаружения редких макромицетов на антропогенных территориях. Такие виды мы не включаем в перечень редких в регионе, но информация о них представляет интерес для мониторинговых исследований и их первоочередного поиска в естественных местообитаниях.

Таким образом, анализ региональной микобиоты в режиме мониторинга позволил выявить 239 редких видов макромицетов и обозначить проблему

их сохранения в регионе. Актуальность охраны этих видов возрастает в связи с тем, что за 400-летнюю историю освоения территории области практически не сохранилось коренных темнохвойных лесов, поскольку большей частью они вырублены или пострадали от пожаров и насекомых-вредителей. В ТО в основном сохранились интразональные вторичные сосняки, в которых «восстановление сосны идёт по сосне».

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Перечень редких видов грибов Томской области,
зарегистрированных на антропогенных территориях**
[Rare fungal species of Tomsk oblast registered in anthropogenic territories]

Вид ¹ [Species ¹]	Кол-во находок [Number of finds]
* <i>Agaricus bisporus</i> (J.E. Lange) Imbach – Шампиньон двуспоровый	3
* <i>A. tabularis</i> Peck – Ш. таблитчатый	2
* <i>A. cappellianus</i> Hlaváček (= <i>A. vaporarius</i> (Pers.) Imbach) – Ш. тепличный, или паровой	1
* <i>Agrocybe splendida</i> Cléménçon – Полевик (Агроцибе) блистательный	1
* <i>Boletus reticulatus</i> Schaeff. – Болет сетчаножковый	2
*** <i>Buchwaldoboletus hemichrysus</i> (Berk. & M.A. Curtis) Pilát – Моховик полузолотистый	1
* <i>Cerioporus squamosus</i> (Huds.) Quél. (= <i>Polyporus squamosus</i> (Huds.) Fr.) – Цериопорус чешуйчатый, Трутовик заячий	3
* <i>Conocybe blattaria</i> (Fr.) Kühner – Колпачок (Коноцибе) тараканий, или тёмный	1
<i>Coprinopsis lagopus</i> (Fr.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo – Копринописис заячий	2
** <i>C. extinctoria</i> (Fr.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo (= <i>Coprinus extinctorius</i> Fr. – К. красильный	1
<i>Echinoderma asperum</i> (Pers.) Bon – Эхинодерма шероховатая	4
** <i>Entoloma euchroum</i> (Pers.) Donk – Энтолома ярко-синяя	2
* <i>Hebeloma sinapizans</i> (Fr.) Sacc. – Гебелома горчичная, или редичная	2
<i>Heliocybe sulcata</i> (Berk.) Redhead & Ginns – Пилолистник борозчатый	2
<i>Hemipholiota heteroclita</i> (Fr.) Bon – Чешуйчатка отклоняющаяся	2
** <i>Hypholoma elaeodes</i> (Fr.) Gillet – Ложноопёнок (Гифолома) львино-рыжий	1
<i>Hypsizygus ulmarius</i> (Bull.) Redhead – Гипсизигус (Леофиллом) ильмовый	5
* <i>Clitocybe fasciculata</i> H.E. Bigelow & A.H. Sm. (= <i>Lepista caespitosa</i> (Bres.) Singer) – Говорушка пучковая	1
* <i>Lepista glaucocana</i> (Bres.) Singer – Л. серо-голубая, или сиреневато-серая	2
* <i>Leucoagaricus barssii</i> (Zeller) Vellinga – Белошампиньон длиннокорневой	1
* <i>L. carneifolius</i> (Gill.) Wasser – Б. телеснопластинковый	2
* <i>L. cinerascens</i> (Quél.) Bon & Boiffard. – Б. сереющий, или дымчатый	1
** <i>Leucocoprinus birnbaumii</i> (Corda) Singer – Белонавозник Бирнбаума	1
* <i>Leucopaxillus paradoxus</i> (Coatantia & L.M. Dufour) Boursier – Белосвинушка парадоксальная	1
** <i>Lycoperdon desmazieri</i> Lloyd – Дождевик Демазьера	1
* <i>L. ericaeum</i> Bonord. – Д. вересковый, или верещатниковый	1
** <i>L. lambinonii</i> Demoulin – Д. Ламбинона	1
** <i>Lyophyllum caerulecens</i> Cléménçon – Леофиллом темнеющий	1
* <i>Melanophyllum haematospertum</i> (Bull.) Kreisel (= <i>M. echinatum</i> (Roth) Singer) – Чёрнопластинник шиповатый	1

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

* <i>Morchella elata</i> Fr. – Строчок высокий, или чёрный	1
* <i>Mutinus ravenelii</i> (Berk. & M.A. Curtis) E. Fisch. – Мутинус Равенеля	2 м/уч. [2 microplot]
Вид ¹ [Species ¹]	Кол-во находок [Number of finds]
* <i>Mycena paersoniana</i> Dennis ex Singer – Мицена Пирсона	3
* <i>Ossicaulis lignatilis</i> (Pers.) Redhead & Ginns – Осцикаулис древесинный	1
* <i>Xerula pseudoradicata</i> (M.M. Moser) Contu (= <i>Oudemansiella p.</i> M.M. Moser) – Ксеруля ложноукореняющаяся	1
* <i>Parasola auricoma</i> (Pat.) Redhead, Vilgalys & Hoppie – Зонтик золотистый	1
* <i>Pholiota lucifera</i> (Lasch) Quél. – Чешуйчатка яркая	2
*** <i>Ph. stratosa</i> A.H. Sm. & Hesler – Ч. слоистая	2
* <i>Pleurotus dryinus</i> (Pers.) P. Kumm. – Вешенка дубовая	2
* <i>P. pantoleucus</i> (Fr.) Sacc. – В. белая	1
<i>P. tuberaster</i> (Jacq. ex Pers.) Fr. – Полипорус клубненосный	1
* <i>Russula albonigra</i> (Krombh.) Fr. – Сыроежка (Подгруздок) бело-чёрная	1
<i>R. rhodopus</i> Zvára – С. красноножковая	1
** <i>Scleroderma bovista</i> Fr. – Ложный дождевик (Склеродерма) красно-коричневый, или бычий	1 м/уч. [1 microplot]
* <i>Tricholoma ustale</i> (Fr.) P. Kumm. – Рядовка красно-бурая, или загорелая	1
* <i>T. ustaloides</i> Romagn. – Р. ржаво-бурая, или красновато-буроватая	1 м/уч. [1 microplot]
* <i>Volvariella bombycina</i> (Schaeff.) Singer – Вольвариелла шелковистая, или атласная	3
<i>V. gloiocephala</i> (DC.) Boekhout & Enderle – В. слизистоголовая	1

Примечание см. к табл 2 [Note: see Table 2].

Несмотря на высокий уровень лесистости области – около 67% [57], промышленная вырубка (в частности, бруснично-зеленомошно-лишайниковых и бруснично-лишайниковых сосняков) неминуемо приведёт к резкому сокращению среды обитания, существенной трансформации состава микобиоты и изменению статуса отдельных редких и новых для ТО видов грибов. Наибольшая потенциальная опасность вследствие сокращения площади лишайниковых сосновых лесов, вплоть до их полного исчезновения, угрожает ряду видов редких грибов (например: *Boletopsis grisea*, *Cortinarius leucophanes*, *C. purpureus*, *Phellodon melaleucus*, *Ramaria flavobrunnescen*, *Sparassis crispa*, *Tricholoma matsutake*, *T. robustum*). Кроме этого, рубки главного пользования в лишайниковых сосняках приведут к потере наиболее продуктивных территорий, используемых в области при промышленных заготовках болетовых грибов, в развитии которых заинтересованы предприниматели и администрация Томской области.

Поскольку охрана грибов, внесённых в КК ТО, декларируется, но реально не обеспечена, следует обратить пристальное внимание на планомерное изучение биоты макромицетов особо охраняемых природных территорий (ООПТ) ТО. Их общая площадь составляет 1 913,2 тыс. га – 6,2% от территории области. Среди них один государственный природный заказник федерального значения и 18 государственных заказников регионального значения. Наиболее изученной в микологическом плане ООПТ ТО является территория Университетской рощи и Сибирского ботанического сада, ко-

торая находится в центре г. Томска. Здесь зарегистрированы 6 редких видов: *Lepista glaucocana*, *Melanophyllum haematospermu*, *Pleurotus dryinus*, *Polyporus squamosus*, *Echinoderma asperum*, *Leucopaxillus paradoxus*.

Проблема сохранения биоразнообразия живых организмов и уникальных геологических памятников природы наиболее эффективно решается через создание разного рода охраняемых природных территорий. В настоящее время для сохранения коренных интразональных типов леса и связанных с ними уникальных микобиот редких для Сибири и ТО видов грибов особенно актуальна организация ботанико-микологических заказников (памятников природы, зон покоя, рекреационных территорий), учитывая, что в области ООПТ большей частью имеют зоологический профиль. С этой точки зрения следует обратить внимание на лишайниковые сосняки (беломошники). Площадь таких лесных угодий, сохранившихся в ТО на гривах древних ложбин стока, незначительна и составляет около 1% от лесопокрытой территории области. К сожалению, именно лишайниковые сосняки являются наиболее продуктивными и ценными для рубок главного пользования. Кроме этого, они интенсивно эксплуатируются в заготовительной деятельности грибов и подвергаются сильнейшей рекреационной нагрузке, что приводит их к довольно быстрой деградации. К сожалению, практически все сосняки ТО, произрастающие на древних ложбинах стока, использованы для заготовок древесины. Однако сохранились территории, мало затронутые хозяйственной деятельностью человека, на которых в послевоенные годы проводились мозаичные рубки преимущественно с применением лучковых пил и конной тяги. Использование тяжелой техники на гусеничном ходу было ограничено, в связи с этим в сосняках сохранились лишайниковый покров и сопутствующая им биота макромицетов. В качестве примера можно предложить участок лишайниковых сосняков в Колпашевском административном районе – Куржинское лесничество, междуречье небольших таёжных рек Левая и Малая Куржина. На данной территории произрастают молодые и средневозрастные зеленомошно-лишайниковые и лишайниковые сосняки, ограниченные болотами. Здесь зарегистрировано 19 редких видов макромицетов, новых для Сибири, Западной Сибири и ТО. В качестве примера можно привести: *Cortinarius leucophanes*, *C. purpureus*, *Scleroderma citrinum*, *Tricholoma robustum*, *Phellodon fuligineoalbus*, *Boletopsis grisea*.

Заключение

Современный перечень редких видов макромицетов ТО, выявленный в естественных местообитаниях, достаточно внушителен и включает 192 видовых таксона (14,7% выявленной микобиоты региона), относящихся к 11 порядкам, 42 семействам и 120 родам. Кроме этого, 47 видов, обнаруженных в антропогенных местообитаниях, также отнесены к категории «редкие» для условий ТО. Данные списки можно рассматривать в какой-то мере

и как мониторинговые. Однако уже сейчас можно сказать, что за период с 2004 по 2016 г. большинство видов представлены единичными находками или встречаются в ограниченном числе микроучастков (108 видов – 56,5%). Из приведённого перечня редких видов в качестве первоочередных кандидатов для включения в последующие издания КК ТО предложено 55 видов макромицетов, которые включены в региональные КК административных территорий, полностью или частично входящих в Западную Сибирь.

На наш взгляд, наиболее действенными мерами охраны может выступать организация ООПТ разного ранга в сохранившихся коренных типах леса. В уже существующих заказниках необходимо провести изучение микобиоты, в том числе с целью выявления редких и охраняемых видов грибов.

За помощь в определении видов макромицетов авторы выражают глубокую благодарность И.В. Ставищенко (Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург); М.А. Бондарцевой, Е.Ф. Мальшиевой, О.В. Морозовой, Е.С. Попову (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург); С.В. Волобуеву, Ю.А. Ребриеву (Институт аридных зон ЮНЦ РАН, г. Ростов-на-Дону); Т.М. Бульонковой (Институт систем информатики им. А.П. Ершова СО РАН, г. Новосибирск); Т.Ю. Светашевой (Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого, г. Тула).

Литература

1. Перова Н.В. Агариковые грибы пихтового леса юга Томской области // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока / отв. ред. Л.Н. Васильева. Новосибирск : Наука, 1972. С. 178–182.
2. Перова Н.В. Агариковые грибы основных растительных сообществ южной тайги Томской области // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири / под ред. Т.Г. Поповой. Новосибирск : Наука, 1973. С. 102–106.
3. Перова Н.В. К экологии агариковых грибов фитоценозов южной тайги (Томская область) // Водные и наземные сообщества низших растений Сибири / отв. ред. Т.Г. Попова. Новосибирск : Наука, 1974. С. 132–136.
4. Перова Н.В. Новые и редкие для флоры Сибири виды агариковых грибов // Новости систематики низших растений. М. : Наука, 1982. Т. 19. С. 80–81.
5. Перова Н.В. Материалы к флоре гастеромицетов Западной Сибири // Новости систематики низших растений. Л. : Наука, 1986. Т. 23. С. 150–152.
6. Миловидова Л.С., Толстова Н.Ю., Шейкина С.И. О развитии грибов-макромицетов в некоторых районах Томской области летом 1973 года // Вопросы ботаники, экол. и почвовед. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 43–47.
7. Миловидова Л.С., Сницерова Г.Н., Толстова Н.Ю. Агариковые грибы некоторых районов Томской области и перспективы их использования // Природные ресурсы Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1977. С. 45–52.
8. Миловидова Л.С., Толстова Н.Ю. О нахождении редких видов дискомицетов в Томской области // Новые данные о фауне и флоре Сибири / под ред. Б.Г. Иоганзена. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1979. С. 167–174.
9. Миловидова Л.С., Толстова Н.Ю. Новое об интересных грибах // Заметки по фауне и флоре Сибири / под ред. А.П. Петлиной. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. С. 113–115.
10. Жуков А.М. Дереворазрушающие грибы Приобья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири / отв. ред. Н.Н. Наплёкова, Г.Д. Левадная. М. : Наука, 1980. С. 144–183.

11. Миловидова Л.С., Плац М.Ш., Толстова Н.Ю. Видовой состав базидиальных грибов Томского Приобья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири / отв. ред. Н.Н. Наплёкова, Г.Д. Левадная. М. : Наука, 1980. С. 183–213.
12. Редкие и исчезающие виды животных и растений Томской области. Грибы / под ред. И.П. Лаптева. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. С. 5–14.
13. Агафонова (Кудашова) Н.Н., Кутафьева Н.П., Гашков С.И. Биота макромицетов Томской области (Западная Сибирь). 1 // Новости системат. низших растений. 2007. Т. 41. С. 77–91.
14. Агафонова Н.Н., Крючкова О.Е., Кутафьева Н.П., Гашков С.И. Биота макромицетов Томской области, афиллофороидные (Западная Сибирь). 2 // Новости системат. низших растений. 2007. Т. 41. С. 92–101.
15. Агафонова Н.Н., Кутафьева Н.П., Гашков С.И. Новые виды макромицетов Томской области. Порядок Agaricales // Макромицеты бореальной зоны: материалы Всероссийской науч.-практ. конф. (г. Красноярск, 11–13 марта 2009 г.) / под ред. И.Н. Павлова, Н.П. Кутафьевой. Красноярск : Изд-во ГОУ ВПО «Сиб. гос. техн. ун-т», 2009. С. 14–19.
16. Агафонова Н.Н., Кутафьева Н.П., Гашков С.И. Новые для Томской области виды макромицетов // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, № 1. С. 146–150.
17. Агафонова Н.Н., Ребриев Ю.А., Гашков С.И. Гастероидные базидиомицеты Томской области // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45, вып. 3. С. 221–227.
18. Ширяев А.Г., Агафонова Н.Н. Разнообразие и распространение клавариоидных грибов в таежных лесах Томской области // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, вып. 6. С. 544–555.
19. Горбунова И.А., Тайлаков А.А. Новые виды сыроежковых грибов (Russulaceae) в микобиоте Южной Сибири // Turczaninowia. 2011. Т. 14, вып. 4. С. 87–90.
20. Тайлаков А.А. Об обнаружении нового для Западной Сибири вида макромицетов – *Lactarius hysginus* (Fr.) Fr. // Современная микология в России. Т. 3 : материалы 3-го съезда микологов России. М. : Национ. акад. микол., 2012. С. 128.
21. Тайлаков А.А. Об обнаружении нового для Томской области вида макромицетов – *Russula olivacea* // Материалы LXI научной студенческой конференции Биологического института (г. Томск, 23–27 апреля 2012 г.). Томск : Изд-во Том. ун-та, 2012. С. 118.
22. Вайшля О.Б., Агафонова Н.Н., Комлева Е.В. Исследования разнообразия *Homobasidiomycetidae* в южной тайге Западной Сибири с помощью молекулярно-генетических методов // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии : тез. докл. науч. конф. (г. Ростов-на-Дону, 25–29 марта 2013 г.) / отв. ред. Д.Г. Магишов. Ростов н/Д : Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. С. 22.
23. Крючкова О.Е., Агафонова Н.Н., Кутафьева Н.П., Андреева О.Н. Новые и редкие для Сибири виды рода *Pholiota* (Agaricales, Strophariaceae) // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47, вып. 3. С. 154–158.
24. Кудашова Н.Н., Гашков С.И., Кутафьева Н.П. Предварительный список макромицетов Томской области: подотдел *Pezizomycotina* (Ascomycota) и класс *Agaricomycetes* (Basidiomycota) // Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова Том. гос. ун-та. 2013. № 107. С. 22–70.
25. Бондарцев А.С., Зингер Р. А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Труды ботанического института АН СССР. 1950. С. 499–543.
26. Вассер С.П. Флора грибов Украины. Агариковые грибы / отв. ред. И.А. Дудка. Киев : Наукова думка, 1980. 328 с.
27. Кутафьева Н.П. Морфология грибов : учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. Новосибирск, 2003. 215 с.
28. Smith M.E., Gryganskyi A., Bonito G., Nouhra E., Moreno-Arroyo B., Benny G. Phylogenetic analysis of the genus *Modicella* reveals an independent evolutionary origin of sporocarp-forming fungi in the *Mortierellales* // Fungal Gen. Biol. 2013. Vol. 61. PP. 61–68.

29. *Index Fungorum Partnership*. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 31.10.2015).
30. *Миловидова Л.С., Толстова Н.Ю.* О нахождении SARCOSOMA GLOBOSUM Casp. и некоторых других грибов в Томской области // Водные и наземные сообщества низших растений Сибири / отв. ред. Т.Г. Попова. Новосибирск : Наука, 1974. С. 145–147.
31. *Миловидова Л.С., Плац М.Ш.* Гомобазидиальные грибы Томского Приобья // Вопросы биологии. Томск : Изд-во ТГУ, 1980. С. 65–68.
32. *Методические указания* по изучению и охране редких и находящихся под угрозой исчезновения видов грибов-макромицетов. М., 1989. 35 с.
33. *Мухин В.А.* Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины / отв. ред. П.Л. Горчаковский. Екатеринбург : Наука, 1993. 230 с.
34. *Красная книга СССР*. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд., перераб. и доп. / отв. ред. А.М. Бородин. М. : Лесная пром-ть, 1984. Т. 2. С. 410–422.
35. *Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы)*. Раздел 8: Грибы / председ. главной редколлегии Ю.П. Трутнев. М. : Товарищество науч. изд., 2008. С. 754–780.
36. *Горбатовский В.В.* Красные книги субъектов Российской Федерации / под ред. М.Ю. Иванова, Е.В. Горбатовского, А.П. Серёгина. М. : НИИ-Природа, 2003. 496 с.
37. *Красная книга Томской области*. Раздел 2.6: Грибы / отв. ред. А.С. Ревушкин. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2002. С. 390–392.
38. *Красная книга Томской области*. 2-е изд., перераб. и доп. Ч. III: Грибы / отв. ред. А.М. Адам. Томск : Печатная мануфактура, 2013. С. 427–443.
39. *Самгина Д.И.* Флора споровых растений Казахстана. Т. 13, кн. 2: Агарикоидные грибы (Agaricales) / отв. ред. Э.Л. Нездойминого. Алма-Ата : Наука КазССР, 1985. 272 с.
40. *Перова Н.В., Горбунова И.А.* Макромицеты юга Западной Сибири / отв. ред. Н.В. Сидельников. Новосибирск : Изд-во Сиб. отд. РАН, 2001. 158 с.
41. *Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока* / отв. ред. С.П. Вассер. Л. : Наука, 1990. 407 с.
42. *Нездойминого Э.Л.* Семейство паутинниковые // Определитель грибов России: порядок агариковые / отв. ред. М.А. Бондарцева. Л. : Наука, 1966. Вып. 1. 408 с.
43. *Бондарцева М.А.* Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые // Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые / отв. ред. А.Е. Коваленко. СПб. : Наука, 1998. Вып. 2. 391 с.
44. *Кошелева М.П., Кутафьева Н.П.* Биота макромицетов междуречья Оби и Томи (Томская область, Западная Сибирь) // Новости систематики низших растений. СПб. : Наука, 2004. Т. 37. С. 106–115.
45. *Красная книга Кемеровской области*. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2-е изд. / отв. ред. А.Н. Куприянов. Кемерово : Азия принт, 2012. Т. 1. С. 177–195.
46. *Красная книга Красноярского края*. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. Раздел 8: Грибы. 2-е изд., перераб. и доп. / гл. ред. Н.В. Степанов. Красноярск, 2012. С. 473–537.
47. *Красная книга Курганской области*. 2-е изд. Ч. 2 : Растения. Грибы. Лишайники. Разд. 15 : Грибы и лишайники / науч. ред. Н.И. Науменко. Курган : Изд-во Курган. гос. ун-та, 2012. С. 334–400.
48. *Красная книга Новосибирской области: Животные, растения и грибы*. 2-е изд., перераб. и доп. / председ. редколлегии Ю.Ю. Марченко. Новосибирск : Арга, 2008. 528 с.

49. *Красная книга* Республики Алтай. 2-е изд. Т. 1: Растения. Раздел 5: Грибы / науч. ред. И.М. Красноборов, В.П. Седельников. Барнаул, 2007. С. 209–233.
50. *Красная книга* Свердловской области: животные, растения, грибы / отв. ред. Н.С. Корытин. Екатеринбург : Баско, 2008. 254 с.
51. *Красная книга* Среднего Урала: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Грибы / под ред. В.Н. Большакова, П.Л. Горчаковского. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 1966. С. 245–263.
52. *Красная книга* Тюменской области: животные, растения, грибы. Раздел 12: Грибы / председ. редколлегии В.Н. Большаков. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2004. С. 428–458.
53. *Красная книга* Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы. 2-е изд. Грибы / отв. ред. А.М. Васин, А.Л. Васина ; науч. ред. Т.Ю. Светашева, Е.А. Звягина. Екатеринбург : Баско, 2013. С. 414–422.
54. *Красная книга* Челябинской области: животные, растения, грибы / отв. ред. Н.С. Корытин. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та. 2005. 450 с.
55. *Красная книга* Ямало-Ненецкого автономного округа: животные, растения, грибы. Раздел 6: Грибы / отв. ред. С.Н. Эктова, Д.О. Замятин. Екатеринбург : Баско, 2009. С. 191–212.
56. *Красная книга* Ленинградской области. Т. 2: Растения и грибы. Глава VI: Грибы и слизевики / гл. ред. Г.А. Носков. СПб., 2000. С. 496–652.
57. *Горулева С.Н., Коняшкин В.А.* Лесной фонд – состояние, использование, охрана // Экологический мониторинг: доклад о состоянии окружающей среды Томской области в 2011 году / под ред. А.М. Адама. Томск : Графика ДТР, 2012. С. 103–106.

*Поступила в редакцию 18.07.2016 г.; повторно 31.10.2016 г.;
принята 18.11.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.*

Авторский коллектив:

Кудашова Надежда Николаевна – исполнитель гранта РФФИ № 15-29-02588, Национальный исследовательский Томский государственный университет (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: agaphnad@mail.ru

Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, зав. отд. учебной и просветительской работы зоологического музея, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Вайшля Ольга Борисовна – канд. биол. наук, доцент каф. зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт Национального исследовательского Томского госуниверситета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: plantaplus@list.ru

Kudashova NN, Gashkov SI, Vaishlya OB. Rare and protected species of fungi of Tomsk Oblast. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):79-109. doi: 10.17223/19988591/36/6 In Russian, English summary

Nadezhda N. Kudashova, Sergey I. Gashkov, Olga B. Vaishlya

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Rare and protected species of fungi of Tomsk Oblast

The mycobiota of Tomsk oblast have been studied for many years on the basis of traditional and modern methods of systematics, biomorphology and molecular biology.

Only such approach provides revealing “background”, “common” and “rare” species of regional mycobiota. Basing on the results of 13-year investigations in 2004-2016 and on literature data, we extended the list of macromycetes of Tomsk oblast from 900 to 1300 species (subdivision *Pezizomycotina* and classis *Agaricomycetes*). For the stationary work in pine and cedar forests of Tomsk oblast we formed 7 long-term permanent transects with the total area of 1400 m², where we collected and registered macromycetes every 10-15 days during the season. Several species were identified by “Blast-N on line” of the algorithm of comparing homologous sequences of ITS-region of nuclear DNA ribosomal genes in databases GenBank and BOLD. To amplify ITS1-5.8S-ITS2 region we used primer ITS1F common for fungi and primer ITS4B specific for basidiomycetes. We applied the scale of categories of rarity given in the Red Data Book of Tomsk oblast. Inclusion of a species into the “rare” group was based on an expert evaluation where key factors were its occurrence (up to 10 finds in the region during the whole period of investigations), reduction in the number as a result of a negative anthropogenic influence, and an analysis of the species occurrence by regional literature sources and by the Red Data Books of adjacent territories.

As a result, 192 species were registered under natural conditions and 47 - under anthropogenic ones (in total 18.4% of the regional mycobiota) and are referred to as “rare”. We analyzed rare species, identified by mycologists in the 1980s (20 species); 11 of them have remained “rare” and endangered (See Tables). Four species are of the utmost concern today: *Gyromitra sphaerospora* (Peck) Sacc.; *Phallus impudicus* L.; *Gyromitra gigas* (Krombh.) Cooke and *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr.; the last facts about them were provided in scientific literature in Tomsk oblast more than 30 years ago. Other 9 species were, on the contrary, transferred to the “common” group; with a systematic monitoring they are regularly found in their typical habitats. For 192 presented rare species, the number of their registrations in Tomsk oblast and an overview of their conservation status in some regions of Siberia and European Russia are provided. In order to protect the regional mycobiota, we suggest establishing Specially Protected Natural Areas of different status in intact undisturbed forests and studying the mycobiota in already existing nature reserves. At the present time, this is particularly true for a fungal component of forest ecosystems of Siberia. An expansion of the list of protected species in the region seems important. E.g. in the 1st edition of the Red Data Book of Tomsk oblast (2002) only 2 species of macromycetes and in the 2nd (2013) - 8 species were presented; this does not correspond to the real situation and modern data on the species diversity of fungi and their status of rare and disappearing species.

Funding: The final stage of this research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 15-29-02588).

Acknowledgments: We are very much obliged to IV Stavishenko (Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Yekaterinburg); MA Bondartseva, EF Malysheva, OV Morozova, ES Popov (The Komarov Botanical Institute, RAS, Saint Petersburg); SV Volobuev, YA Rebriev (Institute of Arid Zones, Southern Scientific Center, RAS, Rostov-on-Don); TM Bulionkova (AP Ershov Institute of Informatics Systems, SB RAS, Novosibirsk); TY Svetasheva (Tula State Lev Tolstoy Pedagogical University, Tula) for their help in identification of macromycete sporocarps.

The article contains 3 Tables, 57 References.

Key words: macromycetes; Red Data Book; mycobiota.

References

1. Perova NV. Agarikovye griby pikhtovogo lesa yuga Tomskoy oblasti [Agaricales of the fir forest of the south of Tomsk oblast]. In: *Vodorosli i griby Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Algae

- and fungi of Siberia and the Far East]. Popova TG, Vasil'eva LN, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. pp. 178-182. In Russian
2. Perova NV. Agarikovyе griby osnovnykh rastitel'nykh soobshchestv yuzhnoy taygi Tomskoy oblasti [Agaricales of the main plant communities of the southern taiga of Tomsk oblast]. In: *Vodorosli, griby i lishayniki lesostepnoy i lesnoy zon Sibiri* [Algae, fungi and lichens of forest-steppe and steppe zones of Siberia]. Popova TG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973. pp. 102-106. In Russian
 3. Perova NV. K ekologii agarikovykh gribov fitotsenozov yuzhnoy taygi (Tomskaya oblast') [On ecology of Agaricales of phytocenoses in the southern taiga (Tomsk oblast)]. In: *Vodnye i nazemnye soobshchestva nizshikh rasteniy Sibiri* [Aquatic and terrestrial communities of lower plants in Siberia]. Popova TG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. pp. 132-136. In Russian
 4. Perova NV. Novye i redkie dlya flory Sibiri vidy agarikovykh gribov [New and rare Agaricales in the flora of Siberia]. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy – Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 1982;19:80-81. In Russian
 5. Perova NV. Materialy k flore gasteromitsetov Zapadnoy Sibiri [Materials for the flora of gasteromycetes of West Siberia]. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy – Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 1986;23:150-152. In Russian
 6. Milovidova LS, Tolstova NYu, Sheykina SI. O razvitiі gribov-makromitsetov v nekotorykh rayonakh Tomskoy oblasti letom 1973 goda [On the development of fungi-macromycetes in some areas of Tomsk oblast in the summer of 1973]. In: *Voprosy botaniki, ekologii i pochvovedeniya* [Issues of Botany, Ecology and Soil science]. Gundrizer AN, Ioganzen BG, Laptev IP, Polozhiy AV, Slavina TP, editors. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1973. pp. 43-47. In Russian
 7. Milovidova LS, Snitserova GN, Tolstova NYu. Agarikovye griby nekotorykh rayonov Tomskoy oblasti i perspektivy ikh ispol'zovaniya [Agaricales of some areas of Tomsk oblast and prospects of their use]. In: *Prirodnye resursy Sibiri* [Natural resources of Siberia]. Ioganzen BG, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1977. pp. 45-52. In Russian
 8. Milovidova LS, Tolstova NYu. O nakhozhdenii redkikh vidov diskomitsetov v Tomskoy oblasti [On finding rare species of discomycetes in Tomsk oblast]. In: *Novye dannye o faune i flore Sibiri* [New data on the fauna and flora of Siberia]. Ioganzen BG, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1979. pp. 167-174. In Russian
 9. Milovidova LS, Tolstova NYu. Novoe ob interesnykh gribakh [New about interesting fungi]. In: *Zametki po faune i flore Sibiri* [Notes on the fauna and flora of Siberia]. Petlina AP, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1984. pp. 113-115. In Russian
 10. Zhukov AM. Derevorazrushayushchie griby Priob'ya [Wood-destroying fungi of the Ob River region]. In: *Vodorosli, griby i lishayniki yuga Sibiri* [Algae, fungi and lichens of the south of Siberia]. Naplekova NN, Levadnaya GD, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1980. pp. 144-183. In Russian
 11. Milovidova LS, Plats MSh, Tolstova NYu. Vidovoy sostav bazidial'nykh gribov tomского Priob'ya [Species composition of basidial fungi of the Tomsk Ob River region]. In: *Vodorosli, griby i lishayniki yuga Sibiri* [Algae, fungi and lichens of the south of Siberia]. Naplekova NN, Levadnaya GD, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1980. pp. 183-213. In Russian
 12. *Redkie i ischezayushchie vidy zhivotnykh i rasteniy Tomskoy oblasti* [Rare and endangered species of animals and plants in Tomsk oblast]. Laptev IP, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1984. pp. 5-14. In Russian
 13. Agaphonova (Kudashova) NN, Kutafjeva NP, Gashkov SI. The macromycetes of Tomsk region (West Siberia). 1. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy – Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 2007;41:77-91. In Russian
 14. Agaphonova NN, Kruchkova OE, Kutafjeva NP, Gashkov SI. The macromycetes of Tomsk region (West Siberia). 2. Aphyllophoraceous fungi. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy – Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 2007;41:92-101. In Russian

15. Agafonova NN, Kutaf'eva NP, Gashkov SI. Novye vidy makromitsetov Tomskoy oblasti: poryadok Agaricales [New macromycete types in Tomsk oblast: The order *Agaricales*]. In: *Makromitsety boreal'noy zony. Materialy vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Macromycetes of the boreal zone. Proc. of the All-Russian Sci. Conf. (Krasnoyarsk, Russia, 11-13 March, 2009)]. Pavlov IN, Kutaf'eva NP, editors. Krasnoyarsk: Siberian State Technological University Publ.; 2009. pp. 14-19.
16. Agafonova NN, Kutaf'eva NP, Gashkov SI. Novye dlya Tomskoy oblasti vidy makromitsetov [New species of macromycetes in Tomsk oblast]. *Khvoynye boreal'noy zony – Conifers of the Boreal Zone*. 2009;26(1):146-150. In Russian
17. Agafonova NN, Rebriv YuA, Gashkov SI. Gasteroid basidiomycetes of the Tomsk Region. *Mikologiya i Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2011;45(3):221-227. In Russian
18. Shiryaev AG, Agafonova NN. Diveristy and distribution of clavarioid fungi in boreal forests of Tomsk region. *Mikologiya i Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2009;43(6):544-555. In Russian, English summary
19. Gorbunova IA, Taylakov AA. New species of Russulaceae in the mycobiota of south Siberia. *Turczaninowia*. 2011;14(3):87-90. In Russian, English summary
20. Taylakov AA. Ob obnaruzhenii novogo dlya Zapadnoy Sibiri vida makromitsetov – *Lactarius hysginus* (Fr.) Fr. [On discovering a new macromycete species in West Siberia - *Lactarius hysginus* (Fr.) Fr.]. In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii. Tom 3. Materialy 3-go S"ezda mikologov Rossii* [Modern mycology in Russia. Proc. of the 3rd Meeting of Mycologists of Russia]. Vol. 3. Voronina EYu, Sidorova II, editors. Moscow: All-Russian National Academy of Mycology Publ.; 2012. p. 128. In Russian
21. Taylakov AA. Ob obnaruzhenii novogo dlya Tomskoy oblasti vida makromitsetov – *Russula olivacea* [On discovering a new macromycete species in Tomsk oblast - *Russula olivacea*]. In: *Materialy LXI nauchnoy studencheskoy konferentsii Biologicheskogo Instituta* [Proc. of the LXI Scientific Student Conference of the Biological Institute (Tomsk, Russia, 23-27 April, 2012)]. Kulizhskiy SP, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2012. p. 118. In Russian
22. Vaishlia OB, Agafonova NN, Komleva EV. A study of Homobasidiomycetidae diversity in south taiga of Western Siberia using molecular genetic techniques. In: *Molecular genetic approaches in taxonomy and ecology*. Abstracts of Sci. Conf. (Rostov-on-Don, Russia, 25-29 March, 2013). Matishov DG, editor. Rostov-on-Don: SSC RAS Publ.; 2013. p. 22. In Russian
23. Kryuchkova OE, Agafonova NN, Kutafjeva NP, Andreeva ON. New and rare for Siberia species of the genus *Pholiota* (Agaricales, Strophariaceae). *Mikologiya i Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2013;47(3):154-158. In Russian
24. Kudashova NN, Gashkov SI, Kutafjeva NP. The preliminary list of the Macromycetes of the Tomsk region: Subdivision Pezizomycotina (Ascomycota) and classis Agaricomycetidae (Basidiomycota). *Systematic Notes on the Materials of PN Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2013;107:22-70. In Russian, English summary
25. Bondartsev AS, Zinger RA. Rukovodstvo po sboru vysshikh bazidial'nykh gribov dlya nauchnogo ikh izucheniya [Manual on collecting higher basidiomycetes for their scientific study]. *Trudy Botanicheskogo Instituta AN SSSR* [Proceedings of the Botanical Institute of the AS of the USSR]. 1950;499-543. In Russian
26. Vasser SP. Flora gribov Ukrainy. Agarikovye griby [Flora of fungi in Ukraine. Agaricales]. Dudka IA, editor. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1980. 328 p. In Russian
27. Kutaf'eva NP. Morfologiya gribov: uchebnoe posobie [Morphology of fungi: Manual]. 2nd edition. Kovalenko AE, Nezdoyminogo EL, Sergeev MG, readers. Novosibirsk: Sibirskoe universitetskoe Izd-vo; 2003. 215 p. In Russian
28. Smith ME, Gryganskyi A, Bonito G, Nouhra E, Moreno-Arroyo B, Benny G. Phylogenetic analysis of the genus *Modicella* reveals an independent evolutionary origin of sporocarp-

- forming fungi in the Mortierellales. *Fungal Genet Biol.* 2013;61:61-68. doi: [10.1016/j.fgb.2013.10.001](https://doi.org/10.1016/j.fgb.2013.10.001)
29. Index Fungorum Partnership [Electronic resource]. Database. Available at: <http://www.indexfungorum.org> (accessed: 14.11.2015).
 30. *Krasnaya kniga Tomskoy oblasti* [The Red Book of Tomsk oblast]. 2nd edition. Adam AM, editor. Tomsk: Pechatnaya manufaktura Publ.; 2013. pp. 427-443. In Russian
 31. Milovidova LS, Tolstova NYu. O nakhozhdenii *Sarcosoma globosum* Casp. i nekotorykh drugikh gribov v Tomskoy oblasti [On finding *Sarcosoma globosum* Casp. and some other fungi in Tomsk oblast]. In: *Vodnye i nazemnye soobshchestva nizshikh rasteniy Sibiri* [Aquatic and terrestrial communities of lower plants in Siberia]. Popova TG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. pp. 145-147. In Russian
 32. Milovidova LS, Plats MSh. Gomobazidial'nye griby Tomskogo Priob'ya [Homobasidial fungi of the Tomsk Ob River region]. In: *Voprosy biologii* [Issues of biology]. Pegel' VA, chief of editorial board. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1980. pp. 65-68. In Russian
 33. *Metodicheskie ukazaniya po izucheniyu i okhrane redkikh i nakhodyashchikhsya pod ugrozoy ischeznoveniya vidov gribov – makromitsetov* [Methodical manual on study and protection of rare and endangered fungal species - macromycetes]. Matskevich NV, editor. Moscow: VNIIPrirodi Publ.; 1989. 35 p. In Russian
 34. Mukhin VA. Biota ksilotrofnyykh bazidilmitsetov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Biota of xilotroph basidiomycetes of the West-Siberian Plain]. Gorchakovskiy PL, editor. Yekaterinburg: Nauka Publ.; 1993. 230 p. In Russian
 35. *Krasnaya kniga SSSR: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh i rasteniy* [The Red Book of the USSR: Rare and endangered species of animals and plants]. Vol. 2. 2nd edition. Borodin AM, editor. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1984. pp. 410-422. In Russian
 36. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (Rasteniya i griby)* [The Red Book of the Russian Federation (Plants and Fungi)]. Trutnev YuP, Bardunov LV, Novikov VS, editors. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2008. pp. 754-780. In Russian
 37. Gorbatovskiy VV. *Krasnye knigi sub'ektov Rossiyskoy federatsii: spravochnoe izdanie* [The Red Books of the entities of the Russian Federation: A reference book]. Ivanov MYu, Gorbatovskiy EV, Seregin AP, editors. Moscow: NIA-Priroda Publ.; 2003. 496 p. In Russian
 38. *Krasnaya kniga Tomskoy oblasti* [The Red Book of Tomsk oblast]. Revushkin AS, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2002. pp. 390-392. In Russian
 39. Samgina DI. Flora sporovykh rasteniy Kazakhstana. Agarikoidnye griby (Agaricales) [Flora of spore plants in Kazakhstan. Agaricales]. Vol. 13, Bk 2. Nezdoyminogo EL, editor. Alma-Ata: Nauka KazSSR Publ.; 1985. 272 p. In Russian
 40. Perova NV, Gorbunova IA. Makromitsety yuga Zapadnoy Sibiri [Macromycetes of the south of West Siberia]. Sidel'nikov NV, editor. Novosibirsk: Publishing House of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; 2001. 158 p. In Russian
 41. *Nizshie rasteniya, griby i mokhoobraznye sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Lower plants, fungi and bryophytes of the soviet Far East]. Vol. 1. Vasser SP, Azbukina ZM, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1990. 407 p. In Russian
 42. Nezdoyminogo EL. Semeystvo pautinnikovye [Cortinariaceae]. In: *Opredelitel' gribov Rossii: porjadok agarikovye* [The indicator of fungi of Russia: The order Agaricales]. Vol. 1. Bondartseva MA, editor. St. Petersburg: St. Petersburg Publishing House Nauka; 1996. 408 p. In Russian
 43. Bondartseva MA. Semeystva al'batrellovye, aporpievye, boletopsievye, bondartsevievye, ganodermovye, kortitsievye (vidy s poroobraznym gimenoforum), lakhnokladiievye (vidy s trubchatym gimenoforum), poliporovye (rody s trubchatym gimenoforum), porievye, rigidoporovye, feolovye, fistulinovye [Families Albatrellaceae, Aporpiaceae, Boletopsidaceae, Bondarzewiaceae, Ganodermataceae, Corticiaceae (species with pore-like

- hymenophore), Lachnocladiaceae (species with tubular hymenophore), Polyporales (genera with tubular hymenophore), Poriaceae, Rigidoporaceae, Phaeolaceae, Fistulinaceae]. In: *Opredelitel' gribov Rossii. Poryadok afilloforovye* [The indicator of fungi of Russia. Aphyllophorales]. Vol. 2. Kovalenko AE, editor. St. Petersburg: St. Petersburg Publishing House Nauka; 1998. 391 p. In Russian
44. Kosheleva AP, Kutafjeva NP. Biota of macromycetes in the region between rivers Ob' and Tom' (Tomsk region, West Siberia). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy – Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. 2004;37:106-115. In Russian
 45. *Krasnaya kniga Altayskogo kraja. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy* [The Red Book of Altai krai. Rare and endangered plant species]. Kamelin RV, Shmakov AI, editors. Barnaul: OAO IPP Altay Publ.; 2006. 262 p. In Russian
 46. *Krasnaya kniga Kemerovskoy oblasti. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov* [The Red Book of Kemerovo oblast. Rare and endangered species of plants and fungi]. Vol. 1. 2nd edition. Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: Aziya Print Publ.; 2012. pp. 177-195. In Russian
 47. *Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraja. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy dikorastushchikh rasteniy i gribov* [The Red Book of Krasnoyarsk krai. Rare and endangered species of wild plants and fungi]. 2nd edition. Stepanov NV, editor. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ.; 2012. pp. 473-537. In Russian
 48. *Krasnaya kniga Kurganskoy oblasti. Chast' 2. Rasteniya. Griby. Lishayniki* [The Red Book of Kurgan oblast. Part 2. Plants. Fungi. Lichens]. 2nd edition. Bol'shakov VN, Nekrasov IN, Starikov VP, Naumenko NI, editors. Kurgan: Kurgan State University Publ.; 2012. pp. 334-400. In Russian
 49. *Krasnaya kniga Novosibirskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya i griby* [The Red Book of Novosibirsk Oblast: animals, plants and fungi]. 2nd edition. Marchenko YuYu, chief of editorial board, Yudkin VA, Shauro DN, editors. Novosibirsk: Arta Publ.; 2008. 528 p. In Russian
 50. *Krasnaya kniga Respubliki Altay. Rasteniya* [The Red Book of the Republic of Altai. Plants]. Vol. 1. 2nd edition. Krasnoborov IM, editor. Gorno-Altayska: OAO "Gorno-Altayskaya tipografiya"; 2007. pp. 209-233. In Russian
 51. *Krasnaya kniga Sverdlovskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Book of Sverdlovsk oblast: Animals, plants, fungi]. Korytin NS, editor. Yekaterinburg: Basko Publ.; 2008. 254 p. In Russian
 52. *Krasnaya kniga Tyumenskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Book of the Tyumen region: Animals, plants, mushrooms]. Petrova OA, editor. Yekaterinburg: Ural State University named after M Gorky Publ.; 2004. pp. 428-458. In Russian
 53. *Krasnaya kniga Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga – Yugry: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Book of Khanty-Mansi Autonomous Okrug-Yugra: Animals, plants, fungi]. Vasin AM, Vasina AL, Svetasheva TYu, Zvyagina EA, editors. Yekaterinburg: Basko Publ.; 2013. pp. 414-422. In Russian. doi: [10.13140/2.1.1818.7840](https://doi.org/10.13140/2.1.1818.7840)
 54. *Krasnaya kniga Chelyabinskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Book of Chelyabinsk oblast: Animals, plants, fungi]. Korytin NS, editor. Yekaterinburg: Ural University Publ.; 2005. 450 p. In Russian
 55. *Krasnaya kniga Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Book of Yamalo-Nenets Autonomous Okrug: Animals, plants, fungi]. Ektova SN, Zamyatin DO, editors. Yekaterinburg: Basko Publ.; 2010. 308 p. In Russian
 56. *Krasnaya kniga Leningradskoy oblasti. Rasteniya i griby* [The Red Book of Leningrad oblast. Plants and fungi]. Vol. 2. Noskov GA, Tsvelev NN, editors. St. Petersburg: Mir i sem'ya Publ.; 2000. pp. 496-652. In Russian
 57. Goruleva SN, Konyashkin VA. Lesnoy fond – sostoyanie, ispol'zovanie, okhrana [Forest fund: State, use and protection]. In: *Ekologicheskiy monitoring: doklad o sostoyanii*

okruzhayushchey sredy Tomskoy oblasti v 2011 godu [Environmental monitoring: A report on the environmental condition in Tomsk oblast in 2011]. Adam AM, editor. Tomsk: Grafika DTP Publ.; 2012. pp. 103-106. In Russian

*Received 18 July 2016; Revised 31 October 2016;
Accepted 18 November 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Kudashova Nadezhda N, Recipient of the Grant of the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 15-29-02588), Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: agaphnad@mail.ru

Gashkov Sergey I, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Educational Department of the Zoological Museum, Ass. Prof., Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Vaishlya Olga B, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Prof., Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: plantaplus@list.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК 598.2 (571.16)

doi: 10.17223/19988591/36/7

С.П. Миловидов, О.Г. Нехорошев, Б.Д. Куранов

Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Птицы долин притоков реки Кети (Томская область)

Работа выполнена в рамках проекта № 2142 базовой части государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации

Исследования проведены в среднетаёжной подзоне в Кеть-Тымском междуречье, которое, как и другие междуречья Томской области, остается плохо исследованным в орнитологическом отношении. Изучено летнее население птиц в четырех лесных и трех болотных местообитаниях. Установлено, что орнитокомплексы долин правобережных притоков р. Кети и сопредельных территорий представлены 131 видом птиц. Плотность их населения и видовое богатство больше в смешанных лесах. Минимальные значения обоих показателей характерны для населения верховых болот. Среди лесных местообитаний суммарное обилие птиц меньше в вырубках по сосновым лесам, а видовое богатство – в темнохвойной тайге. Обилие птиц лесов района исследования в 1,3–1,7 раза больше по сравнению с расположенными севернее долинами рек Васюган, Тым и Обь-Иртышским междуречьем, а в верховых болотах обилие птиц в 2–4 раза меньше, чем в аналогичных местообитаниях долин Оби и Иртыша в пределах среднетаёжной подзоны.

Ключевые слова: население птиц; лидирующие виды; подзона средней тайги; Западная Сибирь.

Введение

Западно-Сибирская равнина с её четко выраженной природной зональностью удобна для выявления общих закономерностей пространственного распределения животных [1]. На ее территории проводится многолетний зоологический мониторинг биоразнообразия по специально разработанным национальным программам России в рамках международной Конвенции о биологическом разнообразии [2, 3]. В связи с этим актуальным является слежение за пространственными и временными изменениями сообществ позвоночных животных, в частности птиц. Последние занимают верхние или близкие к верхним уровни трофических цепей, что делает птиц удобными индикаторами состояния естественных и антропогенно измененных экосистем [4–6].

Подзоне среднетаежных лесов или кедрово-болотной тайги, где проводились наши исследования, свойственны средняя продуктивность при высокой активности болотообразования [7]. По мнению В.С. Хромых, южная граница средней тайги в Обь-Иртышском междуречье проходит по правобережью Васюгана, а Обь-Енисейском – по левобережью Кети [8]. Однако А.Г. Дюкарев и соавт. [7] полагают, что с учетом характера растительности и почвенного покрова граница между подзонами средней и южной тайги в Обь-Енисейском междуречье проходит примерно на 100 км южнее Кети по р. Улу-Юл. Смещение границ средней тайги к югу в восточной части Томской области, по их мнению, связано с особенностями геоморфологического строения Кеть-Улу-Юльского междуречья и бедностью слагающих его пород. Для орнитокомплексов средней тайги характерно уменьшение показателей разнообразия и плотности населения птиц по сравнению с соседними таежными подзонами. В некоторой степени это связано со снижением здесь обилия многих лесных птиц, которое не компенсируется увеличением численности птиц редколесий и лесотундры, а также различиями в мозаичности местообитаний и интенсивности летних кочевок [9, 10]. Другая особенность птичьего населения средней тайги состоит в отсутствии специфических доминантов [10].

Район наших исследований расположен на Кеть-Тымском междуречье, в котором преобладают елово-кедрово-березовые и сосновые леса. Болота представлены в основном олиготрофными и мезотрофными вариантами [7]. По птицам долины Кети имеется ряд работ, посвященных встречным видам [11–18] и населению [19–21]. Публикации по Притымью касаются орнитофауны [22–25] и населения птиц [26, 27]. Данные по видовому составу и сообществам птиц Кеть-Чулымского междуречья приведены в статье С.С. Москвитина и О.Г. Нехорошева [27]. Однако обширные пространства Кеть-Тымского междуречья, как и многие другие междуречья Томской области, остаются плохо изученными в орнитологическом отношении. Наши исследования отчасти устраняют этот пробел. Цель работы – выявление видового состава и обилия птиц долин притоков р. Кети Кеть-Тымского междуречья в пределах Томской области.

Материалы и методики исследований

Фауну и население птиц притоков Кети и прилегающих территорий изучали в 2008 и 2009 гг. Обследованы долины рек Пайдугина (длина реки от истока до устья 458 км), Орловка (327 км), Ломоватая (179 км). Это правые притоки Кети. Река Ломоватая впадает в Кеть в ее верхней части (58°54' с.ш., 87°44' в.д.), р. Орловка – в средней (58°38' с.ш., 86°04' в.д.), а р. Пайдугина – в нижней части вблизи п. Нарым (58°51' с.ш., 81°48' в.д.). Реки Ломоватая и Орловка находятся в Верхнекетском районе, Пайдугина – в Парабельском районе Томской области. Летнее население птиц долины р. Пайдугина изу-

чали с 15 июня по 10 июля 2008 г., рек Орловка и Ломоватая – с 15 июня по 10 июля 2009 г. Маршруты охватывали шесть местообитаний: смешанные леса (полидоминантные лесные сообщества из ели, кедра, сосны, березы, осины с развитым кустарниковым ярусом), сосновые боры (беломошные и зеленомошные со слабо развитыми подлеском и кустарниковым ярусом), вырубки по сосновым борам (полуоткрытые пространства, поросшие подростом основных и вторичных пород и различными кустарниками), темнохвойные леса (елово-пихтовые сообщества со значительной примесью кедра), рослые рямы или сфагновые сосняки (значительно разреженные сосняки с развитым травянисто-кустарниковым покровом и деревьями высотой 8–12 м), низкорослые рямы (сильно разреженные сосняки с угнетенным древостоем и густым кустарничковым покровом), грядово-мочажинные комплексы (открытые сфагновые болота с мочажинами, озерами и отдельными гривами, поросшими угнетенными соснами).

При учете на ключевых участках регистрировали всех обнаруженных птиц с определением расстояния до них от учетчика с дальнейшим пересчетом на площадь по этим показателям заметности. Лидирующими по обилию считали виды, занимающие в данном варианте населения 1–5-е места, фоновыми – имеющие обилие не менее 1 особи/км² (лидирующие виды приводятся при описании населения птиц конкретных местообитаний, а фоновые – в табл. 2) [28, 29].

Результаты исследований и обсуждение

Для района наших исследований характерна относительно высокая сохранность коренных типов ландшафтных комплексов, что определяет актуальность изучения птиц данных местообитаний как эталонных участков. Полученные данные могут служить отправной точкой для последующего мониторинга фауны и населения птиц изученных территорий Кеть-Тымского междуречья. В долинах обследованных притоков Кети за учётный период встречен 131 вид птиц 14 отрядов (табл. 1). Во внеучетное время также зарегистрированы малая выпь *Ixobrychus minutus* (L.), средний крохаль *Mergus serrator* L. и щур *Pinicola enucleator* (L.). Плотность населения и видовое богатство птиц наиболее высоки в смешанных лесах. Минимальные значения этих показателей характерны для населения верховых болот. Среди облесенных местообитаний минимальная плотность населения отмечена в вырубках по сосновым борам, а видовое богатство – в темнохвойных лесах.

В смешанных лесах лидируют пухляк, юрок, клест-еловик, теньковка и зяблик (19, 13, 9, 8 и 6% населения). Ярусное распределение птиц по месту устройства гнезда носит типично лесной характер. Наибольшую долю (70%) в населении занимают кронники и дуплогнездники, на наземные и кустарниковые виды приходится 23%. К кронникам и дуплогнездникам относят 52 вида (55% состава), к кустарниковым и наземным – 29 видов (32%) (табл. 2). В ке-

дрово-осиновом лесу вблизи долины Оби у северной границы средней тайги (62°0' с.ш., 66°26' в.д.) плотность населения птиц (271 особь/км²) [30] в 1,5 раза меньше, чем в районе наших исследований. В расположенных южнее (60°24' с.ш., 70°01' в.д.) надпойменных смешанных лесах долины Иртыша обилие птиц (635 особей/км²) [30] в 1,6 раза больше, чем в районе наших работ.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Летнее население птиц долин притоков Кети (Верхнекетский и Парабельский районы Томской области, 2008, 2009 гг.), особей/км²
[Summer bird communities of the Ket' river tributaries (Verchneket and Parabel districts, Tomsk oblast, 2008, 2009)]

Вид [Species]	Смешанные леса [Mixed forests]	Сосновые боры [Pine forests]	Вырубки по сосновым лесам [Cuttings down in pine forests]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые рямы [Bogs with tall pines]	Низкорослые рямы [Bogs with stunted pines]	Грядово-мочажинные комплексы [Open high bogs]
Встречено видов [Species encountered]	95	59	75	49	51	50	24
Плотность населения, особей/км ² [Population density, birds/km ²]	393	236	177	351	102	62	60
Пухляк <i>Parus montanus</i> Bald.	73	56	31	79	6	1	8
Юрок <i>Fringilla montifrigilla</i> L.	50	40	16	60	4	2	4
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i> L.	34	29	14	37	0,5	–	0,6
Теньковка <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieill.)	30	13	14	30	0,1	0,1	8
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> L.	25	16	2	21	0,3	–	2
Береговушка <i>Riparia riparia</i> (L.)	21	–	0,05	–	0,1	0,01	0,2
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i> (L.)	21	9	7	30	6	0,1	0,2
Поползень <i>Sitta europaea</i> L.	11	9	8	11	2	–	–
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (L.)	11	6	1	15	0,5	–	–
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i> (L.)	10	2	1	10	2	–	–
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i> Tunst.	10	0,1	2	1	–	–	0,1
Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i> (C.L. Brehm)	9	1	0,2	6	0,2	–	–
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i> L.	8	0,1	1	1	–	–	0,3
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i> (L.)	7	5	4	6	3	–	0,2
Московка <i>Parus ater</i> L.	6	2	4	1	6	–	–
Зеленый конек <i>Anthus hodgsoni</i> Rich.	5	8	11	10	6	–	12
Садовая горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (L.)	5	5	6	0,2	3	–	–
Соловей-красношейка <i>Calliope calliope</i> (Pall.)	5	–	0,05	1	–	–	–
Чирок-свиистунок <i>Anas crecca</i> L.	4	–	–	–	–	0,1	–
Белокрылый клест <i>Loxia leucoptera</i> Gm.	4	4	5	–	1	–	–

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continued)]

Вид [Species]	Смешанные леса [Mixed forests]	Сосновые боры [Pine forests]	Вырубки по сосновым лесам [Cuttings down in pine forests]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые ярмы [Bogs with tall pines]	Низкорослые ярмы [Bogs with stunted pines]	Грядово-мочажинные комплексы [Open high bogs]
Свиристель <i>Bombycilla garrulus</i> (L.)	3	2	6	3	9	0,3	–
Большая горлица <i>Streptopelia orientalis</i> (Lath.)	3	2	1	3	–	–	–
Ополовник <i>Aegithalos caudatus</i> (L.)	3	0,3	2	–	2	–	–
Черныш <i>Tringa ochropus</i> L.	3	0,5	2	0,3	0,1	–	0,2
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i> (L.)	3	1	0,2	3	–	–	–
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pall.)	3	3	1	1	–	–	–
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i> (L.)	2	–	–	–	–	–	–
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i> L.	2	1	1	2	0,5	0,3	0,1
Зарничка <i>Phylloscopus inornatus</i> (Blyth.)	2	1	4	3	0,01	–	3
Желна <i>Dryocopus martius</i> (L.)	2	1	0,4	2	0,1	–	–
Сизая чайка <i>Larus canus</i> L.	1	–	–	–	–	0,3	–
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i> (L.)	1	2	9	–	15	21	8
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i> (L.)	1	3	1	1	4	–	–
Серая мухоловка <i>Muscicapa striata</i> (Pall.)	1	2	1	0,2	0,3	–	–
Овсянка-ремез <i>Emberiza rustica</i> Pall	1	0,3	0,1	–	0,2	–	–
Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i> (Jarocki)	1	0,3	3	–	1	–	–
Глухая кукушка <i>Cuculus saturatus</i> Blyth	1	1	0,2	2	–	–	0,1
Славка-завирушка <i>Cuculus saturatus</i> Blyth	1	–	2	–	0,1	–	–
Черный стриж <i>Apus apus</i> (L.)	1	2	5	–	0,3	0,2	–
Корольковая пеночка <i>Phylloscopus proregulus</i> (Pall.)	1	0,2	–	2	–	–	–
Таловка <i>Phylloscopus borealis</i> (Blas.)	1	0,3	1	0,2	0,3	–	–
Овсянка-крошка <i>Emberiza pusilla</i> Pall.	1	1	1	–	8	6	–
Белошапочная овсянка <i>Emberiza leucocephalos</i> Gm.	1	0,1	0,2	–	14	18	–
Гоголь <i>Vuccephala clangula</i> (L.)	1	–	–	–	0,1	0,1	7
Пищуха <i>Certhia familiaris</i> L.	0,4	0,1	0,3	0,3	0,4	–	–
Белобровик <i>Turdus uliacus</i> L.	0,4	0,03	0,6	0,1	0,2	–	–
Певчий сверчок <i>Locustella certiola</i> (Pall.)	0,4	–	0,05	–	–	–	–
Чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i> (Pall.)	0,3	0,3	0,5	0,05	–	–	–
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i> L.	0,3	1	0,5	0,01	1	–	–
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i> L.	0,3	0,1	1	–	0,1	–	–
Зеленая пеночка <i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sund.)	0,3	0,03	0,1	–	0,1	–	–
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i> Pall.	0,3	1	–	5	–	–	–

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continued)]

Вид [Species]	Смешанные леса [Mixed forests]	Сосновые боры [Pine forests]	Вырубки по сосновым лесам [Cuttings down in pine forests]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые ямы [Bogs with tall pines]	Низкорослые ямы [Bogs with stunted pines]	Грядово-мочажинные комплексы [Open high bogs]
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i> (L.)	0,2	0,3	2		1	2	0,4
Темнозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i> Jar.	0,2	–	–	1	–	–	–
Садовая славка <i>Sylvia borin</i> (Bood.)	0,2	0,1	0,2	–	–	–	–
Садовая камышевка <i>Acrocephalus dumetorum</i> (Blyth.)	–	–	0,05	–	–	–	–
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i> (L.)	–	–	0,05	–	–	0,2	–
Малая мухоловка <i>Ficedula parva</i> Bechst.	0,2	2	0,05	1	–	–	–
Белоспинный дятел <i>Dendrocopos leucotos</i> (Bechst.)	–	–	0,05	–	–	–	–
Мухоловка-мугимак <i>Ficedula mugimaki</i> (Temm.)	–	–	–	0,4	–	–	–
Мухоловка-касатка <i>Muscicapa sibirica</i> (Gm.)	–	–	–	0,1	–	–	–
Деряба <i>Turdus viscivorus</i> L.	0,2	1	1	–	0,3	–	0,01
Ворон <i>Corvus corax</i> L.	0,2	0,1	0,05	0,05	0,05	0,01	0,01
Черный коршун <i>Milvus migrans</i> (Bodd.)	0,2	0,01	–	0,01	–	–	–
Хохлатая черныш <i>Aythya fuligula</i> L.	0,2	–	–	–	–	0,2	–
Фифи <i>Tringa glareola</i> L.	0,2	–	–	–	0,1	0,5	–
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> L.	0,1	–	–	–	–	–	–
Большой улит <i>Tringa nebularia</i> (Gunn.),	0,1	–	–	–	–	2	0,3
Бекас <i>Gallinago gallinago</i> (L.)	0,1	–	–	–	–	0,2	–
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i> (L.)	–	–	0,1	–	–	–	–
Козодой <i>Caprimulgus europaeus</i> L.	0,1	0,1	0,1	–	–	–	–
Воробьиный сычик <i>Glaucidium passerinum</i> (L.)	0,1	–	–	0,1	–	–	–
Вертишейка <i>Jynx torquilla</i> L.	0,1	–	–	–	–	–	–
Чечетка <i>Acanthis flammea</i> (L.)	0,1	0,03	1	–	0,5	–	–
Серая ворона <i>Corvus cornix</i> L.	0,1	0,03	0,01	–	0,2	0,5	–
Иволга <i>Oriolus oriolus</i> (L.)	0,1	–	–	–	–	–	–
Зимородок <i>Alcedo atthis</i> (L.)	0,1	–	–	–	–	–	–
Камышевка-барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (L.)	0,1	–	–	–	–	–	–
Дербник <i>Aesalon columbarius</i> (L.)	–	–	0,05	–	0,01	0,01	–
Сероголовая гайчка <i>Poecile cinctus</i> Bodd.	0,1	–	0,05	–	0,1	–	–
Сорока <i>Pica pica</i> (L.)	0,1	–	0,05	–	–	–	–
Синий соловей <i>Larvivora cyane</i> (Pall.)	0,1	–	–	0,1	–	–	–
Чеглок <i>Hypotrionchis subbuteo</i> (L.)	0,04	0,1	0,3	0,1	0,1	0,03	0,01
Перепелятник <i>Accipiter nisus</i> (L.)	0,04	–	0,01	0,01	0,001	0,001	–

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continued)]

Вид [Species]	Смешанные леса [Mixed forests]	Сосновые боры [Pine forests]	Вырубки по сосновым лесам [Cuttings down in pine forests]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые ярмы [Bogs with tall pines]	Низкорослые ярмы [Bogs with stunted pines]	Грядово-мочажинные комплексы [Open high bogs]
Сойка <i>Garrulus grandarius</i> (L.)	0,04	0,2	–	0,2	–	–	–
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i> (L.)	0,03	–	–	–	–	–	–
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (L.)	0,03	0,1	0,01	–	–	–	–
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticolla</i> L.	0,03	–	–	–	–	–	–
Коростель <i>Crex crex</i> (L.)	0,03	–	0,1	–	–	0,1	–
Оливковый дрозд <i>Turdus obscurus</i> Gm.	0,03	–	–	–	–	–	–
Погоньш <i>Porzana porzana</i> (L.)	0,03	–	–	–	–	–	–
Буряя пеночка <i>Phylloscopus fuscatus</i> (Blyth.)	0,03	–	–	–	–	–	–
Пестрый дрозд <i>Oriocinela dauma</i> (Pall.)	0,03	–	–	0,05	–	–	–
Рябинник <i>Turdus pilaris</i> L.	0,02	0,3	0,1	0,1	–	–	–
Ушастая сова <i>Asio otus</i> (L.)	0,01	–	–	–	–	–	–
Филин <i>Bubo bubo</i> (L.)	0,01	–	–	–	–	–	–
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i> (L.)	0,002	–	–	–	–	–	–
Канюк <i>Buteo buteo</i> (L.)	–	0,003	0,01	0,001	–	0,1	–
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i> (L.)	–	–	–	–	0,5	3	–
Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i> (L.)	–	–	–	–	0,1	0,2	–
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i> L.	–	–	–	–	–	0,2	–
Скопа <i>Pandion haliaetus</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,001	–
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i> L.	–	–	–	–	–	0,02	–
Дубровник <i>Emberiza aureola</i> Pall.	–	–	–	–	–	0,1	–
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,02	–
Свиязь <i>Anas penelope</i> L.	–	–	–	–	–	0,3	–
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,1	–
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,03	–
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i> (Pall.)	–	–	–	–	–	0,2	–
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i> L.	–	–	–	–	–	0,5	–
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,2	–
Шилохвость <i>Anas acuta</i> L.	–	–	–	–	–	0,1	–
Чибис <i>Vanellus vanellus</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,1	–
Гуменник <i>Anser fabalis</i> (Latham)	–	–	–	–	–	0,001	–
Сапсан <i>Falco peregrinus</i> Tunst.	–	–	–	–	–	0,001	–
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> L.	–	–	–	–	–	0,001	–
Орлан-белохвость <i>Haliaeetus albicilla</i> (L.)	–	–	–	–	–	0,001	–
Черный аист <i>Ciconia nigra</i> L.	–	–	–	–	–	0,001	–
Поручейник <i>Tringa stagnatilis</i> (Bechst.)	–	–	–	–	–	–	0,1
Иглохвостый стриж <i>Hirundapus caudacutus</i> (Lath.)	–	0,001	–	–	–	–	–

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Вид [Species]	Смешанные леса [Mixed forests]	Сосновые боры [Pine forests]	Вырубки по сосновым лесам [Cuttings down in pine forests]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые ярмы [Bogs with tall pines]	Низкорослые ярмы [Bogs with stunted pines]	Грядово-мочажинные комплексы [Open high bogs]
Серая цапля <i>Ardea cinerea</i> L.	0,001	–	–	–	–	–	–
Выпь <i>Botaurus stellaris</i> L.	–	–	–	–	–	0,001	–
Толстоклювая пеночка <i>Phylloscopus schwarzi</i> (Padde)	–	–	0,001	–	–	–	–
Бородатая неясыть <i>Strix nebulosa</i> J.R. Forst.	0,01	–	–	–	–	–	–
Длиннохвостая неясыть <i>Strix uralensis</i> Pall.	0,01	–	–	–	–	–	–
Ястребиная сова <i>Surnia ulula</i> (L.)	0,01	–	–	–	–	–	–
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i> (L.)	0,01	–	–	–	–	–	–
Сибирский сорокопуд <i>Lanius cristatus</i> L.	–	–	0,01	–	–	–	–
Серый сорокопуд <i>Lanius excubitor</i> L.	–	–	0,01	–	–	–	–
Перепел <i>Coturnix coturnix</i> (L.)	–	–	0,01	–	–	–	–
Лесной дупель <i>Gallinago megala</i> Swinh.	–	–	0,01	–	–	0,01	–

В смешанных лесах долины р. Оби (Алесандровский район Томской области, 60°31' с.ш., 77°41' в.д.) плотность населения птиц (526 особей/км²) [9] также больше. В приречных смешанных лесах Обь-Иртышского междуречья (60°17' с.ш., 73°49' в.д.) плотность населения птиц (230 особей/км²) [10] в 1,7 раза меньше, чем в районе исследований. Суммарное обилие птиц в смешанных березово-пихтово-кедровых лесах долин Тыма (302 особи/км²), Васюгана (170), Кети (271), в березово-сосновых лесах долин Кети (219–291) и Васюгана (131–165) также меньше, чем в районе наших исследований [26].

В беломошных и зеленомошных сосновых борах лидируют пухляк, юрок, клест-еловик, зяблик и теньковка (24, 17, 12, 7 и 6% населения). Ярусное распределение птиц носит ярко выраженный лесной характер. Кронники и дуплогнездники занимают 85% населения, на наземные и кустарниковые виды приходится 14%. Для населения птиц сосняков характерно максимальное участие дуплогнездников (36%) по сравнению с остальными местообитаниями. Доля наземных видов в населении здесь минимальна среди облесенных местообитаний. На кронников и дуплогнездников в сосняках приходится 35 видов (59% состава), на кустарниковые и наземные виды – 22 вида (38%). В сосняках-брусничниках Обь-Иртышского междуречья плотность населения птиц (140 особей/км²) [10] меньше, чем в районе

исследования. Относительно невысоки показатели суммарной плотности населения птиц в сосновых борах долин Кети (130–179), Васюгана (93–173) и Тыма (165–215 особей/км²) [26].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Характеристика летнего населения птиц долин притоков р. Кети (Верхнекетский и Парабельский районы Томской области, 2008, 2009 гг.)
[Characteristics of summer bird communities of the Ket' river tributaries (Verchneket and Parabel districts, Tomsk oblast, 2008, 2009)]

Показатель [Parameter]	Смешанные леса [Mixed forests]	Сосновые боры [Pine forests]	Вырубки по сосновым лесам [Cuttings down in pine forests]	Темнохвойные леса [Dark coniferous forests]	Рослые ямы [Bogs with tall pines]	Низкорослые ямы [Bogs with stunted pines]	Грядово-мочажинные комплексы [Open high bogs]
Количество фоновых видов [Number of common species]	44	32	36	29	20	9	10
Встречено видов [Species encountered]	95	59	75	49	51	50	24
Плотность населения, особей/км ² [Population density, birds/ km ²]	395	236	177	351	102	62	60
Число встреченных видов (в скобках доля от общей плотности населения, %) [The number of encountered species, in brackets - of the total population density, %]							
Кронники [Canopy nesters]	34 (41)	23 (49)	25 (36)	19 (49)	19 (29)	13 (5)	8 (12)
Дуплогнездники [Cavity nesters]	18 (29)	12 (36)	15 (34)	13 (30)	10 (21)	3 (2)	3 (25)
Кустарниковые [Bush species]	5 (3)	3 (1)	7 (0,7)	2 (2)	2 (0,3)	–	–
Наземные [Terrestrial species]	24 (20)	19 (13)	23 (28)	13 (18)	15 (47)	14 (85)	7(53)
Наземно-водные [Terrestrial-water species]	9 (2)	–	2 (0,1)	–	3 (2)	18 (8)	3 (9)
Норники [Burrow nesters]	2 (5)	–	1 (0,03)	–	1 (0,1)	1 (0,02)	1 (0,3)
Гнездовые паразиты [Brood parasites]	2 (1)	2 (1)	2 (0,7)	2 (1)	1 (0,5)	1(0,5)	2 (0,3)

В вырубках по сосновым лесам лидируют пухляк, юрок, теньковка, клестеловик и зеленый конек (18, 9, 8, 8 и 6%). Кронники и дуплогнездники составляют 70% населения, на наземные и кустарниковые виды приходится 29%. Доля наземных видов в населении здесь максимальна на территории облесенных местообитаний. На кронников и дуплогнездников приходится 40 видов (53% состава), на кустарниковых и наземных – 30 видов (40%). В вырубках по соснякам

Обь-Иртышского междуречья плотность населения птиц (152 особи/км²) [10] несколько меньше, чем в районе исследования. В сосняках низовий Тыма после сплошных рубок на начальных стадиях лесовозобновления суммарное обилие птиц невелико (105), а в сосняках Верхнего Притымыя, где не велись сплошные рубки, птиц почти в 2 раза больше (183) [26], что сопоставимо с аналогичным показателем для района наших исследований.

В темнохвойных лесах лидируют пухляк, юрок, клёст-еловик, теньковка и кедровка (22, 17, 10 и по 8% населения). Кронники и дуплогнездники составляют 79% населения, на наземные и кустарниковые виды приходится 20%. Кронников и дуплогнездников в сумме 32 вида (65% состава), кустарниковых и наземных – 15 видов (31%). Что касается изученных облесенных местообитаний долин притоков Кети в целом, следует отметить незначительную долю в населении кустарниковых птиц. В темнохвойной надпойменной тайге долины Иртыша обилие птиц (541 особей/км²) [30] в 1,5 раза больше, чем в районе наших исследований. В таких же лесах долины Оби птиц в 1,2 раза больше (420) [9] по сравнению с районом наших исследований. В темнохвойных лесах разных участков долины Тыма этот показатель варьировал в пределах 286–462 особи/км², а в долине Кети составил около 260 (253–263) особей/км² [21, 26].

Сравнение плотности населения птиц лесных местообитаний долин Кети и ее притоков показало, что обилие птиц последних в 1,4 раза выше аналогичного показателя долин Кети. Также выше (в 1,3 раза) обилие птиц лесов района исследования по сравнению с усредненным показателем обилия птиц лесов долины Кети, Васюгана и Тыма (соответственно 293 и 222) и в 1,7 раза больше, чем в Обь-Иртышском междуречье (174).

В рослых рьях лидируют лесной конек, белошапочная овсянка, свиристель, овсянка-крошка, московка, зеленый конек, пухляк и кедровка (15, 14, 9, 8 и по 6% населения). На долю кронников и дуплогнездников приходится 50% населения, на наземные и кустарниковые виды – 47%. Кронников и дуплогнездников отмечено 29 видов (57% состава), кустарниковых и наземных – 17 видов (33%). Среди кустарниковых и наземных видов по участию в населении и видовому составу резко преобладают виды-наземники. В рослых рьях Обь-Иртышского междуречья плотность населения птиц (90 особей/км²) [10] незначительно уступает таковой притоков Кети. Гораздо больше птиц (424 особи/км²) в рослых рьях долины Иртыша [30].

В низкорослых рьях лидируют лесной конек, белошапочная овсянка, овсянка-крошка, белая куропатка и большой улит (34, 29, 10, 5 и 3%). В населении птиц резко преобладают наземные виды (85%). Кронники и дуплогнездники составляют лишь 7% населения, на наземно-водные виды приходится 8%, а кустарниковые виды отсутствуют. На кронников и дуплогнездников приходится 16 видов (33% состава), на наземных птиц – 14 видов (28%), на наземно-водных – 18 видов (36%). В низкорослых рьях нижнего Прикетья суммарное обилие птиц (95 особей/км²) [20] в 1,4 раза больше,

чем в долинах ее притоков. В среднерослых и низкорослых рямах долины Васюгана плотность населения птиц (89) [31] несколько больше, чем в районе наших работ. В низкорослых рямах в сочетании с грядово-мочажинными болотами долины Оби у северной границы средней тайги птиц в 4 раза больше (240) [30], чем в районе исследования. В аналогичных местообитаниях Обь-Иртышского междуречья обилие птиц (119) [10] вдвое больше, чем в долинах притоков Кети. В низкорослых рямах и грядово-мочажинных болотах долины Иртыша плотность населения птиц еще больше (206) [30].

В грядово-мочажинных комплексах лидируют зеленый конек, пухляк, лесной конек, теньковка и гоголь (20, 13, 13, 13 и 12%). На долю кронников и дуплогнездников приходится 37%, наземных видов – 53%, наземно-водных – 9% населения, а кустарниковые виды не отмечены. В таких же местообитаниях долины Оби плотность населения птиц (126) [9] в 2 раза, а в Обь-Иртышском междуречье (171) [10] – почти в 3 раза выше, чем в долинах притоков Кети.

Таким образом, обилие птиц верховых болот долин притоков Кети в 1,7 раза меньше, чем в Обь-Иртышском междуречье, что согласуется с тенденцией возрастания суммарных показателей орнитокомплексов верховых болот таежных междуречий Западной Сибири с юга на север [10]. Сходное увеличение плотности населения птиц с юга на север также прослежено на верховых болотах долины Оби [9]. Плотность населения птиц верховых болот в долинах притоков Кети в 2–4 раза меньше, чем в аналогичных местообитаниях долин Оби и Иртыша в пределах среднетаёжной подзоны.

Заключение

В результате наших исследований, проведенных в долинах правосторонних притоков реки Кети в первой половине лета, установлено пребывание 131 вида птиц. Плотность населения, видовое богатство и количество фоновых видов наиболее высоки в смешанных лесах. Минимальные значения данных показателей характерны для населения птиц верховых болот. Среди облесенных местообитаний минимальное видовое богатство и количество фоновых видов отмечено в темнохвойных лесах, в ряду верховых болот – в низкорослых рямах и грядово-мочажинных комплексах. По месту устройства гнезда в населении птиц лесных местообитаний резко преобладает группа кронников и дуплогнездников. В низкорослых рямах и грядово-мочажинных комплексах существенно больше группа наземных и наземно-водных видов. В рослых рямах на указанные группы видов приходится примерно по 50% населения. Доля кустарниковых видов в населении птиц повсеместно невелика. Обилие птиц лесов долин притоков р. Кети больше по сравнению с расположенными севернее долинами рек Васюган, Тым и Обь-Иртышским междуречьем, а в верховых болотах притоков Кети обилие птиц меньше, чем в аналогичных местообитаниях долин Оби и Иртыша.

Литература

1. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии: Численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск : Наука, 2005. 364 с.
2. Соколов В.Е., Чернов Ю.И., Решетников Ю.С. Национальная программа России по сохранению биологического разнообразия // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности / ред. В.Е. Соколов, Ю.С. Решетников. М. : Наука, 1994. С. 4–12.
3. Glowka L., Burhenne-Guilmin F., Hugh S., McNeely J.A., Gündling L. A guide to the Convention on Biological Diversity // IUCN. Gland; Cambridge, 1994. 161 p.
4. Koskimies P. Birds as a tool in environmental monitoring // Ann. Zool. Fennici. 1989. Vol. 26. PP. 153–166.
5. Noss R.F. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach // Conservation Biology. 1990. Vol. 4. Iss. 4. PP. 355–364.
6. Noss R.F. Hierarchical indicators for monitoring changes in biodiversity // Principles of conservation biology / G.K. Meffe, C.R. Carroll eds, Sunderland, Massachusetts : Sinauer. Publ., 1994. PP. 79–80.
7. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Лапина Е.Д., Березин А.Е., Льготин В.А., Мульдьяров Е.Я. Экология регионального природопользования. Препринт 2. Природно-ресурсное районирование Томской области. Томск : Изд-во «Спектр» ИОА СО РАН, 1997. 40 с.
8. Хромых В.С. Природное районирование // География Томской области / под ред. А.А. Земцова. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. С. 137–170.
9. Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. 288 с.
10. Вартапетов Л.Г. Птицы таёжных междуречий Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1984. 242 с.
11. Гынгазов А.М., Москвитин С.С. К орнитофауне среднего и нижнего течения реки Кети // Биология / ред. Б.Г. Иогансен. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1970. Т. 1. С. 33–40.
12. Москвитин С.С., Дубовик А.Д., Горд Б.Я. Птицы долины р. Кеть // Фауна и систематика позвоночных Сибири / ред. Б.С. Юдин. Новосибирск : Наука, 1977. С. 245–279.
13. Бойко Г.В., Лебедева И.Е. К фауне гнездящихся птиц водно-болотного орнитокомплекса Верхнекетского района Томской области и Енисейского района Красноярского края // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / ред. В.К. Рябицев. Екатеринбург, 1999. С. 55–58.
14. Блинова Т.К. Птицы среднего течения реки Кеть // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / ред. В.К. Рябицев, В.В. Тарасов. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. Вып. 13. С. 5–14.
15. Блинова Т.К., Дьяченко Е.В., Новокрепленных В.А., Яцук Ю.И. Птицы Кеть-Касского междуречья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / ред. В.К. Рябицев, В.В. Тарасов. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2009. Вып. 14. С. 11–18.
16. Блинова Т.К., Дьяченко Е.В., Новокрепленных В.А., Костылева Н.А. Обзор орнитофауны низовьев реки Кеть // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / ред. В.К. Рябицев, В.В. Тарасов. Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2010. Вып. 15. С. 20–30.
17. Железнова Т.К., Дьяченко Е.В., Новокрепленных В.А. Видовое разнообразие птиц в долинах крупных обских притоков // Вестник Тамбовского государственного университета: Серия естественные и технические науки. 2013. Т. 18, вып. 3. С. 871–875.
18. Железнова Т.К., Новокрепленных В.А. Неворобьиные птицы (non-passeriformes) Томского Прикетья // Научный диалог. 2015. № 2 (38). С. 86–128.
19. Блинова Т.К., Дьяченко Е.В., Новокрепленных В.А., Новокрепленных М.А., Костылева Н.А. Население птиц Нижнего Прикетья // Фундаментальные науки

- и практика : сборник научных работ с материалами трудов участников 3-й Международной телеконференции (Томск, 25 октября – 6 ноября 2010 г.) / ред. Н.Н. Ильинских. Томск, 2010. Т. 1, № 4. С. 26–27.
20. *Блинова Т.К., Дьяченко Е.В., Новокрещенных В.А., Яцук Ю.И.* Территориальная неоднородность плотности населения и видового богатства птиц в Томском Прикетье // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири (Матер. Сибирской орнитол. конф., посвящённой 75-летию Э.А. Ирисова. Барнаул, 21–22 октября 2010) / под ред. Н.Л. Ирисовой. Барнаул : Азбука, 2010. С. 203–206.
 21. *Блинова Т.К., Дьяченко Е.В., Новокрещенных В.А., Яцук Ю.И.* Экологическая структура сообществ птиц Томского Прикетья // Фауна и экология животных Сибири и Дальнего Востока / ред. А.А. Баранов. Красноярск : Изд-во Краснояр. гос. пед. ун-та, 2010. Вып. 6. С. 76–82.
 22. *Гыгазов А.М., Москвитин С.С.* О распространении некоторых птиц в таежной зоне Западной Сибири // Орнитология. 1965. Вып. 5. С. 71–75.
 23. *Стрелков В.Е.* Кулики и чайки бассейна реки Тыма // Биология / ред. Б.Г. Иоганзен. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1976. Т. 7. С. 30–40.
 24. *Вартапетов Л.Г., Юдкин Ю.А.* Птицы притымской средней тайги // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / ред. В.К. Рябицев. Екатеринбург, 1999. С. 9–71.
 25. *Блинова Т.К.* Птицы среднего течения реки Тым // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / ред. В.К. Рябицев. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2007. Вып. 12. С. 27–31.
 26. *Дьяченко Е.В.* Птицы как компонент биоты лесных экосистем Приобья // Вестник Тамбовского государственного университета: Серия естественные и технические науки. 2013. Т. 18, вып. 3. С. 860–863.
 27. *Москвитин С.С., Нехорошев О.Г.* Позвоночные животные кедровых лесов Томской области // Природокомплекс Томской области / ред. Л.И. Гончаренко. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1995. Т. 2. С. 88–95.
 28. *Равкин Ю.С.* К методике учёта птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае / ред. А.А. Максимов. Новосибирск : Наука, 1967. С. 66–75.
 29. *Равкин Ю.С., Ливанов С.Г.* Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
 30. *Юдкин В.А.* Экологические аспекты географии птиц Северной Евразии. Новосибирск : Наука, 2009. 408 с.
 31. *Костылева Н.А.* Население птиц болотных экосистем Привасюганья // Актуальные проблемы экологии и природопользования Сибири в глобальном контексте / ред. С.Н. Кирпотин. Томск : Изд-во Том. политехн. ун-та, 2007. Ч. 2. С. 173–176.

*Поступила в редакцию 20.06.2016 г.; повторно 12.08.2016 г.;
принята 19.10.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.*

Сведения об авторах:

Миловидов Сергей Петрович – с.н.с. лаборатории зоологии наземных позвоночных Научно-исследовательского института биологии и биофизики Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknnet.ru

Нехорошев Олег Генрихович – н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии, инженер-исследователь лаборатории экологии, генетики и охраны окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Куранов Борис Дмитриевич – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Milovidov SP, Nekhoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of the Ket' River tributaries (Tomsk Oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):110-126. doi: 10.17223/19988591/35/7 In Russian, English summary

Sergey P. Milovidov, Oleg G. Nekhoroshev, Boris D. Kuranov

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Birds of the valleys of the Ket' River tributaries (Tomsk Oblast)

The aim of our research was to reveal the species composition and the quantity (abundance, number) of birds in the valleys of the Ket' River tributaries in the Ket'-Tym' interfluvium within Tomsk Oblast. Our study site was situated in the Ket'-Tym' River interfluvium (east of Tomsk oblast, Western Siberia), where spruce- cedar-birch and pine forests prevail. We examined the valleys of the Paydugina, the Orlovka and the Lomovataya Rivers. All these rivers are the right tributaries of the Ket' River. The Lomovataya River falls into the Ket in its top part (58°54'N, 87°44'E), the Orlovka River - in the middle (58°38'N, 86°04'E), and the Paydugina River - in the lower part near the settlement of Narym (58°51'N, 81°48'E). The Lomovataya and the Orlovka Rivers are in Verkhnekhet district, and the Paydugina River is in Parabel district of Tomsk oblast. For the Paydugina River valleys, we studied summer population of birds during 15 June-10 July 2008, for the Orlovka and the Lomovataya River valleys during 15 June-10 July 2009. Our transects covered 6 types of habitats: mixed forests, pine forests, cuttings down in pine forests, dark-coniferous forests, bogs with tall pines, bogs with stunted pines and open sphagnum high bogs with lakes and stunted pines. At key sites, we recorded all encountered birds determining the distance between them and the record-keeper with a further square recalculation. The species taking the 1-5th places in this population variant were considered leading in the abundance (Ravkin, 1967; Ravkin and Livanov, 2008).

Generally, we found 131 bird species from 16 groups in the period of works on the territories under investigation. The population density and species diversity of birds are higher in mixed forests (See Tables). The minimum values of both parameters are typical of the population of high bogs. Among forest habitats, the minimum species diversity is in dark-coniferous forests, among bogs - in high bogs with stunted pines and open sphagnum high bogs with lakes and stunted pines. In forest habitats, *Parus montanus*, *Fringilla montifrigilla*, *Loxia curvirostra*, *Phylloscopus collybita* and *Fringilla coelebs* dominate, in bogs - *Anthus trivialis*, *Emberiza leucocephalos*, *Emberiza pusilla*, *Anthus hodgsoni* and *Parus montanus*. The population density in forest habitats in the valleys of the Ket' River tributaries is 1, 4 times higher than in the valley of this river. The bird's abundance of forest habitats of the Ket' River tributaries in comparison with the same habitats of the valleys of the Ket', the Vasyugan and the Tym Rivers and the Ob-Irtysh Rivers is also higher. The bird's abundance of high moor bogs in the region of our study site is almost twice less than at the Ob-Irtysh River interfluvium and 2-4 times less in comparison with the same habitats of the Ob and the Irtysh River valleys.

Funding: This work was carried out within the project of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation No 2142.

The article contains 2 Tables, 31 References.

Key words: *ornithocomplex; leading species; middle-taiga subarea; Western Siberia.*

References

1. Ravkin YeS, Ravkin YuS. Ptitsy ravnin Severnoy Yevrazii: Chislennost', raspredeleniye i prostranstvennaya organizatsiya soobshchestv [Birds of plains of the Northern Eurasia: number, distribution and spatial organization of communities]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 364 p. In Russian
2. Sokolov VE, Chernov YuI, Reshetnikov YS. Natsional'naya programma Rossii po sokhraneniyu biologicheskogo raznoobraziya [Russian national program for conservation of biological diversity]. In: *Bioraznoobraziye. Stepen' taksonomicheskoy izuchennosti* [Biodiversity. The degree of taxonomic scrutiny]. Sokolov VE, Reshetnikov YS, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1994. pp. 4-12. In Russian
3. Glowka L, Burhenne-Guilmin F, Hugh S, McNeely JA, Gündling L. A guide to the Convention on Biological Diversity. Gland and Cambridge: IUCN; 1994. 161 p.
4. Koskimies P. Birds as a tool in environmental monitoring. *Ann. Zool. Fennici*. 1989;26(3):153-166.
5. Noss RF. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*. 1990;4(3):355-364. doi: [10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x)
6. Noss RF. Hierarchical indicators for monitoring changes in biodiversity. In: *Principles of conservation biology*. Meffe GK, Carrol CR, editors. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Publ.; 1994. pp. 79-80.
7. Dyukarev AG, Pologova NN, Lapshina YeD, Berezin AYe, L'gotin VA, Mul'diyarov YeYa. Prirodno-resursnoye rayonirovaniye Tomskoy oblasti [Natural-resource zoning of Tomsk Oblast]. In: *Ekologiya regional'nogo prirodopol'zovaniya. Preprint 2*. [Ecology of regional natural resource management. Preprint 2]. Tomsk: Spektr Publ.; IOA SO RAN; 1997. 40 p. In Russian
8. Khromykh VS. Prirodnoye rayonirovaniye [Natural zoning]. In: *Geografiya Tomskoy oblasti* [Geography of Tomsk oblast]. Zemtsov AA, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1988. pp. 137-170. In Russian
9. Ravkin YuS. Ptitsy lesnoy zony Priob'ya [Birds of the forest zone of the Ob region]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 288 p. In Russian
10. Vartapetov LG. Ptitsy tayozhnykh mezhdurechiy Zapadnoy Sibiri [Birds of Western Siberia taiga interfluves]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 242 p. In Russian
11. Gyngazov AM, Moskvitin SS. K ornitofaune srednego i nizhnego techeniya reki Ket'i [On ornithofauna of the middle and lower reaches of the Ket' River]. In: *Biologiya* [Biologia]. Vol.1. Ioganzen BG, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1970. pp. 33-40. In Russian
12. Moskvitin SS, Dubovik AD, Gord BYa. Ptitsy doliny r. Ket' [Birds of the Ket' River valley] In: *Fauna i sistematika pozvonochnykh Sibiri* [Fauna and systematics of vertebrates in Siberia]. Yudin BS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. pp. 245-279. In Russian
13. Boyko GV, Lebedeva IE. K faune gnezdyashchikhsya ptits vodno-bolotnogo ornitokompleksa Verkhneketskogo rayona Tomskoy oblasti i Eniseyskogo rayona Krasnoyarskogo kraya [Fauna of nesting birds of the wetland ornithokomplex of Verkhneketsky district of Tomsk oblast and Yenisei district of Krasnoyarsk Krai]. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri* [Materials for bird distribution in the Urals, Cisurals and Western Siberia]. Vol. 4. R'ybitcev VK, editor. Yekaterinburg: Yekaterinburg Publ.; 1999. pp. 55-58. In Russian
14. Blinova TK. Ptitsy srednego techeniya reki Ket' [Birds of the Ket' River middle course]. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'ye i Zapadnoy Sibiri* [Materials for bird distribution in the Urals, Cisurals and Western Siberia]. Vol. 13. R'ybitcev VK,

- Tarasov VV, editors. Yekaterinburg: Yekaterinburg State University Publ.; 2008. pp. 5-14. In Russian
15. Blinova TK, D'yachenko YeV, Novokreshchennykh VA, Yashchuk YuI. Ptitsy Ket'-Kasskogo mezhdurech'ya [Birds of Ket'-Cass River interfluve]. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'ye i Zapadnoy Sibiri* [Materials for bird distribution in the Urals, Cisurals and Western Siberia]. Vol. 14. R'ybitcev VK, Tarasov VV, editors. Yekaterinburg: Yekaterinburg State University Publ.; 2009. pp. 11-18. In Russian
 16. Blinova TK, D'yachenko YeV, Novokreshchennykh VA, Kostyleva NA. Obzor ornitofauny nizov'yev reki Ket' [Overview of the avifauna of the Ket' River lower reaches]. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'ye i Zapadnoy Sibiri* [Materials for bird distribution in the Urals, Cisurals and Western Siberia]. Vol. 15. R'ybitcev VK, Tarasov VV, editors. Yekaterinburg: Yekaterinburg State University Publ.; 2010. pp. 20-30. In Russian
 17. Zheleznova TK, D'yachenko YeV, Novokreshchennykh VA. Species diversity of birds in valleys of Ob's inflows. *Vestnik Tambovskogo gosuniversiteta: seriya yestestvennyye i tekhnicheskkiye nauki – Tambov University Reports, Series: Natural and Technical Sciences*. 2013;18(3):871-875. In Russian
 18. Zheleznova TK, Novokreshchennykh VA. Nevorob'inye ptitsy (non-passeriformes) Tomskogo Priket'ya [Non-passeriformes of the Tomsk Ket' River valleys]. *Nauchnyy dialog* [Scientific dialogue]. 2015;2(38):86-128. In Russian
 19. Blinova TK, D'yachenko YeV, Novokreshchennykh MA, Kostyleva NA. Naseleniye ptits Nizhnego Priket'ya [Bird population of the Lower Ket' River valley]. In: *Fundamental'nyye nauki i praktika. Sbornik nauchnykh rabot s materialami trudov uchastnikov 3-yei Mezhdunarodnoy telekonferentsii* [Fundamental sciences and practice. Collection of scientific works with work materials of participants of the 3rd International teleconference (Tomsk, Russia, 25 October-6 November, 2010)]. Il'inskikh NN, editor. Tomsk: SGMU Publ.; 2010;1(4):26-27. In Russian
 20. Blinova TK, D'yachenko YeV, Novokreshchennykh VA, Yashchuk YuI. Territorial'naya neodnorodnost' plotnosti naseleniya i vidovogo bogatstva ptits v tomskom Priket'ye [Territorial heterogeneity of population density and bird species richness in the Tomsk oblast Ket' River valley]. In: *Aktual'nyye voprosy izucheniya ptits Sibiri* [Contemporary problems of studying birds of Siberia. Proc. of the Siberian Ornithol. Conf. (Barnaul, Russia, 21-22 October, 2010)]. Irisova NL editor. St. Petersburg: Azbuka Publ.; 2010. pp. 203-206. In Russian
 21. Blinova TK, D'yachenko YeV, Novokreshchennykh VA, Yashchuk YuI. Ekologicheskaya struktura soobshchestv ptits tomskogo Priket'ya [Ecological structure of bird communities of the Tomsk oblast Ket' River valley]. In: *Fauna i ekologiya zhivotnykh Sibiri i dal'nego Vostoka* [Fauna and ecology of animals of Siberia and the Far East]. Baranov AA, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ.; 2010. pp. 76-82. In Russian
 22. Gyngazov AM, Moskvitin SS. O rasprostraneni i nekotorykh ptits v tayezhnoy zone Zapadnoy Sibiri [Distribution of some birds in the taiga zone of Western Siberia]. *Ornitologiya – Ornithology*. 1965;5:71-75. In Russian
 23. Strelkov VYe. Kuliki i chayki basseyna reki Tyma [Sandpipers and gulls of the Tym River basin]. In: *Biologiya* [Biology]. Vol. 7. Ioganzen BG, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; pp. 30-40. In Russian
 24. Vartopetov LG, Yudkin YuA. Ptitsy pritymskoy sredney taygi [Birds of the Tym side River middle taiga]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'ye i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia*. 1999;4:69-71. In Russian
 25. Blinova TK. Ptitsy srednego techeniya reki Tyma [Birds of the Tym River middle reaches] In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'ye i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia*. 2007;13:27-31. In Russian

26. D'yachenko YeV. Birds as component of biota of forest ecosystems of Ob Region. *Vestnik Tambovskogo gosuniversiteta: Seriya yestestvennyye i tekhnicheskiye nauki – Tambov University Reports, Series: Natural and Technical Sciences*. 2013;18(3):860-863. In Russian
27. Moskvitin SS, Nekhoroshev OG. Pozvonochnye zhivotnye kedrovyykh lesov Tomskoy oblasti [Vertebrate animals of cedar forests in Tomsk oblast]. In: *Prirodokompleks Tomskoy oblasti* [The nature complex of Tomsk oblast]. Vol. 2. Goncharenko AI, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1995. pp. 88-95. In Russian
28. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [Method of describing forest landscape birds]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae* [The nature of encephalitis outbreaks in the Altai]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 175-191. In Russian
29. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations]. Vartapetov LG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
30. Yudkin VA. Ekologicheskiye aspekty geografii ptits Severnoy Yevrazii [Ecological aspects of the geography of birds in the Northern Eurasia]. Mihant'ev AI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2009. 408 p. In Russian
31. Kostyleva NA. Naseleniye ptits bolotnykh ekosistem Privasyugan'ya [The bird population of wetland ecosystems of the Vasyugan River valley]. In: *Aktual'nyye problemy ekologii i prirodopol'zovaniya Sibiri v global'nom kontekste* [Contemporary problems of ecology and nature management of Siberia in the global context]. Kirpotin SN, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2007. pp. 173-176. In Russian

*Received 20 June 2016; Revised 12 August 2016;
Accepted 19 October 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Milovidov Sergey P, Senior Researcher, Laboratory of Vertebrates, Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Nechoroshev Oleg G, Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, Laboratory of Ecology, Genetics and Environment, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Kuranov Boris D, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, Tomsk State University, 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

УДК 574.3, 575.2

doi: 10.17223/19988591/36/8

А.А. Сычёв, Э.А. Снегин

Белгородский государственный национальный
исследовательский университет, г. Белгород, Россия

Микропространственная изменчивость демографических и конхиологических параметров в популяциях *Helicopsis striata* (Mollusca; Pulmonata; Hygromiidae) в условиях юга Среднерусской возвышенности

В условиях гетерогенного ландшафта юга Среднерусской возвышенности у степного моллюска *Helicopsis striata* (Müller 1774) выявлено два типа популяций с высоко- и низкодифференцированной структурой. Высокоструктурированными оказались популяции с наибольшей изменчивостью конхиологических параметров, обитающие в относительно увлажненных условиях бассейна р. Северский Донец. Остальные популяции моллюска имеют низкодифференцированную структуру с низкой или средней изменчивостью признаков раковины. При этом роль экологических факторов в формировании структуры популяций оказалась неоднозначной ввиду оригинальности локальных популяционных генофондов. Показано, что в общей численности популяций доля молодых особей превышает таковую взрослых. В то же время в популяциях с разными типами пространственной структуры наблюдаются различные значения оптимальной плотности. Оригинальность популяционной структуры и территориальная обособленность групп улиток бассейна р. Северский Донец могут указывать на их принадлежность к другому виду.

Ключевые слова: *Helicopsis striata*; наземные моллюски; внутрипопуляционная структура.

Введение

Одним из механизмов обеспечения стабильного существования природных популяций биологических видов в разнородных условиях среды является формирование специфичной пространственной структуры [1, 2]. Так, в зависимости от состояния окружающей среды, степени ее пространственно-временной гетерогенности, состояния популяционного генофонда и особенностей биологии вида в популяции формируется специфичный тип взаимодействия особей [3]. Он выражается в разной степени подразделенности единой популяции на оригинальные внутрипопуляционные группы особей (субпопуляции или демы) [1]. Поэтому оценка внутрипопуляционной структуры позволяет определить степень приспособленности природных попу-

ляций к условиям среды и пути их дальнейшей адаптации [3]. Кроме того, рассматривая процесс расселения биологического вида как результат пространственного развертывания единого генофонда, можно говорить и о видоспецифичности характера меж- и внутривидовой структуры вида [4], что может найти применение в качестве таксономического критерия при разделении близкородственных таксонов.

Особенно актуальным является исследование подразделенности популяций особо охраняемых видов животных в связи с необходимостью разработки эффективных методов их сохранения и восстановления. Одним из таких видов является представитель средиземноморской группы реликтовых ксерофильных моллюсков *Helicopsis striata* [5]. В предыдущих работах нами выявлена высокая изменчивость популяций этого моллюска на территории юга Среднерусской возвышенности по морфогенетическим параметрам с выраженной тенденцией к формированию пространственных групп популяций [6–8]. Также нами показана высокая степень внутривидовой структурированности модельной популяции *H. striata* «Белая гора» на деме в бассейне р. Северский Донец [9]. Использование наземных моллюсков в качестве объектов исследования внутривидовой структуры особенно целесообразно, поскольку они обладают высокой изменчивостью морфогенетических признаков, обусловленной наследственными и средовыми факторами [10, 11].

Целью данной работы является оценка пространственной дифференциации природных популяций *H. striata* на деме по изменчивости демографических и конхиологических параметров в гетерогенных условиях юга Среднерусской возвышенности.

Материалы и методики исследования

Исследование внутривидовой структуры *H. striata* проведено в осенние периоды 2011 и 2012 гг. Для этого на территории юга Среднерусской возвышенности выбрано шесть модельных популяций (рис. 1), распространенных в биотопах с разными ландшафтно-климатическими условиями лесостепной и степной природных зон (табл. 1).

В каждой популяции *H. striata* в среднем через 150–200 м закладывали экспериментальные участки площадью 25 м² каждый, в пределах которых одновременно проводили описание биотопа, оценивали плотность населения и его возрастную структуру (рис. 2). Плотность населения определяли путем сбора всех живых особей с поверхности почвы и растений, а также с глубины почвенного горизонта в 0,05 м. На собранных особях подсчитывали количество оборотов с округлением возраста до четверти. Для упрощения анализа возрастной структуры собранных особей разбивали на четыре условные группы: I – 2,25–3,0 оборота раковины; II – 3,25–4,0; III – 4,25–5,0; IV – 5,25–6,0 оборота. После определения возраста моллюсков возвращали в биотоп.

Для измерения раковин и расчета стандартных морфометрических индексов на каждом участке случайным образом собирали раковины живых и отмерших половозрелых особей *H. striata*, относящихся к III и IV возрастным группам. Промеры проводили на бинокулярном микроскопе МБС-10 с окулярмикронетром по схеме, приведенной в нашей предыдущей публикации [6].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Описание занимаемых популяциями *Helicopsis striata* биотопов
[Description of biotopes occupied by *Helicopsis striata* populations]

Популяция [Population]	Координаты биотопа [Biotope coordinates]	Описание [Description]
«Белая гора» [“Belaya gora”]	50°37'29,65"N 36°37'09,64"E	Популяция изолированного типа (колония), расположена на крутом северо-западном берегу р. Северский Донец в лесостепной зоне. Ландшафт сильно фрагментирован в результате естественных и антропогенных процессов. Характерны кальцефитные и сухие луга. Различия между участками выражены. [Isolated population (colony), located on the steep north-western bank of the Severskiy Donets river in the forest-steppe zone. The landscape is heavily fragmented by natural and anthropogenic processes. Characterized by calciphyte and dry grasslands. Differences between the plots are expressed]
«Белени- хино» [“Beleni- khino”]	50°54'48,11"N 36°38'34,49"E	Колония, расположена на крутом восточном берегу р. Саженский Донец в лесостепной зоне. Ландшафт сильно фрагментирован оврагами. Распространены сухие луга и степи с кальцефитными элементами и представителями флоры «сниженные Альпы». Различия между участками выражены. [Colony, located on the steep eastern bank of the Sagansky Donets river in the forest-steppe zone. The landscape is heavily fragmented by ravines. Widespread dry grasslands and steppe with calciphyte elements and representatives of “lower alpine plants”. Differences between the plots are expressed]
«Губкин» [“Gubkin”]	51°17'40,59"N 37°32'24,21"E	Популяция полуизолированного типа, расположена на восточном берегу р. Великий Колодезь (верхнее Поосколье) в лесостепной зоне. Ландшафт фрагментирован в результате хозяйственной деятельности. Распространены ковыльные степи с кальцефитными элементами и представителями флоры «сниженные Альпы». Различия между участками выражены. [Partially isolated population, situated on the eastern bank of the Velikiy Kolodez river (upper Pooskolje) in the forest-steppe zone. The landscape is fragmented as a result of human activities. Widespread feather-grass steppes with calciphyte elements and representatives of “lower alpine plants”. Differences between the plots are expressed]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Популяция [Population]	Координаты биотопа [Biotope coordinates]	Описание [Description]
«Засосна» [“Zasosna”]	50°37'48,29"N 38°25'21,31"E	Популяция полуизолированного типа, расположена на выположенном и испещренном эрозионными промоинами северном берегу р. Тихая Сосна в степной зоне. Характерны ковыльные степи и сухие луга с кальцефитами и представителями «сниженных Альп». Различия между участками незначительны. [Partially isolated population, located on the northern bank of the Tikhaya Sosna river dotted with erosion gullies in the steppe zone. Typical feather-grass steppes and dry meadows with calciphyte plants and representatives of "lower alpine plants". Differences between the plots are minor]
«Верхние Лубянки» [“Verkhnie Lubyanki”]	50°27'44,49"N 37°43'59,22"E	Колония, расположена на крутом восточном склоне балки правого берега р. Оскол (Среднее Поосколье) в степной зоне. Ландшафт фрагментирован оврагами. Распространены ковыльные степи и сухие луга с кальцефитными элементами и представителями флоры «сниженные Альпы». Различия между участками выражены. [Colony, located on the steep eastern bank of the Oskol river (middle Pooskolje) in the steppe zone. The landscape is fragmented by ravines. Typical feather-grass steppes and dry meadows with calciphyte plants and representatives of "lower alpine plants". Differences between the plots are expressed]
«Осадчее» [“Osadchee”]	50°21'04,30"N 38°56'43,52"E	Популяция полуизолированного типа, расположена на выположенном северо-восточном берегу р. Черная Калитва в степной зоне. Распространены ковыльные степи с элементами «сниженных Альп». Различия между участками отсутствуют. [Partially isolated population, located on the flat north-eastern bank of the Chernaya Kalitva river in the steppe zone. Widespread feather-grass steppes with representatives of "lower alpine plants". Differences between the plots are absent]

Описание используемых показателей приведено в примечаниях к табл. 3. После измерения вычисляли единые усредненные показатели по обеим возрастным группам. Всего промерено 2 109 пустых раковин и 784 раковины живых моллюсков.

У живых особей *H. striata* анализировали характер рисунка раковины, составленный из продольных спиральных коричневых лент (на раковинах отмерших улиток рисунок, к сожалению, часто не виден). Число полос на раковинах варьирует от 0 до 12, образуя различные комбинации, количество которых, по нашим данным [7], в популяциях района исследования составляет более 150. При этом нами отмечено, что в выборках из некоторых популяций на 1 фен в среднем приходится 3 особи, что свидетельствует о значительной степени индивидуальности рисунка.

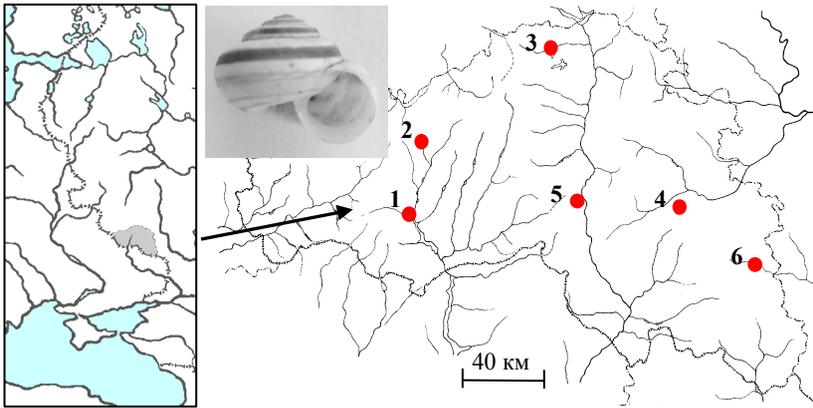


Рис. 1. Расположение исследуемых популяций *Helicopsis striata* на территории юга Среднерусской возвышенности: 1 – «Белая гора»; 2 – «Беленихино»; 3 – «Губкин»; 4 – «Засосна»; 5 – «Верхние Лубянки»; 6 – «Осадчее»

[Fig. 1. Location of the studied *Helicopsis striata* populations in the South of the Mid-Russian Upland: 1 - "Belaya gora"; 2 - "Belenikhino"; 3 - "Gubkin"; 4 - "Zasosna"; 5 - "Verkhnie Lubyanki"; 6 - "Osadchee"]

Полосы могут иметь разную ширину, сливаться друг с другом, могут быть представлены как сплошными, так и прерывистыми линиями. Встречаются также фены с поперечными пигментированными перетяжками. Все это свидетельствует об очень высокой изменчивости рисунка раковины у *H. striata*. А для получения достоверных сведений о внутри- и межпопуляционном разнообразии выборки должны состоять из нескольких сотен или тысяч особей, что часто сложно осуществить на практике.

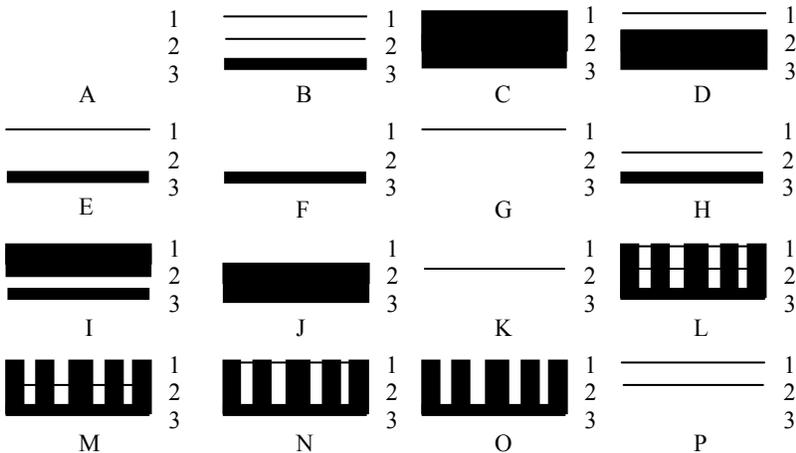


Рис. 2. Варианты верхнего рисунка раковины в популяциях *Helicopsis striata* юга Среднерусской возвышенности [Fig. 2. Variants of the upper shell pattern in *Helicopsis striata* populations of the South of the Mid-Russian Upland]

Для решения этой проблемы мы использовали только часть общего рисунка, расположенного в верхней стороне оборота над центральной полосой. Всего в таком случае мы учитывали 3 ярко выраженные ленты, формирующие 16 цветовых вариантов: от полного отсутствия полос (фен «А», альбиносы) до их полного слияния (фен «С», меланисты) (см. рис. 2).

Показатели внутриволюляционного разнообразия (H) и долю редких морф (h) для популяций рассчитывали по формулам, предложенным Л.А. Животовским [12]:

$$H = (\sqrt{\mu_1} + \sqrt{\mu_2} + \dots + \sqrt{\mu_m})^2, \quad S_H = \sqrt{\frac{H(m-H)}{N}},$$

$$h = 1 - \frac{H}{m}, \quad S_h = \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}},$$

где S_H – ошибка показателя внутриволюляционного разнообразия; S_h – ошибка показателя доли редких морф; $\mu_1, \mu_2 \dots \mu_m$ – частоты соответствующих морф (m), N – объем выборки.

Статистическая обработка полученных данных проводилась в программе Excel (Microsoft Office). Полигоны Дебеца построены в программе StatSoft STATISTICA 6.0 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

Характер внутриволюляционной структуры наземных моллюсков может в значительной степени определяться состоянием среды [13, 14], поэтому мы сочли необходимым провести анализ условий обитания популяций *H. striata*, в первую очередь – особенностей ландшафта.

Местообитания популяций *H. striata* характеризуются различной степенью пространственной разнородности (см. табл. 1). Так, наиболее однородными являются биотопы «Осадчье» и «Засосна», характеризующиеся простым рельефом с отсутствием выраженных изолирующих барьеров (овраги, дороги), а также сравнительно схожим характером почвенного и растительного покровов на всем их протяжении. Биотопы «Беленихино», «Белая гора» и «Верхние Лубянки», напротив, характеризуются высоким уровнем фрагментированности ландшафтов со значительной пространственной неоднородностью почвенной эрозии и флоры вследствие гетерогенности рельефа. Кроме того, популяции «Верхние Лубянки», «Засосна» и «Осадчье» расположены в более засушливой степной зоне, а популяции «Белая гора», «Беленихино» и, в меньшей степени, «Губкин» – в более увлажненной лесостепной зоне. Таким образом, в исследование включены популяции, обитающие как в различных природных зонах, так и в биотопах с разной степенью ландшафтной разнородности.

Исходя из полученных данных (табл. 2), в изолированных популяциях бассейна р. Северский Донец «Белая гора» и «Беленихино» отмечается

наибольшая плотность живых особей, достигающая в отдельных точках 483 особи на 1 м².

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Плотность населения (С) и демографическая структура
в популяциях *Helicopsis striata*
[Population density (C) and demographic structure in *Helicopsis striata* populations]**

Популяция [Population]	Дем [Dem]	С, 1 м ²	Возрастные группы, доля [Age group, propotion]				Популяция [Population]	Дем [Dem]	С, 1 м ²	Возрастные группы, доля [Age group, propotion]			
			I	II	III	IV				I	II	III	IV
«Белая гора» ["Belaya gora"]	1	20	0,00	0,07	0,60	0,33	«Засосна» ["Zasosna"]	1	8	0,00	0,31	0,69	0,00
	2	352	0,06	0,24	0,70	0,00		2	8	0,00	0,28	0,72	0,00
	3	131	0,04	0,12	0,79	0,05		3	4	0,00	0,36	0,64	0,00
	4	483	0,12	0,31	0,57	0,01		4	4	0,00	0,52	0,48	0,00
	5	195	0,11	0,12	0,75	0,02		5	4	0,00	0,20	0,80	0,00
«Беленихино» ["Belenikhino"]	1	12	0,00	0,13	0,88	0,00	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	1	2	0,00	0,04	0,96	0,00
	2	299	0,36	0,18	0,44	0,02		2	6	0,00	0,00	1,00	0,00
	3	5	0,00	0,00	0,50	0,50		3	12	0,00	0,07	0,93	0,00
	4	339	0,42	0,27	0,31	0,00		4	12	0,00	0,00	1,00	0,00
	5	8	0,00	0,17	0,83	0,00		5	14	0,00	0,00	1,00	0,00
«Губкин» ["Gubkin"]	1	2	0,00	0,04	0,94	0,00	«Осадчее» ["Osadchee"]	1	24	0,22	0,56	0,22	0,00
	2	4	0,00	0,06	0,94	0,00		2	19	0,29	0,29	0,43	0,00
	3	3	0,09	0,06	0,73	0,03		3	51	0,58	0,05	0,37	0,00
	4	6	0,33	0,14	0,52	0,00		4	56	0,71	0,57	0,00	0,00
	5	13	0,71	0,05	0,24	0,00		5	28	0,45	0,18	0,36	0,00

Для них же характерна резко выраженная неоднородность распределения особей, при которой в пределах популяции отмечается несколько четких максимумов и минимумов плотности населения. Как правило, наименьшая численность особей характерна для периферийных участков популяции. Одновременно в этих популяциях присутствуют выраженные «популяционные центры» с высокой численностью. Так, разница между участками с низкой и высокой плотностью населения может достигать десятков раз. Поскольку скрещивание особей на участках с высокой плотностью происходит быстрее, чем с низкой [15], это приводит к естественному нарушению панмиксии в популяции и формированию внутривидовых групп (демов).

В то же время в остальных относительно малочисленных популяциях, представленных изолированными и полуизолированными системами как с высокой, так и с низкой биотопической разнородностью, отсутствуют выраженные «популяционные центры». Различия по плотности между демами в таких популяциях менее выражены, чем в популяциях «Белая гора» и «Беленихино», и не превышают пяти-семи раз. При этом в рамках этих популяций улавливается только один максимум плотности населения, часто

представленный несколькими смежными субпопуляциями. Учитывая, что выделение демов во всех популяциях нами проводилось приблизительно на равном расстоянии друг от друга, можно констатировать, что у *H. striata* на юге Среднерусской возвышенности выделяются два типа пространственной внутривоупуляционной структуры: 1) высокодифференцированная с частыми и значительными изменениями плотности особей на протяжении ареала популяции, характерная для популяций «Белая гора» и «Беленихино»; 2) низкодифференцированная с менее значительными и более плавными изменениями плотности, отмечаемая в популяциях «Губкин», «Верхние Лубянки», «Засосна», «Осадчее» (рис. 3).

Предполагаем, что характер пространственной дифференциации популяции определяется разными условиями их формирования. Так, в протяженных открытых экосистемах степной зоны с отсутствием выраженных изолирующих барьеров (лесные массивы, водоемы) минимально допустимое для жизнеспособности популяции эффективное число особей [16] не ограничивается площадью биотопа, что способствует формированию популяций с низкой плотностью и низкодифференцированной структурой (рис. 3, *b*). А в изначально небольших полуизолированных степных и луговых экосистемах, которые характерны для более увлажненного бассейна р. Северский Донец, напротив, формировались популяции с более высокодифференцированной структурой, позволяющей на меньшей площади содержать большее число особей и демов (рис. 3, *a*).

С другой стороны, степень изолированности исследованных популяций от других популяций, равно как и уровень изолированности демов внутри популяции, не всегда является показателем величины их внутренней подразделенности по демографическим параметрам. Например, низкодифференцированную структуру имеют популяции как изолированного («Верхние Лубянки»), так и полуизолированного типов («Засосна», «Губкин», «Осадчее»), а высокая степень физической обособленности демов в популяции «Верхние Лубянки» не способствовала формированию в ней высокодифференцированной структуры. Степень разнокачественности биотопа также не имеет однозначной связи с характером внутривоупуляционной структуры: низкодифференцированную структуру имеют популяции, обитающие в биотопах как с разнокачественными условиями («Верхние Лубянки», «Губкин»), так и относительно однородными («Засосна», «Осадчее»). Таким образом, характер внутривоупуляционной структуры можно объяснить, например, межпопуляционными различиями по степени подвижности особей (активной и пассивной), которая, в свою очередь, может определяться не только условиями среды, но и плотностью других животных, способных переносить улиток и их яйца [17], а также своеобразием популяционных генотипов.

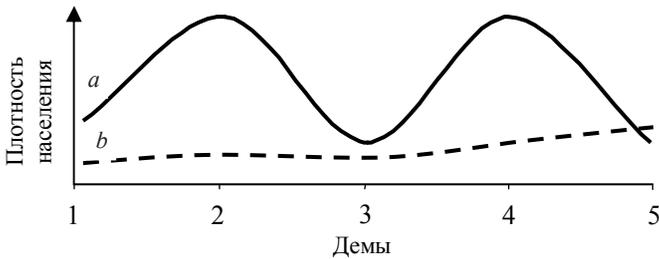


Рис. 3. Схема типов пространственной дифференциации плотности населения в популяциях *Helicopsis striata*: *a* – высокодифференцированная структура в популяции «Беленихино»; *b* – низкодифференцированная структура в популяции «Губкин»
 [Fig. 3. Spatial differentiation types of population density in *Helicopsis striata* populations: *a* - Highly-differentiated structure in the “Belenikhino” population; *b* - Low-differentiated structure in the “Gubkin” population. On the X axis - Demes; on the Y axes - Population Density]

Анализ возрастной структуры популяций показывает, что, как правило, увеличение их плотности сопровождается, с одной стороны, увеличением доли ювенильных особей I возрастной группы (например, в популяции «Белая гора» $r = 0,71$, $s_r = 0,20$, $p < 0,01$) и, с другой стороны, снижением доли особей IV возрастной группы (в популяции «Белая гора» $r = -0,70$, $s_r = 0,20$, $p < 0,01$). Таким образом, численность моллюсков в популяции определяется долей молодых особей. А поскольку ксерофильные улитки ювенильной стадии обитают преимущественно в дерновинах трав, то на их численность большое влияние оказывают морфогенетические особенности почвенного покрова [18]. Наряду с климатическими, антропогенными, биотическими и, в меньшей степени, наследственными факторами они, по-видимому, и определяют различия в плотности населения между демами и популяциями.

Кроме того, заслуживает внимания факт наличия равных долей ювенильных особей в популяциях *H. striata* как с относительно высокой, так и низкой плотностью особей. Так, в деме № 2 популяции «Беленихино» при плотности 299 особей/м² доля особей I возрастной группы составляет 0,36, в то же время аналогичная доля молодых особей в популяции «Губкин» (дем № 4) зафиксирована при значительно меньшей плотности населения – 6 особей/м² (см. табл. 2). Это, вероятно, указывает на то, что в разных популяциях *H. striata* существуют разные оптимальные значения плотности населения: для одних популяций это могут быть сотни особей на квадратный метр («Беленихино», «Белая гора»), а для других – до десятка особей (например, «Губкин», «Засосна»). А поскольку характер структурированности популяций связан с их плотностью, можно сделать вывод, что в популяциях с разными типами структуры существуют разные оптимальные значения плотности особей. Таким образом, различия в плотности между популяциями не всегда свидетельствуют о состоянии условий их обитания, а могут отражать своеобразие популяционных генофондов, определяющих особенности биологии и экологии этих групп.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Средние значения морфометрических признаков раковин *Helicopsis striata*
в популяциях и их демах ($M \pm \Delta$, $P = 0,95$)**

[Mean values of *Helicopsis striata* shell morphometric features in populations
and their dems ($M \pm \Delta$, $P = 0,95$)]

Популяция [Population]	Дем [Dem]	<i>N</i>	<i>NT</i>	<i>SW</i>	<i>SH</i>	<i>AH</i>	<i>MW</i>	<i>MH</i>	V_p	S_y
«Белая гора» ["Belaya gora"]	1	130	5,1±0,1	12,1±0,2	8,4±0,2	3,3±0,1	5,7±0,1	5,7±0,1	638,8±34,3	15,3±0,8
	2	130	4,8±0,1	9,5±0,2	6,6±0,1	2,7±0,1	4,5±0,1	4,4±0,1	306,1±20,2	9,5±0,5
	3	121	4,9±0,1	10,2±0,2	7,2±0,1	3,0±0,1	4,8±0,1	4,8±0,1	387,1±21,2	11,3±0,5
	4	125	4,9±0,1	8,9±0,1	6,5±0,1	2,9±0,1	4,2±0,1	4,0±0,1	262,4±14,3	9,5±0,4
	5	124	4,9±0,1	10,4±0,2	7,0±0,1	2,8±0,1	4,8±0,1	4,8±0,1	387,9±19,6	10,7±0,5
«Беленихино» ["Belenikhino"]	1	107	5,0±0,1	11,2±0,3	7,9±0,2	3,4±0,1	5,3±0,2	5,3±0,2	526,0±47,0	14,1±0,9
	2	106	4,8±0,1	9,5±0,2	6,7±0,2	2,9±0,1	4,5±0,1	4,4±0,1	314,8±24,3	10,2±0,6
	3	82	5,0±0,1	10,8±0,3	7,5±0,2	3,2±0,2	5,0±0,1	5,0±0,1	456,1±37,5	12,7±0,9
	4	99	4,8±0,1	8,8±0,2	6,5±0,1	2,9±0,1	4,1±0,1	4,1±0,1	258,7±17,2	9,5±0,48
	5	80	4,9±0,1	10,4±0,2	7,1±2,9	2,9±0,1	4,8±0,1	4,9±0,1	400,8±29,4	11,2±0,7
«Губкин» ["Gubkin"]	1	55	4,8±0,1	10,5±0,2	7,2±0,2	2,7±0,1	4,9±0,1	5,2±0,1	401,6±25,5	20,1±0,8
	2	58	4,8±0,1	10,5±0,2	7,4±0,2	2,8±0,1	5,0±0,1	5,2±0,1	413,7±27,8	20,7±0,9
	3	66	4,9±0,1	11,0±0,2	7,7±0,2	3,0±0,1	5,1±0,1	5,3±0,1	469,4±28,9	21,1±0,7
	4	55	4,9±0,1	10,9±0,3	7,8±0,3	2,9±0,2	5,2±0,1	5,5±0,1	480,6±38,1	22,5±1,1
	5	56	4,8±0,1	10,7±0,2	7,4±0,2	2,7±0,1	5,1±0,1	5,3±0,1	429,9±29,9	21,0±0,9
«Засосна» ["Zasosna"]	1	84	4,3±0,1	7,5±0,2	4,9±0,1	1,6±0,1	3,6±0,1	3,7±0,1	140,6±9,9	4,5±0,3
	2	75	4,3±0,1	7,5±0,1	4,9±0,1	1,6±0,1	3,6±0,1	3,6±0,1	141,3±8,3	4,6±0,3
	3	90	4,4±0,1	7,6±0,2	5,1±0,1	1,8±0,1	3,6±0,1	3,7±0,1	152,3±10,9	5,1±0,3
	4	90	4,3±0,1	7,4±0,1	4,9±0,1	1,6±0,1	3,5±0,1	3,6±0,1	138,3±9,1	4,5±0,3
	5	82	4,3±0,1	7,2±0,1	4,8±0,1	1,6±0,1	3,4±0,1	3,5±0,1	126,5±6,3	4,4±0,2
«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	1	78	4,6±0,1	9,0±0,2	5,8±0,2	2,1±0,1	4,2±0,1	4,2±0,1	241,3±18,3	6,9±0,5
	2	82	4,5±0,1	8,5±0,2	5,5±0,1	1,9±0,1	4,0±0,1	4,4±0,7	202,6±10,9	6,1±0,3
	3	87	4,5±0,1	8,2±0,1	5,1±0,1	1,6±0,1	3,8±0,1	3,9±0,1	172,4±8,7	5,0±0,3
	4	77	4,6±0,1	8,8±0,2	6,0±0,1	2,2±0,1	4,2±0,1	4,2±0,1	238,3±14,2	7,4±0,4
	5	80	4,5±0,1	8,9±0,2	5,5±0,1	1,8±0,1	4,2±0,1	4,2±0,1	222,5±13,5	5,8±0,3
«Осадчее» ["Osadchec"]	1	88	4,4±0,1	8,2±0,2	5,3±0,1	1,6±0,1	4,1±0,1	4,0±0,1	184,5±13,3	5,3±0,4
	2	79	4,5±0,1	8,2±0,2	5,5±0,1	2,0±0,1	4,0±0,1	4,0±0,1	190,7±12,6	6,2±0,4
	3	74	4,5±0,1	8,3±0,2	5,4±0,1	1,8±0,1	4,1±0,1	4,1±0,1	192,4±11,5	5,8±0,4
	4	87	4,5±0,1	8,2±0,2	5,5±0,1	2,0±0,1	3,9±0,1	4,0±0,1	188,5±13,3	6,1±0,4
	5	77	4,6±0,1	9,0±0,2	5,9±0,2	2,0±0,1	4,4±0,1	4,4±0,1	251,4±19,4	6,9±0,4

Примечание. *N* – размер выборки; *NT* – число оборотов; *SW* – ширина раковины; *SH* – высота раковины; *AH* – высота завитка; *MW* – ширина устья; *MH* – высота устья; V_p – объем раковины; S_y – площадь устья.

[Note: *N* - Sample size; *NT* - Number of turns; *SW* - Shell width; *SH* - Shell height; *AH* - Aperture height; *MW* - Mouth width; *MH* - Mouth height; V_p - Shell volume; S_y - Mouth square].

Плотность популяции наземных моллюсков является одним из основных факторов, определяющих изменчивость раковины. Так, у улиток, живущих

в условиях более высокой плотности населения, неоднократно отмечались более низкие темпы роста и меньшие размеры взрослых особей [9, 19].

Как показано нами ранее [6, 9], метрические признаки раковины половозрелых особей *H. striata* в районе исследования отличаются широким размахом изменчивости. При этом наибольшей вариансой характеризуются популяции бассейна р. Северский Донец, в то время как изменчивость раковины в популяциях из других районов юга Среднерусской возвышенности имеет значительно более низкие значения. Разная степень изменчивости признаков и их средних значений априори будут определять и разную потенциальную способность популяций к дифференциации на демы. Полученные нами данные по изменчивости раковины моллюска в демах исследованных популяций подтверждают это предположение (см. табл. 3).

Так, популяции бассейна р. Северский Донец «Белая гора» и «Беленихино» характеризуются схожим высоким диапазоном изменчивости и в то же время наибольшим уровнем пространственной разнокачественности по размеру особей. При этом в пределах этих популяций наблюдается попеременная смена демов с крупными особями (№ 1, 3, 5) на демы с мелкими особями (№ 2 и 4). Таким образом, описанная картина соответствует рассмотренному выше высокодифференцированному типу пространственной структуры.

Напротив, в остальных популяциях метрические параметры отличаются большей стабильностью средних значений и вариансы, а многие морфометрические признаки имеют клинальный характер изменчивости, что подпадает под описание низкодифференцированного типа структуры. Связано это с тем, что на внутрипопуляционном уровне иерархии у *H. striata* плотность населения отрицательно коррелирует с размером особей (так, в выборках из популяции «Беленихино» коэффициент корреляции $r = -0,90$ ($s_r = 0,25$, $p < 0,05$). В целом средние значения морфометрических параметров раковины в большинстве популяций района исследования соответствуют видовым размерам из центральных ареалов и Северного Причерноморья. Однако в бассейне Северского Донца и Верхнего Поосколья наблюдается увеличение среднего размера раковины в результате как увеличения интенсивности роста, так и числа оборотов (до 6), что соответствует сведениям И.М. Лихарева и Е.С. Раммельмейера [20].

Проведенный однофакторный дисперсионный анализ показывает, что во всех исследуемых популяциях межгрупповая компонента изменчивости (между демами) превышает внутригрупповую (внутри демов) (табл. 4). Это свидетельствует о статистически значимом различии демов внутри популяций по метрическим признакам раковины. Однако судя по значениям критерия Фишера F в табл. 4, степень дифференциации популяций по данным признакам различна. Наибольшее выражение она получила в популяциях «Белая гора» и «Беленихино», а у остальных популяций, особенно «Губкин» и «Засосна», – в меньшей степени.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Результаты однофакторного дисперсионного анализа изменчивости
объема раковины (V_p) в демах популяций *Helicopsis striata*
[Results of single-factor dispersion analysis of shell volume
variance (V_p) in *Helicopsis striata* population dems]**

Популяция [Population]	Источник вариации [Source of variation]	SS	Df	MS	F	P	$F_{кр}$																																																				
«Белая гора» ["Belaya gora"]	Bet	9886507,0	4	2471626,7	155,9	$1,1 \times 10^{-91}$	2,4																																																				
	Wit	9623791,8	624	15854,7				«Беленихино» ["Belenikhino"]	Bet	4843012,7	4	1210753,2	44,8	$7,6 \times 10^{-32}$	Wit	12684087,3	468	27045,0	«Губкин» ["Gubkin"]	Bet	274432,9	4	68608,2	5,0	$7,0 \times 10^{-4}$	Wit	3940103,4	284	13824,9	«Засосна» ["Zasosna"]	Bet	29170,0	4	7292,5	4,0	$3,6 \times 10^{-3}$	Wit	764727,7	415	1838,3	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$	Wit	1477340,6	398	3721,3	«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit
«Беленихино» ["Belenikhino"]	Bet	4843012,7	4	1210753,2	44,8	$7,6 \times 10^{-32}$																																																					
	Wit	12684087,3	468	27045,0				«Губкин» ["Gubkin"]	Bet	274432,9	4	68608,2	5,0	$7,0 \times 10^{-4}$	Wit	3940103,4	284	13824,9	«Засосна» ["Zasosna"]	Bet	29170,0	4	7292,5	4,0	$3,6 \times 10^{-3}$	Wit	764727,7	415	1838,3	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$	Wit	1477340,6	398	3721,3	«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit	1708241,0	399	4270,6								
«Губкин» ["Gubkin"]	Bet	274432,9	4	68608,2	5,0	$7,0 \times 10^{-4}$																																																					
	Wit	3940103,4	284	13824,9				«Засосна» ["Zasosna"]	Bet	29170,0	4	7292,5	4,0	$3,6 \times 10^{-3}$	Wit	764727,7	415	1838,3	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$	Wit	1477340,6	398	3721,3	«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit	1708241,0	399	4270,6																			
«Засосна» ["Zasosna"]	Bet	29170,0	4	7292,5	4,0	$3,6 \times 10^{-3}$																																																					
	Wit	764727,7	415	1838,3				«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$	Wit	1477340,6	398	3721,3	«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit	1708241,0	399	4270,6																														
«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	Bet	259522,2	4	64880,5	17,4	$3,4 \times 10^{-13}$																																																					
	Wit	1477340,6	398	3721,3				«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$	Wit	1708241,0	399	4270,6																																									
«Осадчее» ["Osadchee"]	Bet	246848,3	4	61712,1	14,5	$5,0 \times 10^{-11}$																																																					
	Wit	1708241,0	399	4270,6																																																							

Примечание. SS – сумма квадратов; df – число степеней свободы; MS – средний квадрат; F – критерий Фишера; Bet – между группами; Wit – внутри групп.

[Note: SS - Sum of squares; df - Number of freedom degrees; MS - Mean square; F - Fisher test; Bet - between groups; Wit - within groups].

Весьма интересные результаты получены нами при сравнении изменчивости морфометрических признаков раковин отмерших моллюсков, скопившихся в популяциях за много лет и отражающих действие усредненных векторов естественного отбора, и раковин живых моллюсков, собранных за один полевой сезон (табл. 5). Так, во многих пунктах сбора средние значения метрических признаков раковин живых особей оказались статистически значимо ниже, чем у пустых раковин. При этом общая структура внутривидовой дифференциации по морфометрическим признакам сходна как по выборкам пустых раковин, так и по выборкам живых особей. Кроме того, нами выявлено, что коэффициент вариации метрических признаков пустых раковин выше, чем раковин живых особей (см. табл. 5). Это можно объяснить тем, что раковины живых особей отражают только часть изменчивости пустого раковинного материала. Полученные результаты свидетельствуют о том, что в субпопуляциях существует не только пространственная, но и временная изменчивость морфометрических признаков. Вероятно, в каждый данный момент времени под действием естественного отбора реализуется только часть популяционной наследственной информации, соответствующей среде в этот период. Стоит также отметить, что в среднем по всем популяциям статистически значимых различий между пустыми раковинами и раковинами живых особей нами не выявлено, что может быть связано с тем, что, несмотря на межпопуляционную дифференциацию, в целом для населения вида в районе исследования как генеральной совокупности сохраняется стабильный фенотип.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Сравнение средних значений ($M \pm \Delta$) и коэффициентов вариации ($CV \pm S_{CV}$) интегральных морфометрических параметров пустых раковин и раковин живых особей *Helicopsis striata*
[Comparison of mean values ($M \pm \Delta$) and variation coefficients ($CV \pm S_{CV}$) of integral morphometric parameters of *Helicopsis striata* empty shells and live individuals]

Популяция [Population]	Дем ($N_e; N_l$) [Dem ($N_e; N_l$)]	$M \pm \Delta$ ($P = 0,95$)				$CV \pm S_{CV}$			
		V_p		S_y		V_p		S_y	
		Пустые [Empty]	Живые [Live]	Пустые [Empty]	Живые [Live]	Пустые [Empty]	Живые [Live]	Пустые [Empty]	Живые [Live]
«Беленихино» ["Belenikhino"]	1 (52;41)	411,9±51,9	325,3±34,0	18,6±1,4	15,7±1,0	46,3±4,5	34,2±3,8	28,3±2,8	20,0±2,2
	2 (63;40)	359,1±39,4	336,3±28,8	17,0±1,1	15,8±0,9	44,4±4,0	27,6±3,1	26,5±2,4	18,4±2,1
	3 (52;22)	412,0±51,8	559,4±95,9	18,6±1,4	22,0±2,1	46,3±4,5	41,0±6,2	28,3±2,8	22,5±3,4
	4 (61;40)	280,8±31,1	234,6±13,9	14,7±1,0	12,5±0,4	44,1±4,0	19,2±2,1	26,8±2,4	11,4±1,3
	5 (50;24)	518,6±53,0	418,8±19,5	21,5±1,2	19,9±0,5	36,8±3,7	33,3±1,2	20,2±2,0	20,8±1,0
«Засосна» ["Zasosna"]	1 (58;26)	151,1±11,8	117,4±14,8	10,9±0,5	9,6±0,8	30,3±2,8	32,7±4,5	19,1±1,8	20,3±2,8
	2 (50;25)	152,6±10,3	118,7±3,4	10,6±0,4	9,3±0,2	24,3±2,4	20,3±2,9	15,1±1,5	15,2±2,1
	3 (65;25)	161,8±13,7	128,3±11,4	10,8±0,5	10,0±0,6	31,0±3,2	22,7±3,2	21,2±1,9	14,9±2,1
	4 (63;27)	151,8±11,0	106,7±8,1	10,6±0,4	8,8±0,5	29,4±2,6	20,2±2,7	16,9±1,5	13,6±1,9
	5 (57;25)	131,0±8,1	116,1±2,9	9,6±0,4	9,1±0,2	23,8±2,2	17,7±2,5	15,5±1,5	12,4±1,8
«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	1 (51;27)	254,4±25,0	216,5±21,5	14,4±0,9	13,4±0,8	35,8±3,5	26,3±3,6	21,9±2,2	15,8±2,1
	2 (57;25)	213,4±14,0	177,9±12,0	13,2±0,6	12,2±0,5	25,2±2,4	17,3±2,4	16,9±1,6	10,9±1,5
	3 (58;29)	181,1±11,1	156,0±12,0	12,1±0,5	10,9±0,5	23,9±2,3	21,0±2,8	16,6±1,5	13,6±1,8
	4 (49;28)	251,7±19,2	214,8±17,6	14,7±0,5	13,3±0,7	27,3±2,8	20,6±2,8	18,2±1,8	14,2±1,9
	5 (52;28)	230,2±19,0	208,1±14,7	14,6±0,8	13,3±0,7	30,4±3,0	19,1±2,5	20,1±2,0	14,5±1,9
«Осадчее» ["Osadchee"]	1 (62;26)	198,0±16,8	152,4±14,3	13,7±0,7	11,5±0,7	34,1±3,1	24,3±3,4	21,3±1,9	14,9±2,1
	2 (53;26)	205,2±16,7	161,0±10,9	13,0±0,7	11,5±0,5	30,1±2,9	17,6±2,4	18,9±1,8	11,9±1,7
	3 (46;28)	194,7±13,6	107,1±21,0	13,4±0,4	12,9±0,9	24,2±2,5	30,0±4,0	14,9±1,6	19,1±2,5
	4 (60;27)	200,6±17,6	161,9±13,5	12,8±0,7	11,4±0,6	34,7±3,2	22,0±3,0	20,3±1,9	14,3±1,9
	5 (48;29)	281,0±24,1	202,4±23,6	16,2±0,9	13,4±1,0	30,6±3,1	32,0±4,2	19,1±1,9	20,0±2,6

Примечание. N_e – размер выборки пустых раковин; N_l – размер выборки раковин живых особей; жирным шрифтом отмечены статистически значимые различия при $p < 0,05$.

[Note: N_e - Sample size of empty shells; N_l - Sample size of live individuals; statistically significant differences are in bold at $p < 0,05$].

По сравнению с демографическими параметрами и метрическими признаками раковин, в значительной степени подверженных влиянию средовых факторов, анализ изменчивости рисунка позволяет более точно оценить генетическую структуру популяций моллюсков [11, 21, 22]. Полигоны Дебца, построенные по частотам фенотипов в демах популяций, представлены на рис. 4. Исходя из полученных данных, наибольшей изменчивостью характеризуются популяции Северодонецкого бассейна «Белая гора» (в целом

по всем демам 11 фенов), «Беленихино», а также «Засосна» (по 8 фенов). Остальные популяции отличаются меньшей изменчивостью: «Губкин» – 7 фенов, «Верхние Лубянки» – 6 фенов, «Осадчее» – 5 фенов (табл. 6). При этом только в популяциях Северодонецкого бассейна встречаются фены с поперечными пигментированными перетяжками (фены «L», «M», «N», «O», см. рис. 2). Наибольшей пространственной структурированностью характеризуются популяции «Белая гора» и «Беленихино».

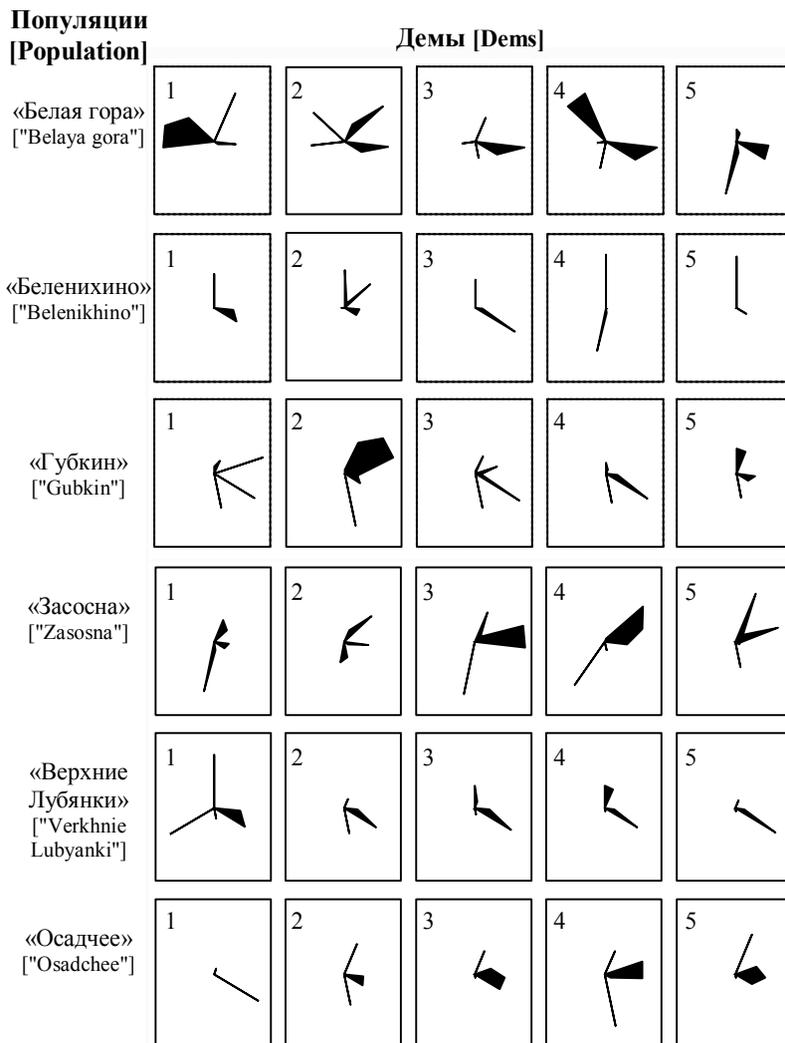


Рис. 4. Полигоны Дебеца частот фенов верхнего рисунка раковины в демах популяций *Helicopsis striata*
 [Fig. 4. Debets polygons of phenotype frequency in the upper shell pattern in *Helicopsis striata* population dems]

В этих популяциях меньшая часть фенотипов является общей для всех демов (18 и 25% соответственно). А в остальных группах большая часть фенотипов встречается во всех исследованных демах: от 50% («Верхние Лубянки» и «Засосна») до 80% («Осадчее»). Таким образом, полученные данные подтверждают результаты анализа дифференциации популяций по изменчивости демографических параметров и метрических признаков раковины. Анализ динамики отдельных фенотипов в демах популяций позволяет выявить зависимость их частот от факторов среды. Так, например, альбиносов больше в популяциях и демах, обитающих в биотопах с частыми обнажениями мела. Объясняется это действием естественного отбора, благоприятствующего выживанию бесполосых форм, поскольку они обладают большей светоотражательной способностью в условиях повышенной инсоляции мелового субстрата биотопа. А вот меланизированные формы обладают большим коэффициентом поглощения тепла.

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

Показатель фенетического разнообразия ($H \pm S_H$) и доля редких морф ($h \pm S_h$) верхнего рисунка раковины в популяциях *Helicopsis striata* по демам (m – число фенотипов)

[The index of phenetic diversity ($H \pm S_H$) and proportion of rare morphs ($h \pm S_h$) of the upper shell pattern in *Helicopsis striata* population dems (m is the number of phenotypes)]

Популяция [Population]	Дем [Dem]	m	$H \pm S_H$	$h \pm S_h$	Популяция [Population]	Дем [Dem]	m	$H \pm S_H$	$h \pm S_h$
«Белая гора» ["Belaya gora"]	1	6	5,4±0,3	0,10±0,06	«Засосна» ["Zasosna"]	1	6	5,9±0,1	0,02±0,03
	2	6	5,1±0,4	0,15±0,06		2	6	5,4±0,3	0,10±0,06
	3	5	4,5±0,3	0,10±0,05		3	6	5,4±0,4	0,10±0,06
	4	6	4,6±0,5	0,23±0,08		4	5	4,6±0,3	0,08±0,05
	5	6	5,0±0,3	0,17±0,05		5	6	5,3±0,4	0,12±0,06
«Беленихино» ["Belenikhino"]	1	3	2,8±0,1	0,07±0,04	«Верхние Лубянки» ["Verkhnie Lubyanki"]	1	5	4,0±0,4	0,20±0,08
	2	5	4,2±0,3	0,16±0,06		2	4	3,4±0,3	0,15±0,07
	3	3	2,5±0,2	0,17±0,08		3	5	3,7±0,4	0,26±0,08
	4	4	2,7±0,3	0,33±0,07		4	5	3,9±0,4	0,22±0,08
	5	2	1,9±0,1	0,05±0,04		5	4	2,9±0,3	0,28±0,08
«Губкин» ["Gubkin"]	1	5	4,2±0,2	0,16±0,05	«Осадчее» ["Osadchee"]	1	4	2,6±0,4	0,35±0,11
	2	7	6,1±0,4	0,13±0,06		2	4	3,9±0,1	0,03±0,03
	3	6	4,5±0,4	0,25±0,06		3	5	4,2±0,3	0,16±0,07
	4	5	3,9±0,3	0,22±0,05		4	5	4,6±0,3	0,08±0,05
	5	5	4,7±0,2	0,06±0,04		5	5	4,3±0,3	0,14±0,07

Увеличение доли меланизированных особей является адаптацией к обитанию в более затененных местообитаниях или с меньшим альбедо (в частности, обильно поросших растительностью и богатых ветошью). Особенно высокая доля меланистов отмечена в демах популяции «Засосна», расположенной, в отличие от других популяций, на склоне северной экспозиции и получающей меньше световой энергии.

С другой стороны, на изменчивость рисунка раковины могут влиять и генетические процессы в популяциях. Так, у многих видов моллюсков бесполосые фенотипы являются гомозиготными по отношению к полосатым формам

[23, 24]. В связи с этим увеличение доли альбиносов в популяции может быть связано со снижением генетического разнообразия в результате инбридинга и генетико-автоматических процессов. В частности, на юге Среднерусской возвышенности распространение наземных моллюсков в основном происходит вдоль речных долин [7]. Поэтому наиболее изолированные генетические системы с меньшим потоком генов и, как следствие, более низким разнообразием генотипов характерны для верховьев долин рек и балок. К числу таких популяций и относится «Беленихино» (см. рис. 1) с максимальной долей альбиносов.

Итак, на изменчивость рисунка раковины *H. striata* влияют как естественный отбор и связанные с ним параметры среды, так и случайные генетические факторы.

Заключение

Таким образом, на юге Среднерусской возвышенности популяции *H. striata* характеризуются двумя типами пространственной структуры. Высокодифференцированный тип внутривидовой структуры с ярко выраженной разнокачественностью демонов отмечен для популяций бассейна р. Северский Донец. Для популяций остальных речных бассейнов характерна слабая пространственная дифференциация изменчивости без значительного подразделения на внутривидовые группировки. При этом использование демографических и конхиологических параметров дает схожие результаты при оценке структуры популяции, что свидетельствует о достоверности полученных выводов. Показана связь внутривидовой структуры и условий среды обитания. Тем не менее такая зависимость не однозначна и, вероятно, корректируется своеобразием популяционных генотипов.

Оригинальность характера пространственной дифференциации изменчивости демографических и конхиологических параметров в популяциях *H. striata* из бассейна Северского Донца может свидетельствовать в пользу их принадлежности к другому виду. Об этом же могут свидетельствовать различные значения оптимальной плотности населения в популяциях с разными типами пространственной структуры изменчивости. Однако данный вывод требует дополнительных исследований с привлечением молекулярно-генетических маркеров.

Литература

1. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М. : Наука, 1980. 153 с.
2. Оленев Г.В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих : дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург : ИЭРиЖ УрО РАН, 2004. 225 с.
3. Гриценко В.В. Эколого-генетическая организация изменчивости популяций некоторых видов растений и насекомых : дис. ... д-ра биол. наук. Казань : Казанский государственный университет, 2008. 408 с.

4. Алтухов Ю.П. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2004. Т. 8, № 2. С. 40–59.
5. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Официальное издание / общ. научн. ред. А.В. Присный. Белгород : Белгородская областная типография, 2005. 532 с.
6. Снегин Э.А., Сычев А.А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Helicopsis striata* Müller (*Mollusca, Gastropoda: Pulmonata*) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Теоретическая и прикладная экология. 2011. № 2. С. 83–92.
7. Снегин Э.А. Пространственные и временные аспекты эколого-генетической структуры популяций беспозвоночных животных (на примере наземных моллюсков и насекомых юга Среднерусской возвышенности) : дис. ... д-ра биол. наук. Белгород : НИУ БелГУ, 2012. 473 с.
8. Снегин Э.А. Оценка состояния популяционных генофондов особо охраняемого вида *Helicopsis striata* (*Mollusca, Gastropoda, Pulmonata*) на основе ДНК-маркеров // Экологическая генетика. 2015. Т. XIII, № 3. С. 28–39.
9. Сычев А.А., Снегин Э.А. Внутрипопуляционная структура *Helicopsis striata* (*Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae*) в условиях лесостепного ландшафта юга Среднерусской возвышенности // Вестник КрасГАУ. 2013. № 9. С. 126–132.
10. Goodfriend G.A. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review // Systematic Zoology. 1986. Vol. 35. PP. 204–223.
11. Хохуткин И.М. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков. Екатеринбург : УрО РАН, 1997. 176 с.
12. Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журнал общей биологии. 1980. Т. 4, № 6. С. 828–836.
13. Livshits G.M. Ecology of the terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals // Journ. of Zool. 1983. Vol. 199. P. 433–446.
14. Крамаренко С.С. Формирование паттернов пространственно-временной изменчивости наземных моллюсков: мультимасштабный подход : дис. ... д-ра биол. наук. Киев : Институт зоологии НАНУ, 2014. 300 с.
15. Хедрик Ф. Генетика популяций / пер. с англ. А.А. Лушниковой, Н.В. Петровой. М. : Техносфера, 2003. 592 с.
16. Frankel O.H., Soule M.E. Conservation and Evolution. London ; New York : Cambridge University Press, 1981. 327 p.
17. Kramarenko S.S. Active and passive dispersal of terrestrial mollusks: a review // Ruthenica. 2014. Vol. 24(1). P. 1–14
18. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Сер.: Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6. Л. : Наука, 1978. 384 с.
19. Jess S., Marks R.J. Population density effects on growth in culture of the edible snail *Helix aspersa* var. *maxima* // Journ. of Moll. Stud. 1995. Vol. 61. P. 313–323.
20. Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. М. ; Л. : АН СССР, 1952. 512 с.
21. Крамаренко С.С., Хохуткин И.М., Гребенников М.Е. Особенности фенетической структуры наземного моллюска *Seraea vindobonensis* (*Pulmonata: Helicidae*) в урбанизированных и природных популяциях // Экология. 2007. № 1. С. 42–48.
22. Крамаренко С.С., Леонов С.В. Фенетическая структура крымских популяций наземного моллюска *Helix albescens* (*Gastropoda, Pulmonata, Helicidae*) // Экология. 2011. № 2. С. 153–160.
23. Cook L.M., King J.M.B. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum* // Genetics. 1966. Vol. 53. P. 415–425.

24. Хохуткин И.М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Генетика. 1979. Т. 15, № 5. С. 86–871.

Поступила в редакцию 26.03.2016 г.; повторно 09.09.2016 г.;
принята 19.10.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.

Авторский коллектив:

Сычев Антон Александрович – аспирант кафедры экологии, физиологии и биологической эволюции Белгородского государственного национального исследовательского университета (308015, г. Белгород, Россия, ул. Победы, д. 85).

E-mail: sychev-bel@yandex.ru

Снегин Эдуард Анатольевич – д-р биол. наук, доцент, зав. лабораторией популяционной генетики и гентоксикологии Белгородского государственного национального исследовательского университета (308015, г. Белгород, Россия, ул. Победы, д. 85).

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Sychev AA, Snegin EA. Microprotrusion variability of demographic and shell parameters in *Helicopsis striata* populations (Mollusca; Pulmonata; Hygromiidae) in the South of the Mid-Russian Upland. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):127-146. doi: 10.17223/19988591/36/8 In Russian, English summary

Anton A. Sychev, Eduard A. Snegin

Belgorod State National Research University, Belgorod, Russian Federation

**Microprotrusion variability of demographic and shell parameters
in *Helicopsis striata* populations (Mollusca; Pulmonata;
Hygromiidae) in the South of the Mid-Russian Upland**

The adaptation of species populations to heterogeneous environmental conditions is accompanied by formation of their specific spatial patterns. The aim of this work was to study microspatial structure of populations in the protected steppe snail *Helicopsis striata* (Müller 1774). For this, we analyzed the variability of shell and demographic features in six model populations of snails from heterogeneous conditions of the South of the Mid-Russian Upland (*see Tables*). In each population, the material was collected in autumn from five localities (dems) that are situated at a distance of 150-200 m from each other. We determined that on the territory of *H. striata* studies there are two types of spatial population structure. A highly-differentiated structure is characterised by frequent and significant changes of individuals' density, metric parameters and shell pattern throughout the saiga range. Such structure is established for the populations "Belaya gora" and "Belenikhino" (the Seversky Donets basin river) at the same time having the greatest variability of quantitative features of shell and its pattern. A low-differentiated structure is characterised by less significant and more gradual changes of the studied parameters. It is typical of other populations with medium or low variability of shell parameters. With that, there is temporal stability of population structure according to the variability of quantitative shell features.

On the basis of the obtained results we have established the relationship of population spatial differentiation with their living conditions. Thus, the most structured populations of *H. striata* are situated in more moist conditions of the Seversky Donets basin river. On the other hand, the nature of population structure does not have a clear connection with the degree of the biotope heterogeneity. Along with different optimum

density in populations with different types of partition, this may indicate its dependence on the state of population gene pools.

Analysis of the shell pattern phenotype in population dems allows revealing the dependence of their frequencies on the environmental factors. For example, there are more albinos in populations and dems that live in habitats with frequent outcrops of chalk. On the other hand, the increase in the proportion of albinos in the population may be associated with a reduction of genetic diversity by inbreeding and genetic-automatic processes. We noted that the originality of the spatial differentiation of demographic and conchological variability parameters in populations of *H. striata* from the Seversky Donets basin river can testify in favor of their belonging to a different taxonomic group.

The article contains 4 Figures, 6 Tables, 24 References.

Key words: *Helicopsis striata*; land snails; intrapopulation structure; Mid-Russian Upland.

References

1. Shvarts SS. *Ekologicheskie zakonomernosti evolyutsii* [Environmental laws of evolution]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 153 p. In Russian
2. Olenev GV. *Funktional'no-ontogeneticheskiy podkhod v izuchenii populyatsiy tsiklomorfnykh mlekopitayushchikh* [Functional and ontogenetic approach in studying populations of cyclomorphic mammals. DrSci. Dissertation, Ecology]. Yekaterinburg: Institute of Plant and Animal Ecology, UdO, RSA; 2004. 225 p. In Russian
3. Gritsenko VV. *Ekologo-geneticheskaya organizatsiya izmenchivosti populyatsiy nekotorykh vidov rasteniy i nasekomykh* [Ecological and genetic organization of the variability in populations of some species of plants and insects. DrSci. Dissertation, Ecology]. Kazan: Kazan State University; 2008. 403 p. In Russian
4. Altukhov YuP. *Dinamika genofondov pri antropogennykh vozdeystviyakh* [Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures]. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2004;8(2):40-59. In Russian
5. *Krasnaya kniga Belgorodskoi oblasti. Redkie i ischezayushchie rasteniya, griby, lishainiki i zhivotnye. Oftsial'noe izdanie* [The Red book of Belgorod region. Rare and endangered plants, fungi, lichens and animals]. Prisnyi AV, editor. Belgorod: Belgorodskaya oblastnaya tipografiya Publ.; 2005. 532 p. In Russian
6. Snegin EA, Sichov AA. Estimation of vitality of populations of especially protected species *Helicopsis striata* Müller (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in conditions of the south of Mid-Russian Upland. *Theoretical and Applied Ecology*. 2011;2:83-92. In Russian
7. Snegin EA. *Prostranstvennye i vremennye aspekty ekologo-geneticheskoy struktury populyatsiy bespozvonochnykh zhivotnykh (na primere nazemnykh mollyuskov i nasekomykh yuga Srednerusskoy vozvyshehnosti)* [Extensional and temporal aspects of ecological and genetic structure of invertebrate populations (the example of land snails and insects of the Southern Mid-Russian Upland). DrSci. Dissertation, Ecology]. Belgorod: Belgorod National Research University; 2012. 473 p. In Russian
8. Snegin EA. Assessment of the state population gene pool of specially protected species *Helicopsis striata* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) using DNA-markers. *Ekologicheskaya genetika – Ecological Genetics*. 2015;13(3):28-39. In Russian
9. Sichev AA, Snegin EA. Intra-population structure of *Helicopsis striata* (Gastropoda, Pulmonata, Hygromiidae) in the forest-steppe landscape conditions of the Mid-Russian Upland South. *The Bulletin of KrasGAU*. 2013;9:126-132. In Russian
10. Goodfriend GA. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology*. 1986;35(2):204-223. doi: [10.2307/2413431](https://doi.org/10.2307/2413431)

11. Khokhutkin IM. Struktura izmenchivosti vidov na primere nazemnykh mollyuskov [The structure of variation: A case Study of terrestrial mollusks]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 1997. 176 p. In Russian
12. Zhivotovskiy LA. Pokazatel' vnuripopulyatsionnogo raznoobraziya [Intrapopulation diversity index]. *Zhurnal Obshchey Biologii*. 1980;4(6):828-836. In Russian
13. Livshits GM. Ecology of the terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals. *Journal of Zoology*. 1983;199:433-446. doi: [10.1111/j.1469-7998.1983.tb05098.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb05098.x)
14. Kramarenko SS. *Formirovanie patternov prostranstvenno-vremennoy izmenchivosti nazemnykh mollyuskov: mul'timasshtabnyy podkhod* [Patterning of spatial and temporal variability of land snails: a multiscale approach. DrSci. Dissertation, Zoology]. Kiev: II Schmalhausen Institute of Zoology; 2014. 300 p.
15. Khedrik F. Genetika populyatsii [Genetics of populations]. 2nd ed. Lushnikova AA, Petrova NV, translated from English. Moscow: Tekhnosfera Publ.; 2003. 592 p. In Russian
16. Frankel OH, Soule ME. Conservation and Evolution. London: Cambridge University Press, 1981; 327 p.
17. Kramarenko SS. Active and passive dispersal of terrestrial mollusks: A review. *Ruthenica*. 2014;24(1):1-14. In Russian
18. Shileiko AA. Nazemnie molluski nadsemeistva Helicoidea [Terrestrial mollusk superfamily Helicoidea]. In: *Fauna SSSR. Molluski* [Fauna of the USSR. Molluscs]. New series. Vol. 3, Iss. 6. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 384 p. In Russian
19. Jess S, Marks RJ. Population density effects on growth in culture of the edible snail *Helix aspersa* var. *maxima*. *J. Mollus Stud.* 1995;61(3):313-323. doi: [10.1093/mollus/61.3.313](https://doi.org/10.1093/mollus/61.3.313)
20. Likharev IM, Rammel'meier ES. Nazemnye mollyuski fauny SSSR [Terrestrial mollusk fauna of the USSR]. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1952. 512 p. In Russian
21. Kramarenko SS, Khokhutkin IM, Grebennikov ME. Specific features of phenetic structure of the terrestrial snail *Cepaea vindobonensis* (Pulmonata; Helicidae) in urbanized and natural populations. *Russian Journal of Ecology*. 2007;38(1):39-45. doi: [10.1134/S1067413607010079](https://doi.org/10.1134/S1067413607010079)
22. Kramarenko SS, Leonov SV. Feneticheskaya struktura krymskikh populyatsii nazemnogo mollyuska *Helix albescens* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) [Phenetic population structure of the land snail *Helix albescens* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) in the Crimea]. *Ekologiya*. 2011;2:153-160. In Russian
23. Cook LM, King JMB. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum*. *Genetics*. 1966;53(3):415-425. PMID: [17248294](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17248294/)
24. Khokhutkin IM. O nasledovanii priznaka «opoyasannosti» v estestvennykh populyatsiyakh nazemnogo bryukhonogogo mollyuska *Bradybaena fruticum* (Müll) [Inheritance of banding in natural populations of the land snail *Bradybaena fruticum* (Müll)]. *Genetika*. 1979;15(5):868-871. In Russian

*Received 26 March 2016; Revised 9 September 2016;
Accepted 19 October 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Sychev Anton A, Postgraduate, Department of Ecology, Physiology and Evolutionary Biology, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: sychev-bel@yandex.ru

Snegin Eduard A, Dr. Sci. (Biol.), Ass. Prof., Head of the Laboratory of Population Genetics and Gene Toxicology, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 591.9(4-013)

doi: 10.17223/19988591/36/9

Ю.С. Равкин^{1,2}, И.Н. Богомолова¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Экологическая организация пространственно-типологического разнообразия орнитокомплексов Западно-Сибирской равнины

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-04-00301) и частично – в рамках Программы повышения конкурентоспособности ТГУ.

На примере Западно-Сибирской равнины проанализированы различия в оценках связи с факторами среды разнообразия населения птиц по обилию и вкладам видов в коэффициент Шеннона на основании энергетических показателей, а также разница в общих представлениях о пространственно-типологической изменчивости орнитокомплексов. Показано, что анализ пространственных изменений разнообразия населения птиц по этим показателям дает сходный результат, иллюстрируя преимущественно влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако показатели обилия при несколько более низких оценках связи четче связаны с увлажнением (заболоченностью) и трофностью биоценозов (особенно на болотах). Иерархия выявленных факторов среды по обоим показателям одинакова, хотя по классификационным и структурным режимам оценки, как и общая информативность представлений, несколько выше при упорядочении представлений по разнообразию. Скорее всего эти различия связаны с выравниваемостью значений после логарифмирования, использованного в коэффициенте Шеннона.

Ключевые слова: коэффициент Шеннона; кластерный анализ; классификация; факторы; связь; линейная качественная аппроксимация.

Введение

Анализ биоразнообразия проводят обычно по видовому богатству и выравниваемости как отдельно, так и совместно по этим показателям, объединённым в коэффициенты разнообразия. Последние так же, как отдельно взятые значения, учитывают только суммарные характеристики сообществ, без видовой специфики. То есть учитываются только число видов или сте-

пень их преобладания независимо от сходства и различий видового состава растений и/или животных. Одни и те же значения видового богатства и выравненности нередко формируются абсолютно несходными видами. Этот недостаток может быть устранен через коэффициенты сходства при использовании кластерного анализа. Такие варианты могут быть отнесены к различным группам сообществ. Однако при анализе биоразнообразия для сравнимости с используемыми коэффициентами, видимо, следует по каждому виду животных или растений проводить расчеты по их доле в коэффициенте разнообразия, например Шеннона, который используется чаще других. При этом показатели становятся относительными, т.е. приведенными к участию в составе сообщества по отношению к суммарному значению. Эта процедура равна нормированию по сумме. Кроме того, в коэффициенте Шеннона использовано логарифмирование, которое выравнивает значения показателей обилия.

С одной стороны, это хороший прием, когда нивелируются случайные отклонения или погрешности оценок, а с другой стороны, если выравниваются действительные отличия, чувствительность оценок снижается и разрешающая способность их в анализе значительно сокращается. В результате предлагаемых нами расчетов этот недостаток компенсируется за счет сохранения качественной и количественной специфики по видам. Мы не можем утверждать, что этот приём никогда и никто не предлагал ранее, но нам такие работы неизвестны. Во всяком случае в учебном пособии «Биоразнообразие и методы его оценки» [1] и в более позднем издании «География и мониторинг биоразнообразия» [2] этого приема мы не обнаружили.

Неоднородность населения позвоночных исследуют, как правило, по обилию животных, реже – по биомассе и видовому составу [3–11]. У каждого из этих подходов есть как несомненные достоинства, так и некоторые недостатки. В частности, при анализе показателей обилия несомненно завышается значимость мелких, более многочисленных видов, в то время как по биомассе бóльшая роль принадлежит более крупным и, как правило, более редким видам, достоверность оценки численности которых существенно ниже.

В первом случае недостаток данных по обилию связан с приравниванием значений мелких и крупных животных, скажем, желтоголового короляка (*Regulus regulus*) и серого журавля (*Grus grus*) (масса одной особи 6 г и 5 кг). Ценотическая значимость перечисленных в этом примере животных корректнее при оценке через количество трансформируемой ими энергии. Видовое разнообразие населения, видимо, больше зависит именно от этого показателя, так как число видов и их обилие определяют продуктивность и разнообразие сообществ в целом и в какой-то мере конкурентные отношения между видами. Поэтому возникла идея провести такую оценку разнообразия животного населения на примере земноводных, пресмыкающихся, птиц и мелких млекопитающих по их энергетике в основных ландшафтах

Западно-Сибирской равнины, а результаты сопоставить с представлениями, полученными по обилию. Последнее связано с тем, что качественные отличия по видовому составу тоже характеризуют разнообразие сообществ, хотя и в ненормированном и нелогарифмированном виде.

В предлагаемом вниманию читателей сообщении такое сравнение приведено на примере птиц. В дальнейшем предполагается повторить анализ по холоднокровным животным и мелким млекопитающим вместе, поскольку по видовому богатству каждая из этих подгрупп существенно уступает орнитокомплексам. После этого все классы указанных животных будут объединены для анализа в одну совокупность. Такой дифференцированный подход позволит оценить изменчивость в пространстве разнообразия не только отдельно каждого из упомянутых классов наземных позвоночных, но и всех их в целом, исключая крупных и средних млекопитающих, данные по обилию которых в ранге групп местообитаний для указанной территории отсутствуют.

Материалы и методики исследования

Для решения поставленной задачи использованы результаты учета животных во второй половине лета, поскольку подсчёт земноводных и млекопитающих наиболее представителен после размножения мелких млекопитающих и выхода на сушу сеголеток земноводных. По птицам чаще используют учёты в гнездовой период из-за наиболее стабильного состава размножающихся птиц. Данное сообщение преследует решение не столько орнитологических, сколько биоценотических и биомных задач, поэтому для сравнения и выбран указанный период. Для описания и анализа биоценотических связей плотность гнездования птиц в числе отгнездившихся пар – это ненадежный показатель, поскольку в указанный сезон наряду с размножающимися птицами повсеместно встречаются негнездящиеся особи – пролетные северных популяций, неполовозрелые или отгнездившиеся. Плотность населения характеризуют все реально присутствующие на исследуемой территории особи. Доля мигрантов, не участвующих в размножении, достигает 48–55% общей плотности популяций [12]. Современная методика маршрутного учёта универсальна для всех сезонов года за счёт пересчёта на площадь по гармонической средней дальности обнаружения. Предметное и математическое обоснование этого приёма приведено в публикациях D. Naupе [13], Ю.С. Равкина [14] и Н.Г. Челинцева [15].

По исходным показателям обилия сначала рассчитаны простые средние по группам выделов карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» [16, 17]; затем вычислены показатели количества трансформируемой энергии для каждого вида животных отдельно и уже по этим значениям вклад их в общий коэффициент разнообразия Шеннона. Полученные показатели дополнительно нормировали на сумму значений в каждом варианте населения и по ним рассчитали коэффициенты сходства Жаккара–Наумова для

количественных признаков. На этих матрицах проведен кластерный анализ. По результатам его выявлены основные факторы среды, коррелирующие с пространственно-типологической неоднородностью разнообразия животного населения. Все процедуры сбора данных и анализа подробно описаны ранее [18]. Видовые названия птиц даны по А.И. Иванову [19].

Повторная нормировка коэффициентов Шеннона не привела к существенным изменениям в классификации. Лишь отдельные варианты в них входили не в одни и те же группы, что было нивелировано идеализацией результатов разбиения. Отсутствие влияния дополнительной нормировки связано с использованием в формуле Шеннона нормированных и логарифмированных значений обилия, что уже в значительной степени выравнивает их.

Для проведения указанных сравнений использованы материалы по численности животных, накопленные в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. Эти сведения проанализированы по биомассе [10]. Животное население равнинной части Западной Сибири по отдельным классам наземных позвоночных описано ранее [20–24]. В указанных статьях приведены сведения о времени и объемах собранных данных, а также список всех участников работ. Следует отметить, что в перечисленных публикациях и в данной статье использованы результаты учетов во второй половине лета (16.07–31.08), проведенных в разные годы. Кроме того, в настоящем сообщении проанализированы материалы только по незастроенной суше, т.е. они не включают сведения по городам, поселкам, водоемам и водотокам. Такое ограничение выборки более однородными (естественными местообитаниями суши и сельскохозяйственными угодьями) связано с желанием снять влияние вариативности анализируемых данных, которую определяет застроенность и водность территорий, тем более, что на них лишь по птицам учёты достаточно представительны.

Результаты исследования и обсуждение

Пространственно-типологическая неоднородность разнообразия населения птиц

Типы населения:

1 – Арктический (арктические тундры, болота и тампы с проникновением в субарктические тампы; лидеры – первые пять видов по вкладу в биоразнообразие, %: турухтан *Philomachus pugnax* 11, кулик-воробей *Calidris minutus* 9, шилохвость *Anas acuta* 8, рогатый жаворонок *Eremophila alpestris* 6, чернозобик *Calidris alpina* 5; средний коэффициент разнообразия – 2,3 / видовое богатство 43 вида; преобладает, 10 и более процентов, арктический тип фауны – 84%); далее в классификациях эти показатели приведены в том же порядке без наименования.

2 – Субарктический тундрово-лесотундровый, с проникновением в северотаежные болотно-озерные комплексы, бугристые и аапа болота (белая куропатка *Lagopus lagopus* и краснозобый конёк *Anthus cervina* по 7, чечетка *Acanthis flammea*, овсянка-крошка *Emberiza pusilla* и жёлтая трясогузка *Motacilla flava* по 5; 2,7/142; арктический тип фауны 35, сибирский 32, транспалеаркты 19, европейский 10).

3 – Лесной северотаежный (леса, болота, поймы крупных рек и долины притоков, кроме болотно-озерных комплексов, бугристых и аапа болот; овсянка-крошка 8, чернозобый дрозд *Turdus atrogularis* 6, юрок *Fringilla montifringilla* и чечётка по 5, сероголовая гаичка *Parus cinctus* 4; 3,2/154; сибирский тип фауны 60, транспалеаркты 19, европейский тип 13).

4 – Лесной среднетаежно-подтаежный (леса, болота, поймы крупных рек и долины притоков от средней тайги до подтаёжных лесов с проникновением в леса, болота, кроме травяных, и долины притоков лесостепи и степной зоны; пухляк *Parus montanus* 5, лесной конёк *Anthus trivialis* 4, серая ворона *Corvus cornix*, рябчик *Tetrastes bonasia* и сорока *Pica pica* по 3; 3,2/264; европейский тип фауны 33, транспалеаркты 28, сибирский тип 27).

5 – Степной (степи, сельскохозяйственные земли, тростниковые и травяные болота с галофитными лугами в пределах лесостепи и степной зоны; грач *Corvus frugilegus* 9, лысуха *Fulica atra*, полевой жаворонок *Alauda arvensis* и серая ворона *Corvus cornix* по 5, чирок-трескунок *Anas querquedula* 4; 2,7/206; транспалеаркты 52, европейский тип фауны 30).

Дальнейшее деление оказалось неинтерпретируемым, и мы его не использовали. Итак, составленная классификация в общем совпадает с зональным делением территории, хотя степень отклонений существенна. Так, арктический тип населения проникает в субарктические тампы, а в субарктический тип входят все сообщества предтундровых (лесотундровых) редколесий, а также северотаежные болотно-озерные комплексы, бугристые и аапа болота. Все остальные северотаежные варианты населения образуют Лесной северотаежный тип. В следующий (четвертый) тип населения входят почти все варианты сообществ от средней тайги до степной зоны, кроме степей, сельскохозяйственных земель на их месте, тростниковых и травяных болот в сочетании с галофитными лугами, которые входят в пятый тип орнитокомплексов. Следует учитывать, что карта растительности, использованная нами в качестве основы для выделения групп местообитаний, выполнена по типологическому принципу, без учета территориальной смежности. Составленную классификацию орнитокомплексов тоже следует считать типологической, т.е. учитывающей в качестве самостоятельных выделов проникновения чуждые, обычно относимые к другим зонам и подзонам фитоценозы и, соответственно, варианты населения птиц (как аналоги, входящие в разные широтные полосы).

Последовательная зональная смена орнитокомплексов с указанными взаимопроникновениями в соседние зоны и подзоны четко видна на графе сходства (рис. 1).



Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения птиц Западно-Сибирской равнины (II половина лета) по разнообразию на уровне типа сообществ

[Fig. 1. Spatial-typological structure of bird communities of the West-Siberian Plain (II half of summer) according to the diversity at the level of the community type]

Условные обозначения к рис. 1–3:

Сплошной чертой показаны значимые (сверхпороговые) связи, прерывистой – максимальные (при отсутствии значимых), пунктиром – дополнительные; рядом со связями между кружками приведены межклассовые оценки сходства; цифры в кружках – номера типов и подтипов по классификациям, индексы около них – внутрigrupповое сходство; рядом с кружками – названия типов или подтипов и основных местообитаний, население которых отнесено к соответствующим таксонам, а также три вида – первые по вкладу в коэффициент Шеннона или по обилию, общее разнообразие или плотность

населения (особей/км²), общее количество встреченных видов и через косую черту – число фоновых видов, обилие которых не менее 1 особи/км².

Legend to Fig. 1-3: The solid line shows significant (suprathreshold) connections, the broken - the maximum (in the absence of significant), the dotted line - additional; next to the connections between the circles there are shown interclass similarity assessments; the numbers in the circles - numbers types and subtypes according to classifications, indexes next to them - intragroup similarity; next to the circles - the names of types or subtypes and the main habitats, the population of which is referred to the relevant taxa, as well as three types, the first in contributing to the Shannon coefficient, or according to the abundance, the overall diversity or community density (individuals / km²), the total number of species encountered and the slash shows the number of common species, the abundance of which is at least 1 individual / km².

С севера на юг (по типам населения с первого по четвертый) коэффициенты разнообразия Шеннона в среднем увеличиваются до Лесного среднетаежно-подтаежного типа с 2.3 до 3.3 и уменьшается до 2.7 в пятом, Степном, типе населения. Изменяется и видовое богатство (общее число встреченных видов) от 43 до 264, которое в Степном типе уменьшается до 206 видов. Внутригрупповое сходство колеблется беспорядочно, а межгрупповое – максимально между Субарктическим и Лесным северотаежным типами и уменьшается к северу и югу от него.

Пространственно-типологическая неоднородность населения птиц по обилию

Типы населения:

1. Арктический (арктические тундры, болота, тампы с проникновением в субарктические тампы; лидеры, %: кулик-воробей 22, чернозобик, круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus* и турухтан по 12, белохвостый песочник *Calidris temminckii* 6; плотность населения, особей/км² – 679; видовое богатство – 43 вида / число фоновых видов – 29; арктический тип фауны 93%).

2. Лесотундрово-субарктический болотно-тундровый (кроме ольховниковых тундр с проникновением в северную тайгу по бугристым и аапа болотам; краснозобый конёк 22, лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* 18, жёлтая трясогузка 8, турухтан 5, овсянка-крошка 4; 301; 128/36; арктический тип фауны 62, транспалеаркты 16, сибирский тип 13).

Подтипы населения:

2.1 – субарктический тундровый (краснозобый конёк 27, лапландский подорожник 25, турухтан 6, круглоносый плавунчик 5, жёлтая трясогузка 4; 383; 82/29; арктический тип фауны 78);

2.2 – лесотундровый (краснозобый и луговой коньки *Anthus pratensis* – 21 и 14, жёлтая трясогузка 13, овсянка-крошка и лапландский подорожник по 7; 222; 59/21; арктический тип фауны 41, транспалеаркты 21, сибирский тип 19, европейский 17);

2.3 – северотаежный (жёлтая трясогузка 19, овсянка-крошка 12, краснозобый и луговой коньки по 6, шилохвость 5; 196; 107/31; транспалеаркты 40, сибирский тип фауны 26, арктический 18, европейский 10).

3. Лесотундрово-субарктический болотно-лесной тип населения (с проникновением в ольховниковые тундры и в северную тайгу, исключая болотно-озёрные комплексы, бугристые и аапа болота; овсянка-крошка 16, чечётка 14, весничка *Phylloscopus trochilus* 8, краснозобый конёк и жёлтая трясогузка по 7; 510; 173/50; сибирского типа фауны 51, транспалеаркты 17, европейский тип 16, арктический 13).

Подтипы населения:

3.1 – субарктический (чечетка 17, краснозобый конек 16, весничка 12, желтая трясогузка 10, овсянка-крошка 8; 801; 76/34; сибирский тип фауны 30, арктический 26, европейский 22, транспалеаркты 20);

3.2 – лесотундровый (овсянка-крошка 20, чечетка 18, весничка 7, желтая трясогузка и краснозобый конек по 5; 474; 113/42; сибирский тип фауны 58, транспалеаркты 15, европейский и арктический типы по 13);

3.3 – северотаежный (овсянка-крошка 18, чечетка 8, юрок 7, весничка и сероголовая гаичка по 6; 420; 154/45; сибирский тип фауны 61, транспалеаркты 18, европейский тип 14).

Типы населения:

4 – Лесной среднетаежно-лесостепной мезо-евтрофный (с проникновением в степные сосняки; пухляк 11, большая синица *Parus major* 6, дубровник *Emberiza aureola* 5, лесной конек и теньковка *Phylloscopus collybita* по 4; 555; 260/81; европейский тип фауны 37, сибирский 26, транспалеаркты 22).

5 – Олиготрофно-болотный среднетаёжно-подтаёжный (пухляк 17, белошапочная овсянка *Emberiza leucocephalos* 13, зяблик *Fringilla coelebs* 10, лесной конёк 9, весничка 7; 271; 144/36; европейский тип фауны 41, сибирский 37, транспалеаркты 15).

6 – Степной (степи, сельскохозяйственные земли, тростниковые и травяные болота в сочетании с галофитными лугами; полевой жаворонок 15, грач 10, жёлтая трясогузка 9, скворец *Sturnus vulgaris* 5, лысуха 4; 497; 206/66; транспалеракты 58, европейский тип фауны 25).

Итак, классификация населения птиц, составленная по разнообразию, состоит из меньшего (на один) числа типов, чем рассчитанная по показателям обилия. При этом субарктический тундрово-лесотундровый тип классификации по разнообразию разделен по обилию на два типа – болотно-тундровый и лесотундровый. Лесной среднетаежно-подтаежный тип населения при классификации по обилию тоже представлен двумя типами – лесным среднетаежно-лесостепным и среднетаежно-подтаежным олиготрофно-болотным. Таким образом, по обилию влияние заболоченности и трофности болот проявляется несколько четче, чем по разнообразию. Большая часть лесостепных сообществ отнесена по обилию к последнему (шестому) типу сообществ. Он назван степным по аналогии с геоботаническими классификациями, в которых лесостепь считается подзоной степной зоны. В итоге в классификации по обилию число типов населения увеличивается всего на один тип по сравнению с упорядочением по разнообразию, так как два типа

разделяются каждый надвое, а один (Лесной северотаёжный) объединяется с предыдущим (Субарктическим тундрово-лесотундровым).

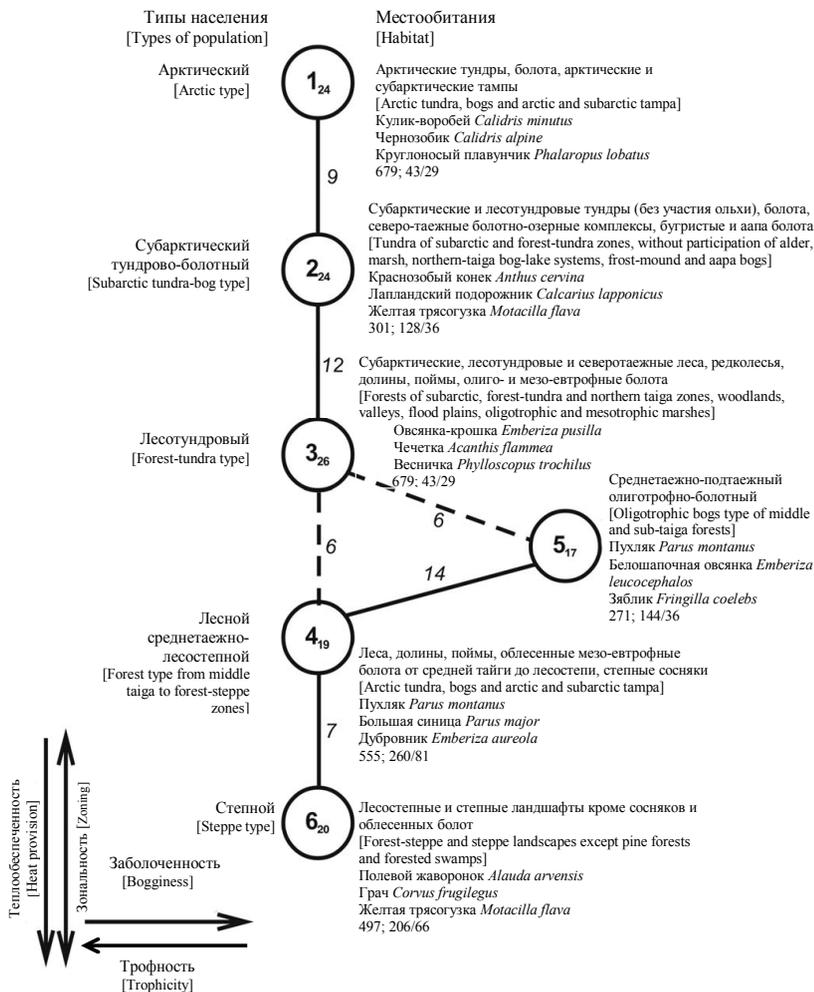


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения птиц Западно-Сибирской равнины (II половина лета по обилию на уровне типа сообществ).

Условные обозначения, как на рис. 1

[Fig. 2. Spatial-typological structure of bird communities of the West-Siberian Plain (II half of summer) according to the abundance at the level of the community type.

Symbols as in Fig. 1]

Кроме того, по обилию, в отличие по классификации по разнообразию, три типа разделены на три подтипа каждый, в отличие от таковых по разнообразию, где формализованное деление на подтипы интерпретировать не удалось.

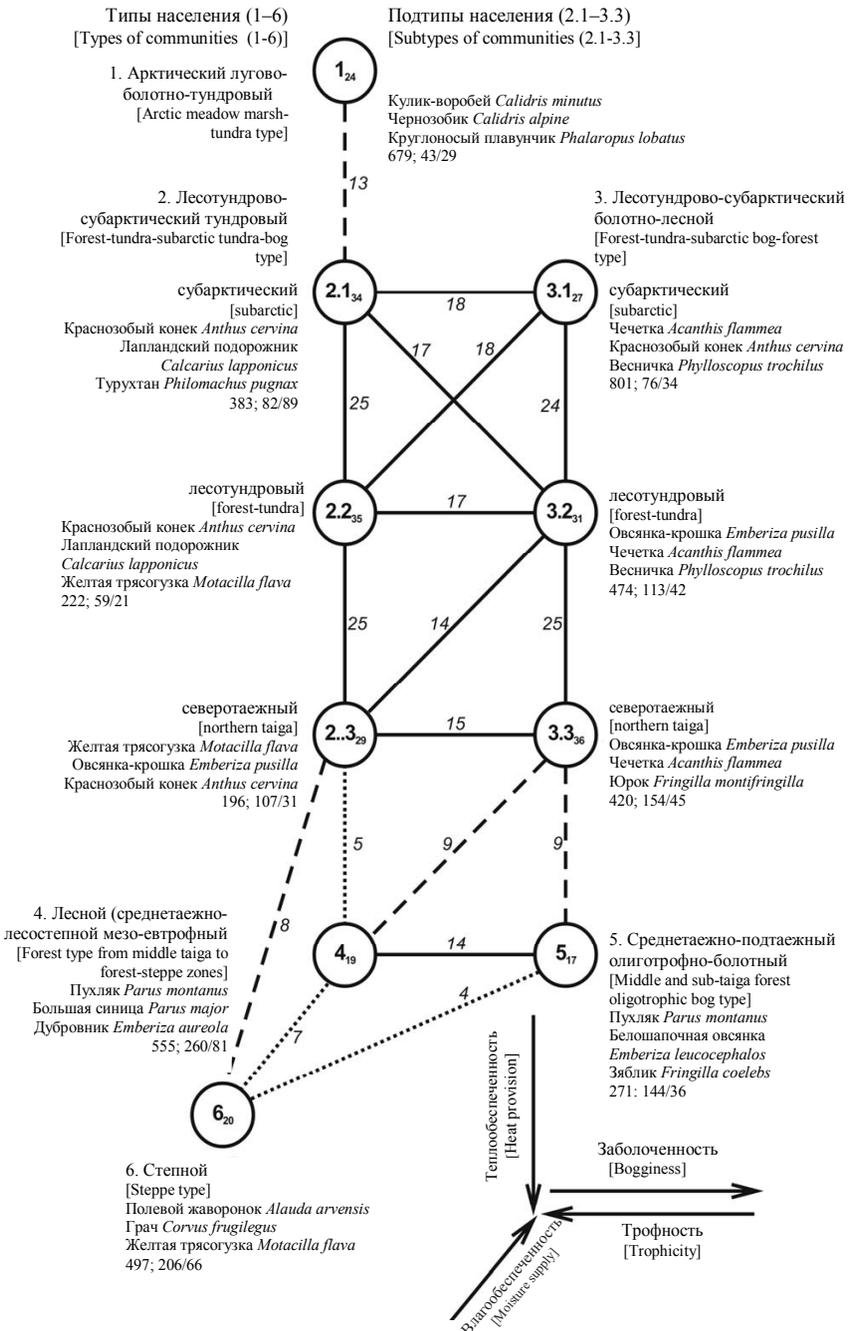


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения птиц Западно-Сибирской равнины (II половина лета) по обилию на уровне подтипа сообществ. Условные обозначения как на рис. 1

[Fig. 3. Spatial-typological structure of bird communities of the West-Siberian Plain (II half of summer) according to the abundance at the level of the community subtype. Symbols as in Fig. 1]

Такое деление по обилию во втором и третьем типах тоже может быть объяснено зонально-подзональными отличиями. Таким образом, в классификации по разнообразию влияние зональности более значимо, чем по обилию, и проявляется на уровне типа, хотя тенденция к подзональному подразделению тоже видна, но менее четко. Отличия в проявлении зональности более значимы в южных полосах – в лесостепи и степи.

Пространственно-типологические структуры, выявленные по обилию на уровне типа и подтипа, так же как по разнообразию, иллюстрируют смену в населении по мере возрастания к югу широтной теплообеспеченности. В отличие от первой классификации, по обилию четче проявляется влияние подзональных различий, а также влагообеспеченности (особенно заболоченности) и трофности, в первую очередь болот (рис. 2, 3).

Экологическая организация разнообразия орнитокомплексов

Судя по классификациям, территориальную неоднородность в разнообразии населения птиц как по вкладу в коэффициент Шеннона, так и по обилию определяет в основном зонально-подзональное изменение в теплообеспеченности. Информативность классификационных представлений составляет 41 и 48%, структурных графов – 51 и 56% и их вместе – 51 и 57% дисперсии матрицы сходства, в то время как с зонально-подзональным делением можно связать 54 и 50% (таблица). Это незначительное превышение информативности зонально-подзонального деления связано с различиями в акцентах указанных программ. Используемый алгоритм классификации максимизирует выявление постепенности изменений (трендов), в то время как линейная качественная аппроксимация, с помощью которой проведена оценка связи с факторами, положительно реагирует на увеличение среднего сходства внутри выделенных таксонов и градаций.

При индивидуальной оценке второе место приходится на влияние сезонной мерзлоты, хотя при нарастающем итоге приращения силы связи в этом случае нет из-за их взаимной корреляции. Разница в облесенности определяет приращение 6% учтенной дисперсии, а увлажнение, в основном заболоченность, еще один процент. Множественные коэффициенты корреляции составляют по всем факторам 0,78 и 0,75, а вместе с режимами – 0,81 и 0,83. Информативность классификации и графа по обилию несколько выше, чем по разнообразию, так же как объединённая оценка связи со всеми факторами и режимами. Иерархия факторов среды, выявленная по матрице сходства населения птиц по обилию, полностью совпадает с таковой по коэффициентам Шеннона, хотя все значения структурообразующих факторов по обилию несколько меньше.

Оценка связи неоднородности населения птиц незастроенной суши Западно-Сибирской равнины, % учтенной дисперсии индивидуально / нарастающим итогом

[Evaluation of the relationship of bird communities heterogeneity of undeveloped areas of the West-Siberian Plain, % of the registered variance individually / cumulatively]

Фактор, режим [Factor, Mode]	Разнообразие [Diversity]	Обилие [Abundance]
Зональность, подзональность [Zoning, Subzoning]	54/54	50/50
Мерзлота [Permafrost]	29/54	27/50
Облесённость [Area under forest]	9/60	9/56
Увлажнение [Humidification]	2/61	1/57
Заливание в половодье [Flooding in high water]	0,6/61	0,5/57
Минеральное питание болот [Mineral nutrition of bogs]	0,2/61	0,2/57
Множественный коэффициент корреляции [Multiple correlation coefficient]	0,78	0,75
Режимы классификационные [Modes of classification]	41	48
Режимы структурные [Modes of structure]	51	56
Вместе [All modes together]	51	57
Факторы и режимы [Factors and Modes]	66	69
Общий множественный коэффициент корреляции [Total multiple correlation coefficient]	0,81	0,83

Итак, анализ пространственных изменений разнообразия населения птиц по доле видов в индексе Шеннона и по обилию дает сходный результат, иллюстрируя преимущественное влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако показатели обилия при несколько более низких оценках связи четче связаны с большим числом факторов среды. Иерархия их при этом почти одинакова. Совокупность представлений о трендах, определяемых средой обитания животных, создаёт впечатление о доминировании дискретности в животном населении, в то время как различия в интенсивности влияния факторов порождают его континуальность.

Литература

1. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. М. : МГУ, 1999. 95 с.
2. География и мониторинг биоразнообразия (Раздел I, Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А.). М., 2002. С. 9–75.
3. Северцов Н.А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внутритропических частей нашего материка // Известия РГО. 1877. Т. 13, вып. 3. С. 125–155.
4. Семенов-Тянь-Шанский А. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. 16 с.
5. Кузнецов Б.А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М. : Изд-во Моск. об-ва испытателей природы, 1950. 176 с.
6. Мекаев Ю.А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л. : Наука, 1987. 121 с.
7. Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 1. С. 101–121.
8. Бобров В.В., Алещенко Г.М. Схема герпетологического районирования России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии. Пушино ; Москва, 2001. С. 31–34.

9. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск : Наука, 2005. 304 с.
10. Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Чеснокова С.В. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение IV. Наземные позвоночные // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 18, № 4. С. 475–485.
11. Holt B.G., Lessard J.-Ph., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araiño M.B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C.H., Graves G.R., Jensson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldså J., Rahbek C. An Update of Wallace's Zoogeographic Region of the World // Science, 2013. Vol. 339, № 4. PP. 74–79.
12. Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. 288 с.
13. Hayne Don W. An examination of the census method for estimating animal populations // J.Wildlife Manag. 1949. Vol. 13, № 2. PP. 145–147.
14. Равкин Ю.С. К методике учёта птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск : Наука, 1967. С. 66–75.
15. Челинцев Н.Г. Математические основы учёта животных. М. : Центрохотконтроль, 2000. 431 с.
16. Ильина И.С., Лапина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1:1 500 000. М. : ГУГК, 1976.
17. Ильина И.С., Лапина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985, 251 с.
18. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
19. Иванов А.И. Каталог птиц СССР. Л. : Наука, 1976. 276 с.
20. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Миловидов С.П., Торопов К.В., Покровская И.В., Жуков В.С., Цыбулин С.М., Адам А.М., Фомин Б.Н., Ананин А.А., Блинов В.Н., Блинова Т.К., Соловьёв С.А., Шор Е.Л., Вахрушев А.А., Ануфриев В.М., Козленко А.Б., Тертицкий Г.М., Равкин Е.С. Классификация населения птиц Западно-Сибирской равнины (вторая половина лета) // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7, № 6. С. 743–754.
21. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Покровская И.В., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Блинов В.Н., Жуков В.С., Добротворский А.К., Блинова Т.К., Стариков В.П., Ануфриев В.М., Торопов К.В., Соловьёв С.А., Тертицкий Г.М., Шор Е.Л. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 10, № 5. С. 603–610.
22. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Вартапетов Л.Г., Цыбулин С.М., Торопов К.В., Куранова В.Н., Блинов В.Н., Покровская И.В., Жуков В.С., Богомолова И.Н., Блинова Т.К., Шор Е.Л., Соловьёв С.А., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М., Бахина Е.В., Борисович О.Б. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 12, № 3. С. 427–433.
23. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Ердаков Л.Н., Вартапетов Л.Г., Богомолова И.Н., Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Цыбулин С.М., Сорокина Н.В., Соловьёв С.А., Блинов В.Н., Жуков В.С., Покровская И.Н., Блинова Т.К., Торопов К.В., Сазонова И.А., Чернышова О.Н., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М., Москвитина Н.С., Бахина Е.В. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения мелких млекопитающих (на примере Западной Сибири) // Биоразнообразии и динамика экосистем. Информационные технологии

и моделирование. Интеграционные проекты. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2006. Вып. 7. С. 258–276.

24. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Патраков С.В., Шамгунова Р.Р. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14, № 4. С. 557–565.

Поступила в редакцию 19.10.2016 г.; повторно 12.11.2016 г.; принята 18.11.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.

Авторский коллектив:

Равкин Юрий Соломонович – д-р биол. наук, зав. лабораторией зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, Россия, ул. Фрунзе, 11); профессор каф. зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: zm@eco.nsc.ru

Богомолова Ирина Николаевна – н.с. лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, Россия, ул. Фрунзе, 11).

E-mail: i3335907@mail.ru

Ravkin YuS, Bogomolova IN. Ecological organization of spatial-typological diversity of ornithocomplexes of the West-Siberian Plain. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):147-163. doi: 10.17223/19988591/36/9. In Russian, English summary

Yuri S. Ravkin^{1,2}, Irina N. Bogomolova¹

¹*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation*

²*Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

Ecological organization of spatial-typological diversity of ornithocomplexes of the West-Siberian Plain

The aim of the research was to identify the differences in assessing the relationship between environmental factors and bird community diversity of the West Siberian Plain.

To solve the problem, we used the results of animal registration in the second half of summer. Modern methods of rout count of birds are universal for all seasons of the year due to the conversion to the square by harmonic average detection range (Hayne Don W, 1948; Ravkin YuS, 1967; Chelintsev NG, 2000). Simple maps “Vegetation of the West Siberian Plain”, average for unit groups, are first calculated according to the abundance baseline (Il’ina IS et al, 1976; Il’ina IS et al, 1985). These values were used to calculate the quantity index of transformed energy for each animal species, separately and their contribution to the overall Shannon diversity index. After that, we calculated Jaccard-Naumov’s similarity coefficients for quantitative parameters according to the obtained indices. Cluster analysis was performed on these matrices. As a result, we identified the main environmental factors correlating with spatial-typological heterogeneity of animal community diversity. All procedures for data collection and analysis are detailed previously (Ravkin YuS and Livanov SG, 2008). Bird species names are given according to AI Ivanov (1976). To compare, we used materials on animal abundance accumulated in the data bank of the laboratory of Zoological Monitoring (Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk).

We showed that at different approaches the identified trends are unambiguous as well as the hierarchy of structure-forming factors and degree of their approximating the community similarity coefficient matrix. Differences are reduced to a greater generality (roughness) of ideas received in the contribution to the Shannon coefficient. A more detailed classification is possible according to abundance indices. A set of ideas about trends, defined by the habitat of animals, includes a statement of differences: zonal and subzonal (horizontal), provincial (vertical), diagonal as a result of their integration, as well as intrazonal and azonal. As a result, we witness the formation of parallel rows with zonal-subzonal differentiation, similar to that in zonal communities. The similarity of ornithocomplexes within these rows is higher than between them. All this indicates at the dominance of discreteness in it, while the differences in the intensity of factor influence and their percentage in the overall heterogeneity of communities generate their continuity.

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-04-00301) and partially implemented in the framework of the “Program improving the competitiveness of TSU”.

The article contains 3 Figures, 1 Tables, 24 References.

Key words: Shannon coefficient; cluster analysis; classification; factor; relationship with factors; quality linear approximation.

References

1. Lebedeva NV, Drozdov NN, Krivolutskiy DA. Bioraznoobrazie i metody ego otsenki [Biodiversity and methods of its estimation]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1999. 95 p. In Russian
2. Lebedeva NV, Krivolutskiy DA. Biologicheskoe raznoobrazie i metody ego otsenki [Biodiversity and methods of its estimation]. In: *Geografiya i monitoring bioraznoobraziya* [Geography and monitoring of biodiversity]. Kasimov NS, Romanova EP, Tishkov AA, editors. Moscow; 2002. pp. 9-75. In Russian
3. Severtsov NA. O zoologicheskikh (preimushchestvenno ornitologicheskikh) oblastyakh vnetropicheskikh chastey nashego materika [On zoological (mostly ornithological) areas of extratropical parts of our continent]. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva* [Proceedings of the Russian geographical society]. 1877;13(3):125-155. In Russian
4. Semenov-Tyan-Shanskiy A. Predely i zoogeograficheskie podrazdeleniya Palearkticheskoy oblasti dlya nazemnykh sekhopotnykh zhivotnykh na osnovanii geograficheskogo raspredeleniya zhestkokrylykh nasekomykh [Limits and zoogeographical subdivisions of the Palaearctic region for terricoles on the basis of geographical distribution of *Coleoptera*]. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1936. 16 p. In Russian
5. Kuznetsov BA. Ocherk zoogeograficheskogo rayonirovaniya SSSR [Zoogeographical zoning studies in the USSR]. Moscow: Izd-vo Mosk. ob-va ispytateley prirody; 1950. 176 p. In Russian
6. Mekaev YuA. Zoogeograficheskie komplekсы Evrazii [Zoogeographic Assemblages in Eurasia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. 121 p. In Russian
7. Blinova TK, Ravkin YuS. Ornithofaunistic zoning of Northern Eurasia. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 2008;15(1):101-121. In Russian
8. Bobrov VV, Aleshchenko GM. Skhema gerpetogeograficheskogo rayonirovaniya Rossii i sopredel'nykh stran [Scheme of herpetogeographical zoning of Russia and adjacent countries]. In: *Voprosy gerpetologii*. Materialy Pervogo s'ezda Gerpetologicheskogo obshchestva imeni A.M. Nikol'skogo [Issues of Herpetology. Proc. of the First Meeting of AM Nikolsky Herpetological society (Pushchino, Russia, 4-7 December, 2000)]. Pushchino; Moscow, 2001. pp. 31-34. In Russian

9. Ravkin ES, Ravkin YuS. Ptitsy ravnin Severnoi Evrazii: chislennost', raspredelenie i prostranstvennaya organizatsiya soobshchestv [Birds of North Eurasian Plains: Population size, distribution, and spatial organization of communities]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 304 p. In Russian
10. Ravkin YuS, Bogomolova IN, Chesnokova SV. Spatial-typological differentiation of ecosystems of the West-Siberian Plain. Communication IV: Terrestrial vertebrates. *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;4(4):355-365. doi: [10.1134/S1995425511040023](https://doi.org/10.1134/S1995425511040023)
11. Holt B.G, Lessard J.-Ph, Borregaard MK, Fritz SA, Araúfo MB, Dimitrov D, Fabre P-H, Graham CH, Graves GR, Jens-son KA, Nogués-Bravo D, Wang Z, Whittaker RJ, Fjeldsá J, Rahbek C. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*. 2013;339(4):74-79.
12. Ravkin YuS. Ptitsy lesnoy zony Priob'ya [Birds in the forest zone of the Ob region]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 288 p. In Russian
13. Hayne Don W. An examination of the census method for estimating animal populations. *J.Wildlife Manag.* 1949;13(2):145-147.
14. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [On methods of bird registration in forest landscapes]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae* [Nature of tick-borne encephalitis virus foci in the Altai mountains]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 66-75. In Russian
15. Chelintsev NG. Matematicheskie osnovy ucheta zivotnykh [Mathematical foundations of animal registration]. Moscow: Tsentrokhotkontrol' Publ.; 2000. 431 p. In Russian
16. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nost' Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation of the West-Siberian Plain]. Karta masshtaba 1:1500000. Moscow: GUGK Publ.; 1976. In Russian
17. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West-Siberian Plain]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 1985. 251 p. In Russian
18. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya [Factorial zoogeography]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
19. Ivanov AI. Katalog ptits SSSR [Catalogue of birds of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 276 p. In Russian
20. Ravkin YuS, Yudkin VA, Vartapetov LG, Milovidov SP, Toropov KV, Pokrovskaya IV, Zhukov VS, Tsybulin SM, Adam AM, Fomin BN, Ananin AA, Blinov VN, Blinova TK, Solov'ev SA, Shor EL, Vakhrushev AA, Anufriev VM, Kozlenko AB, Tertitskiy GM, Ravkin ES. Classification of bird community of the West-Siberian Plain (Late Summer). *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 2000;7(6):743-754.
21. Ravkin YuS, Vartapetov LG, Yudkin VA, Pokrovskaya IV, Bogomolova IN, Tsybulin SM, Blinov VN, Zhukov VS, Dobrotvorskiy AK, Blinova TK, Starikov VP, Anufriev VM, Toropov KV, Solov'ev SA, Tertitskiy GM, Shor EL. Spatial-typological structure of Amphibia community of the West-Siberian Plain. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 2003;10(5):603-610.
22. Ravkin YuS, Yudkin VA, Panov VV, Starikov VP, Vartapetov LG, Tsybulin SM, Toropov KV, Kuranova VN, Blinov VN, Pokrovskaya IV, Zhukov VS, Bogomolova IN, Blinova TK, Shor EL, Solov'ev SA, Anufriev VM, Tertitskiy GM, Bakhina EV, Borisovich OB. Mapping and identification of the spatial-typological structure of Amphibian communities (for West Siberia as an example). *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 2005;12(3):427-433.
23. Ravkin YuS, Yudkin VA, Panov VV, Starikov VP, Erdakov LN, Vartapetov LG, Bogomolova IN, Il'yashenko VB, Onishchenko SS, Tsybulin SM, Sorokina NV, Solov'ev SA, Blinov VN, Zhukov VS, Pokrovskaya IV, Blinova TK, Toropov KV, Sazonova IA, Chernyshova ON, Anufriev VM, Tertitskiy GM, Moskvitina NS, Bakhina EV.

- Osobennosti kartografirovaniya i vyyavleniya prostranstvenno-tipologicheskoy struktury naseleniya melkikh mlekopitayushchikh (na primere Zapadnoy Sibiri) [Features of mapping and identifying the spatial-typological structure of small mammal population (the example of West Siberia)]. In: *Bioraznoobrazie i dinamika ekosistem. Informatsionnye tekhnologii i modelirovanie. Integratsionnye proekty* [Biodiversity and dynamics of ecosystems. Information technologies and modeling. Integration projects]. Shumnyy VK, Shokin YuI, Kolchanov NA, Fedotov AM, editors. Novosibirsk: SB RAS Publ.; 2006. Vol. 7. pp. 258-276.
24. Ravkin YuS, Yudkin VA, Tsybulin SM, Kuranova VN, Borisovich OB, Bulakhova NA, Patrakov SV, Shamgunova RR. Spatial-typological structure and mapping of the Reptile communities of West Siberia. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2007;14(4):557-565.

*Received 19 October 2016; Revised 12 November 2016;
Accepted 18 November 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Ravkin Yuri S, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation; Professor, Department of Plant Physiology and Biotechnology and Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: zm@eco.nsc.ru

Bogomolova Irina N, Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: i3335907@mail.ru

УДК 574.42

doi: 10.17223/19988591/36/10

О.Н. Ухваткина, А.М. Омелько

*Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия
Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия*

**Особенности жизненной стратегии сосны корейской
(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в позднесукцессионном
хвойно-широколиственном лесу
на территории южного Сихотэ-Алиня**

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ
в рамках научного проекта 15-04-02185-а.

*Проведен анализ демографической и возрастной структуры ценопопуляции *Pinus koraiensis* в хвойно-широколиственном лесу на территории южного Сихотэ-Алиня. Описаны некоторые особенности жизненной стратегии вида. Полученные результаты показывают, что в исследуемом древостое вид имеет онтогенетический спектр, характерный для нормальной популяции в позднесукцессионном древостое. Развитие деревьев происходит длительное время и занимает до 600 лет, причем факторы, определяющие выживаемость деревьев, меняются на разных этапах возрастного развития. На ранних этапах онтогенеза определяющее значение имеют распространители семян, при переходе из имматурного в виргинильное состояние и далее в генеративное – условия освещенности, во взрослом состоянии – топографические, а вслед за ними жизнь дерева зависит от общей продолжительности жизни, характеристик древесины и корневой системы, особенностей строения крон. Вид, с одной стороны, имеет ярко выраженную С-стратегию, а с другой – устойчивое существование популяции обеспечивается за счет наличия разнообразных элементов экосистемы (животные и условия для их существования, другие виды для формирования разнообразного полога и т.д.).*

Ключевые слова: *коренной древостой; жизненная стратегия; кедрово-широколиственный лес; онтогенез; Дальний Восток.*

Введение

В лесных экосистемах процесс непрерывной смены элементов мозаичной структуры обеспечивается за счет прохождения этими элементами этапов индивидуального развития [1, 2]. Одним из путей к пониманию динамических процессов в лесах является изучение жизненных стратегий составляющих их видов. При таком подходе знание экологических особенностей видов, в частности их жизненной (популяционной) стратегии, играет основную роль: а) для определения режима естественных нарушений и восстановления истории древостоев (понимания того, как был сформиро-

ван тот или иной древостой или элемент его мозаики); б) прогнозирования направления сукцессионных процессов; в) решения вопросов, связанных с проблемой сохранения биоразнообразия и сосуществования видов [3, 4]. В настоящий момент при изучении видов все больше обращается внимание не на отнесение видов к той или иной жизненной стратегии, а на отдельные экологические свойства вида, связанные с формированием той или иной жизненной стратегии [5–7]. В то же время многие аспекты устойчивого существования умеренных лесов остаются малоизученными, отчасти из-за того, что не хватает знаний о биологии и экологии видов, их составляющих.

Кедрово-широколиственные леса юга российского Дальнего Востока являются одними из немногих сохранившихся малонарушенных лесных массивов и коренных древостоев в пределах умеренной широтной зоны [8]. В то же время специальных исследований по жизненным стратегиям дальневосточных древесных видов не проводилось, хотя отдельные сведения имеются в литературе. Так, наиболее полное описание особенностей древесных видов содержится в работе Н.В. Усенко [9]. Этапы возрастного развития впервые изучены Б.А. Ивашкевичем [10] и описаны Б.П. Колесниковым [11]. В работе Ишикавы и соавт. [12] описан характер возобновления преобладающих пяти видов (*P. koraiensis*, *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Betula costata* (Trautv.) Regel., *Tilia amurensis* Rupr.) на пробных площадях, расположенных в южной и средней частях Сихотэ-Алиня. Информация об особенностях семенения представлена в работе Т.П. Ореховой [13]. Некоторые сведения о начальных этапах онтогенеза, характере расселения и размножения древесных и кустарниковых видов содержатся в работе Т.А. Комаровой [14]. Однако практически полностью отсутствуют знания об особенностях прохождения растениями отдельных возрастных состояний. Пока не удастся ответить на следующие вопросы: а) как долго растения отдельных видов находятся в иматурном и виргинильном состояниях, б) каковы вариации возраста начала плодоношения, в) как долго растения древесных видов могут находиться в разных возрастных состояниях и г) как вариации возрастного развития влияют на структуру и динамику древостоя, а также многие другие вопросы.

Таким образом, изучение экологических особенностей видов, образующих древостой кедрово-широколиственных лесов, необходимо для формирования представлений о процессах, происходящих в лесных экосистемах, прогнозирования направления сукцессионных процессов, вопросов, связанных с биоразнообразием и устойчивым сосуществованием видов [4–6]. В связи с этим целью работы стало описание особенностей жизненной стратегии деревьев *P. koraiensis*, связанных с прохождением растениями возрастных состояний.

Материалы и методики исследования

Исследование проведено на западном макросклоне южной части Сихотэ-Алиня (юго-восток России) на территории Верхнеуссурийского исследо-

вательского стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН (4 400 га, 44°01'35,3" с. ш., 134°12'59,8" в. д.). Для данной территории характерен муссонный климат с относительно длинной и холодной зимой и теплым, дождливым летом. Среднегодовое количество осадков составляет 832 мм [15]. Рельеф территории представлен горными склонами со средним уклоном около 20°. Почвы в районе исследования бурые горно-лесные и горные буротаежные иллювиально-гумусовые [16]. Основной тип растительности территории исследования – смешанные леса с сосной корейской, образующие высотный пояс до 800 м над ур. м. В образовании кедрово-широколиственных лесов участвуют до 30 древесных видов.

Сбор материала проводился на двух постоянных пробных площадях (ППП) размером 1,5 га (ППП 71-2010) и 10,5 га (ППП 72-2013). Пробные площади расположены в средней части склона западной и юго-западной экспозиции с уклоном до 22° на высоте от 750 до 900 м над ур. м. в поздне-сукцессионном древостое на расстоянии 200 м друг от друга. Древостой на пробных площадях образован следующими видами: *A. nephrolepis*, *B. costata*, *P. ajanensis*, *P. koraiensis*, *T. amurensis*, *Acer mono* Maxim., *Acer tegmentosum* Maxim., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Kom, *Sorbus amurensis* Koehne, *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr. Виды кустарникового яруса: *Acer barbinerve* Maxim., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. & Maxim.) Maxim., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Ribes maximoviczianum* Kom.; лианы: *Actinidia kolomikta* Maxim. et Rupr., *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill.

Для анализа демографического состояния ценопопуляции у каждого растения *P. koraiensis* учитывалось возрастное и жизненное состояние. Определение возрастного и жизненного состояния проводилось с использованием работ, посвященных изучению онтогенеза данного вида [17, 18]. Всего учтено 2 810 растений в течение полевых сезонов 2010–2015 гг. На территории ППП 71-2010 проводился учет иматурных (первая, вторая, третья фазы), виргинильных (первая, вторая, третья фазы), молодых генеративных, средневозрастных генеративных, старовозрастных генеративных особей, на ППП 72-2013 – учет виргинильных (первая, вторая, третья фазы), молодых генеративных, средневозрастных генеративных, старовозрастных генеративных особей, иматурные растения не учитывались в связи с большими размерами пробной площади.

Для анализа радиального прироста и возраста растений с каждого живого дерева, начиная с виргинильного возрастного состояния, взяты керны, с валежа взяты спилы. Общая площадь, на которой отбирались образцы, составляет 6,5 га (1,5 га – ППП 71-2010, 5 га – ППП 72-2013). Бурение проводилось на высоте 1,3 м. Всего получено 648 образцов, 70% деревьев имели сердцевинную гниль ствола. Предварительная подготовка кернов включала сушку, обрезку и повышение контрастности. Измерение ширины годичных колец проводилось с использованием прибора Velmex® TA Measurement

System «Bloomfield» (США) с точностью до 0,01 мм. Кросс-датирование и проверка на наличие пропущенных колец выполнялись с использованием программ Cofecha [19] и TsapDos «Rinntech®» (Германия).

Для определения абсолютного возраста виргинильных и генеративных растений у основания ствола пробурены те же деревья, с которых мы брали керны на высоте 1,3 м. Если при бурении дерево оказывалось с гнилью, то для определения возраста оно не использовалось. Для определения возраста ювенильных и имматурных растений в 2013 г. в окрестностях пробных площадей выкапывали образцы растений, которые затем срезали на высоте основания. Внутри пробных площадей образцы не брали, поскольку нарушения растительности не допускаются. На срезах подсчитывалось число годовичных колец.

Для восстановления истории нарушений древостоя использован дендрологический подход «boundary line release criterion» [20, 21]. Подход основан на предположении о том, что резкое увеличение радиального прироста деревьев в древостое происходит вследствие улучшения условий, связанных с гибелью соседних деревьев [22, 23], т.е. дерево реагирует увеличением прироста на улучшение условий. Для выявления таких моментов, называемых «growth release», для хронологии, полученной с каждого керна, рассчитываются значения относительного изменения радиального прироста, выраженного в процентах (%GC), по следующей формуле [24]: $\%GC = ((M2 - M1) / M1) * 100$, где M1 – средний прирост за прошедшие 10 лет, включая текущий год (предварительный прирост), M2 – средний прирост за последующие 10 лет. Усреднение по десятилетиям сглаживает изменения прироста, обусловленные ежегодными вариациями климата [24]. Затем по данным, полученным на предыдущем этапе, строится график, где по оси абсцисс откладываются значения предварительного прироста (M1), а по оси ординат – относительное изменение прироста (%GC). Далее подбирается граничная функция (boundary line function, сокращенно BLF), описывающая изменение %GC в зависимости от M1. Важным моментом является то, что при подборе BLF используют только 10 максимальных значений %GC, найденных в каждом классе предварительного роста, разбитого на интервалы 0,5 мм. Если значение %GC превышает 20% от значения подобранной функции при данной величине предварительного прироста M1, то это свидетельствует о моменте ускорения прироста. Поскольку каждое значение %GC относится к определенному керну, полученному с маркированного дерева, то мы можем выяснить момент каждого ускорения прироста для каждого дерева [25–27].

Результаты исследования и обсуждение

Основные характеристики вида. Деревья *P. koraiensis* – это деревья первой величины, по нашим данным [25], достигающие в районе исследования 38 м в высоту и 150 см в диаметре на высоте 1,3 м. Максимальный

зафиксированный возраст 527 лет [25], плодоношение в условиях древостоя начинается с 79 лет, в то же время, по имеющимся в литературе данным, на открытых пространствах может плодоносить с 20–25 лет [9]. Периодичность максимального плодоношения составляет 4 и 10 лет [9, 13, 14, 28], семена распространяются птицами и мелкими грызунами [9, 14, 28]. При этом животные могут уносить семена на значительные расстояния (более 2 км) [28]. Масса 1 000 шт. составляет 0,5 кг и более [9, 13, 14], число шишек с одного дерева в урожайный год может достигать более 500 шт. [9]. Корневая система во взрослом состоянии сильно зависит от мощности почвы [9, 17, 18]. В условиях горных кедрово-широколиственных лесов, где мощность почвы около 20 см, имеет поверхностную корневую систему [17, 18].

Демографическая структура. Онтогенетический спектр *P. koraiensis* имеет два пика численности, приходящихся на растения в иматурном и средневозрастном генеративном возрастном состоянии (рис. 1). Анализ жизненного состояния иматурных растений показывает, что лишь 10% из них (67 шт./га) имеют нормальную жизненность, а остальные (693 шт./га) – пониженную или низкую. К концу виргинильного возрастного состояния от большого числа иматурных растений остается лишь 2%, что свидетельствует о постоянном интенсивном изреживании вплоть до перехода растений в генеративный период. Растения нормальной жизненности в первых двух фазах виргинильного состояния составляют половину от всех виргинильных особей (6–4 шт./га), в то время как к концу периода их число увеличивается (3 шт./га). Накопление генеративных растений начинается уже в начале генеративного периода (8 шт./га). Хорошо заметно, что в генеративном состоянии практически все растения имеют нормальную жизненность и лишь единичные – пониженную. Растений с низкой жизненностью в генеративном состоянии не отмечено. Среди генеративных растений преобладают средневозрастные (26 шт./га). Поскольку они не испытывают притенения со стороны соседних растений и в целом находятся в наиболее благоприятных условиях, то все они имеют нормальную жизненность. До старовозрастного генеративного состояния доживают лишь единичные растения (3 шт./га). Такие растения имеют максимальные размеры (более 1 м в диаметре и до 38 м в высоту) и максимальный возраст (до 600 лет) [25], возвышаясь над пологом древостоя.

Возрастная структура и история нарушений. На рис. 2 показана возрастная структура древостоя по данным с двух пробных площадей. Заметно, что в древостое отмечены деревья возрастом более 500 лет. Абсолютный возраст растений в каждом возрастном состоянии варьирует в широких пределах. Даже в иматурном возрастном состоянии вариации возраста достигают 100 и более лет. Однако большая часть иматурных растений имеет возраст до 40 лет. В виргинильном и генеративном возрастном состоянии вариации абсолютного возраста могут достигать 250 и более лет.

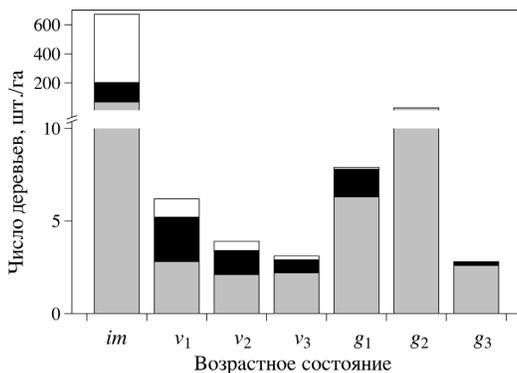


Рис. 1. Онтогенетический спектр *Pinus koraiensis* в исследуемом древостое:

im – имматурное возрастное состояние; *v*₁, *v*₂, *v*₃ – виргинильное возрастное состояния первой, второй третьей фазы соответственно; *g*₁ – молодое генеративное состояние; *g*₂ – средневозрастное генеративное состояние; *g*₃ – старовозрастное генеративное состояние; цвет внутри столбцов означает жизненное состояние: белый – низкое, черный – пониженное, серый – нормальное

[Fig. 1. Ontogenetic spectrum of *Pinus koraiensis* in the analyzed stand:

im - immature age stage, *v*₁, *v*₂, *v*₃ - virginal age stage of the beginning, middle and ending phases respectively, *g*₁ - young generative stage, *g*₂ - middle-aged generative stage, *g*₃ - old generative stage; the fill color of columns corresponds to the vital condition: white fill - low, black fill - subnormal, gray fill - normal. On the X-axis - Age stage; on the Y-axis - Number of trees, pcs/ha]

Виргинильные растения в разных фазах имеют приблизительно одинаковую вариацию по возрасту. В то же время основная часть растений в первой фазе виргинильного возрастного состояния ближе к имматурным, в то время как вторая и третья фазы виргинильного возрастного состояния фактически находятся в одинаковом диапазоне по возрасту с молодыми генеративными растениями. Распределение по возрасту числа виргинильных и генеративных растений колоколообразное, за исключением старовозрастных генеративных растений. Их разница в возрасте может достигать 400 лет. Отмечаются единичные растения в старовозрастном состоянии, имеющие возраст, сходный с возрастом виргинильных растений. Максимальный возраст деревьев сильно варьирует. По сведениям из литературы [9, 13, 14], максимальный возраст деревьев *P. koraeinsis* достигает 500 лет, в нашем исследовании отмечены два экземпляра в возрасте более 500 лет. Один из них является уже умершим деревом (вывал 1987 г.) и имеет возраст 527 лет на спиле на высоте 1,3 м. Второй экземпляр – это живое дерево в возрасте 513 лет на высоте 1,3 м, керн у основания ствола получить не удалось в связи с наличием сердцевинной гнили. Учитывая, что высоту 1,3 м достигают имматурные растения [25], можно предположить, что действительный возраст этих деревьев составляет от 560 до 600 лет.

В истории древостоя, восстановленного по кернам с деревьев *P. koraiensis*, не выявляется сильных нарушений, когда реакцию на изменение условий показывала бы большая часть деревьев.

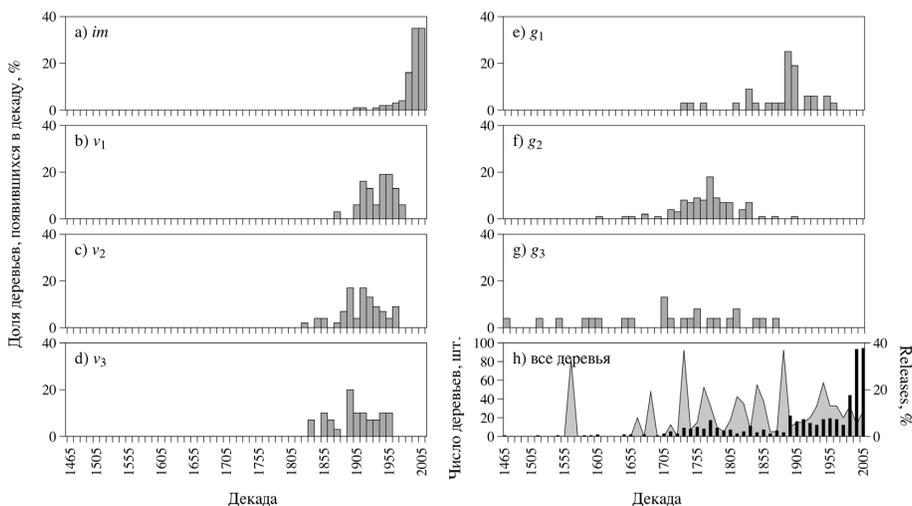


Рис. 2. Возрастная структура и распределение числа моментов резкого увеличения прироста *Pinus koraiensis*: a, b, c, d, e, f, g – возрастная структура иматурных (a), виргинильных (b, c, d), молодых (e), средневозрастных (f) и старовозрастных (g) генеративных растений; h – начало жизни всех деревьев независимо от возрастного состояния (столбцы) на фоне распределения моментов резкого увеличения прироста (Releases, %), выраженного в процентах, относительного общего числа образцов в декаду (серая заливка)

[Fig. 2. Age structure and distribution of *Pinus koraiensis* release events: a, b, c, d, e, f, g – age structure of immature (a), virginal (b, c, d), young (e), middle-aged (f) and old (g) generative trees; h – beginning of all trees' life (columns) on the background of release events distribution (Releases, %), expressed as a percentage relative to the total number of samples per decade (gray fill)]

Однако выделяется несколько пиков, когда число деревьев, показавших резкое увеличение прироста, увеличивалось (рис. 2, h), что свидетельствует о нарушениях средней интенсивности. В частности, около 40% деревьев увеличивали прирост в декады 1561–1570, 1731–1740 и 1881–1890 гг., около 15–20% деревьев увеличивали прирост в декады 1681–1690, 1761–1770, 1811–1820, 1841–1850, 1941–1950, 1981–1990 гг. Временной интервал между соседними пиками варьирует от 30 до 60 лет, поэтому сложно говорить о четкой периодизации таких событий.

Жизненная стратегия *Pinus koraiensis*. Прежде чем приступить к описанию жизненной стратегии вида, необходимо отметить, что его ценопопуляция в исследуемом сообществе находится в устойчивом состоянии [29]. Как указывалось ранее [25, 28], исследуемый древостой обладает всеми признаками позднесукцессионного (близкого к климаксовому состоянию) древостоя: имеет максимально возможное в данных условиях число сложных мозаик ключевых видов и связанных с ними подчиненных видов [2], абсолютную разновозрастность, а также следы прошлых поколений всех доминантных видов в древостое [25, 28]. Бимодальность спектра, выражающаяся в наличии двух пиков численности (иматурные и средневозраст-

ные генеративные растения), объясняется тем, что требования к условиям освещенности у растений по мере их возрастного развития изменяются, и тем, что растения разное время находятся в определенном возрастном состоянии. Иматурные растения обладают высокой теневыносливостью [9] и поэтому накапливаются под пологом древостоя. Виргинильные растения могут развиваться только непосредственно в пределах окон [25], поэтому их число значительно уменьшается, особенно к третьей фазе виргинильного состояния. В средневозрастном генеративном состоянии растения находятся длительное время и вновь накапливаются. Таким образом, несмотря на то, что число виргинильных растений в онтогенетическом спектре невелико, сам спектр соответствует нормальному состоянию [29], и популяция *Pinus koraiensis* может считаться устойчивой.

На основе полученных данных и имеющихся в литературе сведений можно охарактеризовать черты жизненной стратегии вида, проявляющиеся при возрастном развитии растений. Нерегулярность плодоношения, распространение семян животными и большой радиус расселения, большая урожайность деревьев в годы максимального плодоношения – все это приводит к тому, что для прорастания *P. koraiensis* нет необходимости в каком-либо определенном субстрате [28], животные создают запасы орешков в удобных для них местах. Доживают растения до иматурного состояния в большом количестве. При этом возраст иматурных растений может достигать 100 и более лет [25], это говорит о том, что растения могут длительно выживать в условиях угнетения (лишь 10% растений имеет нормальную жизненность). В то же время большая часть растений в этом состоянии имеет возраст 30–40 лет, это говорит о том, что они появились после образования большого числа окон в древостое. Происходящие в древостое нарушения средней интенсивности способствуют увеличению числа растений. Если рассматривать период времени с декады 1651–1660 гг., когда число образцов, включенных в анализ, составляет 10 и более шт., то можно отметить, что пики возобновления растений не всегда связаны с массовым образованием окон в древостое. Однако сравнение декад с пиками возобновления показывает, что большинство растений, находящихся в настоящее время в средневозрастном генеративном состоянии (рис. 2, *f*), появились после декады 1761–1770 гг., молодые генеративные виргинильные растения (деревья) – после декады 1881–1890 гг., иматурные – после нескольких пиковых декад – 1941–1950 и 1981–1990 гг.

Согласно опубликованным ранее данным [25–27], иматурные растения имеют групповое размещение. В связи с этим можно предположить, что образование групп иматурных растений связано с наличием благоприятных условий в виде доступного света под пологом древостоя, а их накопление ограничено по времени лишь тем, как долго растения могут выдерживать угнетение.

Для дальнейшего развития растениям нужно значительно больше света [9, 25–27], который появляется при образовании новых окон. К концу вир-

гинильного возрастного состояния от многочисленных иматурных растений остается лишь 2%, что свидетельствует об интенсивном изреживании в виргинильном периоде. Выживают только отдельные растения, а разница в их возрасте может достигать 150 лет, увеличиваясь с развитием растений. Более половины растений находятся в угнетенном состоянии, что свидетельствует о необходимости образования окон для выхода в полог. Продолжительность такого ожидания, по всей видимости, сильно зависит от того, деревья каких видов окружают виргинильные растения, в каком они находятся возрастном состоянии, насколько сильно они подвержены гниению и т.д. [25]. Как показывают исследования [12, 25–27], для обеспечения своевременного выхода деревьев в полог важно наличие деревьев различных видов для образования разнообразных по форме, размеру, времени зарастания окон в пологе древостоя.

Возраст виргинильных растений во второй и третьей фазах практически полностью совпадает с возрастом молодых генеративных растений, что свидетельствует о том, что основным фактором, ограничивающим развитие, является наличие или отсутствие окон в пологе древостоя. Хотя значительное сокращение числа деревьев к концу виргинильного периода свидетельствует об активном процессе изреживания вплоть до начала генеративного периода, уже в молодом генеративном состоянии деревья начинают накапливаться. Растений нормальной жизнестойкости в молодом генеративном состоянии большинство, и их мозаика становится еще более однородной [25].

После прохождения очень узкого для этого вида «бутылочного горлышка» виргинильного и молодого генеративного состояния растения переходят в средневозрастное генеративное состояние, в котором они находятся значительное время (300 и более лет). Начинается длительное накопление растений, поэтому расстояния между соседними деревьями и размеры пустых пространств значительно сокращаются, причем настолько, что часть деревьев может соприкасаться кронами [25–27]. Выживание и расположение деревьев, с одной стороны, зависит от истории нарушений древостоя (гар-динамика), с другой стороны, деревья накапливаются в наиболее оптимальных условиях местопроизрастания. Последнее связано с тем, что пробная площадь расположена в зоне перехода от кедрово-широколиственного к темнохвойному лесу. Поэтому здесь выражена приуроченность деревьев *P. koraiensis* к более теплым (южным и юго-западным) склонам [9, 17, 18] и нижней части пробной площади.

До старовозрастного генеративного состояния доживают лишь единичные деревья. Наличие столь небольшого числа деревьев в этом возрастном состоянии объясняется следующим. Около 70% деревьев *P. koraiensis* к средневозрастному генеративному состоянию имеют сердцевинную гниль, составляющую более половины диаметра ствола [15], поэтому при наличии сильных ветров в весенний и осенний периоды [25] часть деревьев обламывается и выпадает. При таком значительном поражении деревьев гнилью глубина залегания корневой системы, даже в условиях маломощных горных

почв, не имеет большого значения для выживания растений. Способствует этому и то, что крона деревьев *P. koraiensis* из-за крупных размеров и особенностей строения обладает высокой парусностью [17]. Поэтому большая часть растений *P. koraiensis* заканчивает жизненный цикл именно в средне-возрастном генеративном состоянии. Остаются лишь те немногие деревья, которые в меньшей степени повреждены гнилью. Такие растения имеют максимальные размеры (более 1 м в диаметре и до 38 м в высоту) и максимальный возраст (около 600 лет), возвышаясь над основным пологом.

Таким образом, можно отметить, что *P. koraiensis* имеет ярко выраженную С-стратегию, отличаясь длительным жизненным циклом и во многом формируя среду кедрово-широколиственных лесов. В то же время факторы, обуславливающие выживание растений, разнятся на каждом этапе возрастного развития. Для распространения семян – это наличие животных – распространителей семян и условий для них. Причем дальность разноса семян в малонарушенном лесу не имеет определяющего значения. Судя по всему, этот фактор оказывается важным либо для малочисленных видов, генеративные растения которых расположены далеко друг от друга, либо в условиях сильно нарушенных древостоев. В малонарушенном лесу, где мозаика деревьев доминантных видов практически однородна [25, 26], радиус разноса семян и интенсивность плодоношения материнских деревьев значительно превышают среднее расстояние между соседними деревьями, что обеспечивает большой запас семян в почве для их прорастания [14].

В виргинильном периоде (имматурное и виргинильное возрастные состояния) главным фактором становится свет. Но при этом вид не стремится быстро захватить освободившееся пространство, как это делают растения-пионеры кедрово-широколиственных лесов (*B. costata*, *T. amurensis*, *A. nephrolepis*), а способен достигать полога древостоя за несколько периодов ускорения роста в течение длительного времени [25–27]. В генеративном периоде становятся важны факторы, связанные с топографическими особенностями участка (в частности, температурный режим и режим увлажнения), а вслед за ними жизнь дерева зависит от общей продолжительности жизни, характеристик древесины и корневой системы, особенностей строения крон.

Важно отметить, что устойчивое существование ценопопуляции обеспечивается за счет множества элементов лесного сообщества (животные, распространяющие семена, достаточное число материнских деревьев, обеспечивающих запас и приток семенного материала, наличие растений других видов, образующих разнообразные окна в пологе, и т.д.). Формирование устойчивого поздне-сукцессионного сообщества происходит длительное время – не менее двух поколений наиболее долгоживущего вида [29] и, таким образом, достигает в условиях кедрово-широколиственного леса 1 000–1 200 лет [27].

Заключение

Растения *Pinus koraiensis* имеют ярко выраженную С-стратегию, отличаясь длительным жизненным циклом и во многом формируя среду кедрово-широколиственных лесов. Основные факторы, обуславливающие выживание и развитие растений, различаются на каждом этапе их возрастного развития. Для распространения семян необходимо наличие животных и условий для них; в виргинильном периоде (имматурное и виргинильное возрастные состояния) главным фактором становится свет, при этом растения способны достигать полога древостоя за несколько периодов ускорения роста и развиваться в течение длительного времени; в генеративном периоде становятся важны факторы, связанные с топографией участка (в частности, температурный режим и режим увлажнения), а вместе с ними развитие дерева зависит от общей продолжительности жизни, особенностей древесины, корневой системы, строения крон. Устойчивое существование ценопопуляции *Pinus koraiensis* обеспечивается за счет множества элементов лесного сообщества, причем время, необходимое для формирования устойчивой ценопопуляции, достигает в условиях кедрово-широколиственного леса 1 000–1 200 лет.

Литература

1. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
2. Смирнова О.В. Методические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–27.
3. Brzeziecki B., Kienast F. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model // Forest Ecology and Management. 1994. Vol. 69. PP. 167–187.
4. Смирнова О.В. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной биологии // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 1 / отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. С. 16–23.
5. McLaren K.P., Levesque M., Sharma C., Wilson B., McDonald M.A. From seedlings to trees: using ontogenetic models of growth and survivorship to assess long-term (>100 years) dynamics of a neotropical dry forest // Forest Ecology and Management. 2011. Vol. 269. PP. 919–930.
6. Silveira A.P., Martins F.R., Araujo F.S. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian caatinga // Acta Oecologica. 2012. Vol. 43. PP. 126–133.
7. Angulo O., De la Parra R.B., Lopez-Marcos J.C., Zavala M.A. Stand dynamics and tree coexistence in an analytical structured model: The role of recruitment // Journal of Theoretical Biology. 2013. Vol. 333. PP. 91–101.
8. Krestov P.V. Forest vegetation for Easternmost Russia (Russian Far East) // Kolbek J., Stutek M., Box E.E.O. Forest vegetation of Northeast Asia. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003. PP. 93–180.
9. Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск: Хабаровское книжное издательство, 1969. 416 с.

10. Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство. 1929. № 10. С. 36–44.
11. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ СО АН СССР. Серия : Ботаническая. 1956. Т. 2, вып. 4. 262 с.
12. Ishikawa Y., Krestov P.V., Namikawa K. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East // Journal of Vegetation Science. 1999. Vol. 10. PP. 439–448.
13. Орехова Т.П. Семена дальневосточных деревянистых растений. Владивосток : Дальневосточное книжное издательство, 2005. 161 с.
14. Комарова Т.А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
15. Кожевникова Н.К. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна // Сибирский экологический журнал. 2009. № 5. С. 693–703.
16. Иванов Г.И. Почвы Приморского края. Владивосток : Книжное издательство, 1964. 107 с.
17. Комарова Т.А., Трофимова А.Д. Этапы онтогенеза *Pinus koraiensis* (Pinaceae) в южном Сихотэ-Алине // Растительные ресурсы. 2010. № 4. С. 1–15.
18. Комарова Т.А., Ухваткина О.Н., Трофимова А.Д. Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2010. № 5. С. 81–92.
19. Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-Ring Bull. 1983. Vol. 43. PP. 69–78.
20. Black B.A., Abrams M.D. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria // Ecological Applications. 2003. Vol. 13. PP. 1733–1749.
21. Black B.A., Abrams M.D., Rentch J.S., Gould P.J. Properties of boundary-line release criteria in North American tree species // Annals of Forest Science. 2009. Vol. 66, № 2. PP. 205.
22. Frelich L.E., Lorimer C.G. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region // Ecological Monographs. 1991. Vol. 61. PP. 145–164.
23. Rubino D.L., McCarthy B.C. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events // Dendrochronologia. 2004. Vol. 21. PP. 97–115.
24. Nowacki G.J., Abrams M.D. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks // Ecological Monographs. 1997. Vol. 67. PP. 225–249.
25. Omelko A., Ukhvatkina O., Zmerenetsky A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth korean pine-broadleaved forest in the Sikhotealin mountain range, Southeastern Russia // Forest Ecology and management. 2016. Vol. 360. PP. 221–234.
26. Омелько М.М., Омелько А.М., Омелько М.М. Роль маньчжурской белки в возобновлении кедра корейского во вторичных лесах Приморья // Лесоведение. 2007. № 4. С. 68–72.
27. Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Крестов П.В., Жмеренецкий А.А. Влияние частичных распадов древостоев кедрово-широколиственных лесов на процесс естественного возобновления // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2011. Т. 4, № 4. С. 416–431.
28. Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Гусев В.С. Режим естественных нарушений как фактор, определяющий формирование древостоя кедрово-широколиственного леса юга российского Дальнего Востока // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2015. Т. 8, № 4. С. 441–458.
29. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 2001. Т. 106, вып. 5. С. 25–33.
30. Grime J.P. Plant strategies and vegetational processes. New York: Wiley, 1979. 222 p.

Поступила в редакцию 30.07.2016 г.; повторно 08.11.2016 г.;
принята 18.11.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.

Авторский коллектив:

Ухваткина Ольга Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории флоры Дальнего Востока Ботанический сад-институт ДВО РАН (690024, г. Владивосток, Россия, ул. Маковского, д. 142); с.н.с. сектора лесных экосистем Биолого-почвенного института ДВО РАН (690022, г. Владивосток, Россия, пр-т 100 лет Владивостоку, д. 159).

E-mail: ukhvatkina@gmail.com

Омелько Александр Михайлович – канд. биол. наук, зав. сектором лесных экосистем Биолого-почвенного института ДВО РАН (690022, г. Владивосток, Россия, пр-т 100 лет Владивостоку, д. 159); с.н.с. лаборатории экологии растительного покрова Дальнего Востока Ботанический сад-институт ДВО РАН (690024, г. Владивосток, Россия, ул. Маковского, д. 142).

E-mail: omelko@biosoil.ru

Ukhvatkina ON, Omelko AM. Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the old-growth Korean pine-broadleaved forest, Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):164-179. doi: 10.17223/19988591/36/10 In Russian, English summary

Olga N. Ukhvatkina, Alexander M. Omelko

Botanical Garden-Institute, Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

**Life strategy of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)
in the old-growth Korean pine-broadleaved forest,
Southern part of the Sikhote-Alin Mountain Range**

To study life strategies of tree species is necessary for formation of knowledge about processes occurring in forest ecosystems, prediction of succession changes, as well as for addressing issues related to biodiversity and sustainable species coexistence. In this regard, the aim of this work was to describe the features of *Pinus koraiensis* life strategy associated with the passage of trees through different age stages. The research was conducted on the territory of the Sikhote-Alin mountain range (44°01'35,3"N, 134°12'59,8"E) on two permanent sample plots (1.5 ha and 10.5 ha). We measured the diameter at breast height, tree height, age stage and vitality for each *Pinus koraiensis* tree. In total, 2810 plants were recorded during the growing seasons 2010-2015. We also took increment cores (648 samples) from most trees. Using the data, we defined the absolute age of trees and described the ontogenetic structure of population. Using the “boundary-line release criterion method”, we reconstructed the stand disturbance history beginning from 1460.

Comparing the obtained results, we found that *P. koraiensis* has a C-strategy. Trees of the species reach the height of 38 m, the diameter up to 150 cm and the absolute age up to 527 years. The periodicity of mast seed production is 4 and 10 years. Root system of trees in mountain forests is shallow. We revealed no severe stand-replacing disturbances are not revealed. Decades with a maximum number of trees showed releases: 1561-1570, 1681-1690, 1731-1740, 1761-1770, 1811-1820, 1841-1850, 1881-1890, 1941-1950, and 1981-1990. The beginning of life of most trees is associated with the decades of maximum releases. The study also found that factors affecting survival and development of plants change with passing age stages. The number and placement of immature and virginal plants is determined by lighting conditions, i.e., the presence or absence of canopy gaps. For immature plants, not so much light is required for development, so they accumulate under the stand canopy, and their number is relatively large; the maximum age reaches 110 years. We showed that for virginal plants, much

more light is needed for development, so they are considerably rare in comparison with immature plants. The maximum age of virginal plants is 260 years. In general, plants reach the stand canopy in several periods of rapid growth after release, thus only single individuals survive to the final phase of the virginal period. We established that further survival and placement of generative plants depends on the disturbance history of the stand (how gaps were located in the canopy of the stand), the presence of rot and other stem damages, and conditions which are determined by the topography (moisture and temperature regimes). Accumulation of plants occurs in the middle-aged generative period. We demonstrated that *P. koraiensis* population in the old-growth forest is stable and its existence depends on the combination of many elements of the forest community. Taking into account the duration of life of trees, formation of a stable population requires a very long time (1000-1200 years). Since plant species have a long life span and reach a considerable size, they play an important role in shaping the environment of Korean pine-broadleaved forests.

Acknowledgments: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 15-04-02185-a).

The article contains 2 Figures, 30 References.

Key words: old-growth forest; life strategy; Korean pine-broadleaved forest; ontogenesis; Russian Far East.

References

1. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsozozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika – Works BIN AN SSSR. Series III Geobotany*. 1950;6:7-204. In Russian
2. Smirnova OV. Metodological approaches and methods of assessing climax and succession state of forest ecosystems (from the example of East European forests). *Lesovedenie – Russian Journal of Forest Science*. 2004;3:15-27. In Russian
3. Brzezicki B, Kienast F. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management*. 1994;69:167-187. doi: [10.1016/0378-1127\(94\)90227-5](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90227-5)
4. Smirnova OV. Theoreticheskie predstavleniya biogeotcenologii i populacionnoy biologii [Theoretical conceptions of biogeocenology and population biology]. In: *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East-European forests: Holocene history and the current state]. Vol. 1. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp.16-23. In Russian
5. McLaren KP, Levesque M, Sharma C, Wilson B, McDonald MA. From seedlings to trees: using ontogenetic models of growth and survivorship to assess long-term (>100 years) dynamics of a neotropical dry forest. *Forest Ecology and Management*. 2011;269:919-930. doi: [10.1016/j.foreco.2011.05.022](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.022)
6. Silveira AP, Martins FR, Araujo FS Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian caatinga. *Acta Oecologica*. 2012;43:126-133. doi: [10.1016/j.actao.2012.06.005](https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.06.005)
7. Angulo O, De la Parra RB, Lopez-Marcos JC, Zavala MA. Stand dynamics and tree coexistence in an analytical structured model: The role of recruitment. *Journal of Theoretical Biology*. 2013;333:91-101. doi: [10.1016/j.jtbi.2013.05.012](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.05.012)
8. Krestov PV. Forest vegetation for Easternmost Russia (Russian Far East). In: *Forest vegetation of Northeast Asia*. Kolbek J, Stutek M, Box EEO, editors. Dordrecht: Kluwer Academic Publ.; 2003. pp. 93-180.
9. Usenko NV. Derev'ya, kustarniki i liany Dal'nego Vostoka [Trees, shrubs and lianas of the Russian Far East]. Khabarovsk: Khabarovskoe knizhnoe izdatel'stvo Publ.; 1969. 416 p. In Russian

10. Ivashkevich BA. Devstvennyy les, osobennosti ego stroeniya i razvitiya [Virgin forest, its structure and development]. *Lesnoe hozyaystvo*. 1929;10:36-44. In Russian
11. Kolesnikov BP. Kedrovye lesa Dalnego Vostoka [Korean pine forests of the Far East]. *Trudy DVF SO AN SSSR. Seriya Botanicheskaya*. 1956;2(4):262. In Russian
12. Ishikawa Y, Krestov PV, Namikawa K. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East. *Journal of Vegetation Science*. 1999;10:439-448. doi: [10.2307/3237178](https://doi.org/10.2307/3237178)
13. Orehova TP. Semena dalnevostochnykh derevyanistykh rasteniy [Seeds of tree plants in the Far East (Russia)]. Vladivostok: Dalnevostochnoe knizhnoe izdatelstvo Publ.; 2005. 161 p. In Russian
14. Komarova TA. Semennoe vozobnovlenie rasteniy na svezhih garyah (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alinya) [Seed regeneration in fresh burns (forests of the Southern Sikhote-Alin)]. Vladivostok: Dalnevostochnoe knizhnoe izdatelstvo Publ.; 1986. 224 p. In Russian
15. Kozhevnikova NK. Dynamics of weather and climatic characteristics and ecological functions of a small forest basin. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal – Siberian Ecological Journal*. 2009;16(5):693-703. In Russian
16. Ivanov GI. Pochvy Primorskogo kraya [Soils of Primorsky Krai]. Vladivostok: Dalnevostochnoe knizhnoe izdatelstvo Publ.; 1964. 107 p. In Russian
17. Komarova TA, Trofimova AD. Stages of *Pinus koraiensis* (Pinaceae) ontogenesis in Southern Sikhote-Aline mountains. *Rastitelnye resursy*. 2010;46(4):1-15. In Russian
18. Komarova TA, Ukhvatkina ON, Trofimova AD. Ontomorfogenez sosny koreyskoy (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) v usloviyah srednegornogo poyasa yuzhnogo Sikhote-Alinya [Ontogenesis of Korean Pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the middle mountains of the Southern Sikhote-Alin]. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*. 2010;5:81-92. In Russian
19. Holmes RL. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*. 1983;43:69-78.
20. Black BA, Abrams MD. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications*. 2003;13:1733-1749. doi: [10.1890/02-5122](https://doi.org/10.1890/02-5122)
21. Black BA, Abrams MD, Rentch JS, Gould PJ. Properties of boundary-line release criteria in North American tree species. *Annals of Forest Science*. 2009;66(2):205–213. doi: [10.1051/forest/2008087](https://doi.org/10.1051/forest/2008087)
22. Frelich LE, Lorimer CG. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the upper Great Lakes region. *Ecological Monographs*. 1991;61:145-164. doi: [10.2307/1943005](https://doi.org/10.2307/1943005)
23. Rubino DL, McCarthy BC. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia*. 2004;21(3):97-115. doi: [10.1078/1125.7865.00047](https://doi.org/10.1078/1125.7865.00047)
24. Nowacki GJ, Abrams MD. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs*. 1997;67:225-249. doi: [10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0225:RGACFR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0225:RGACFR]2.0.CO;2)
25. Omelko A, Ukhvatkina O, Zmerenetsky A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia. *Forest Ecology and management*. 2016;360:221-234. doi: [10.1016/j.foreco.2015.10.036](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.036)
26. Omelko MM, Omelko AM, Omelko MM. Rol' man'chzhurskoy belki v vozobnovlenii kedra koreyskogo vo vtorichnykh lesah Primor'ya [The role of manchurian squirrel in the regeneration of Korean Pine in secondary broadleaved forests of Primorye]. *Lesovedenie – Russian Journal of Forest Science*. 2007;4:68-72. In Russian
27. Ukhvatkina ON, Omelko AM, Krestov PV, Zmerenetsky AA. Impact of partial releases in mixed Korean pine-broadleaved stands on the natural regeneration processes. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya – Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2011;4(4):416-436. In Russian

28. Ukhvatkina ON, Omelko AM, Zhmerenetskiy AA, Gusev VS. Natural disturbances regime as a factor of Korean pine-broadleaved forest stand shaping in the south of the Russian Far East. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya – Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2015;8(4):441-458. In Russian. doi: [10.17516/1997-1389-2015-8-4-441-458](https://doi.org/10.17516/1997-1389-2015-8-4-441-458)
29. Smirnova OV, Bobrovskiy MV, Khanina LG. Otsenka i prognoz suksessionnykh protsessov v lesnykh tsenozakh na osnove demograficheskikh metodov [Assessment and prediction of successional processes in forest cenoses on the basis of demographic methods]. *Bylleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2001;106(5):25-33. In Russian
30. Grime JP. Plant strategies and vegetational processes. New York: John Wiley & Sons; 1979. 222 p.

*Received 30 June 2016; Revised 08 November 2016;
Accepted 18 November 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Ukhvatkina Olga N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Far Eastern Flora, Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 142 Makovskogo Str., Vladivostok 690024, Russian Federation; Senior Researcher, Laboratory of Forest Ecosystems, Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letiya Vladivostoku Pr., Vladivostok 690022, Russian Federation.

E-mail: ukhvatkina@gmail.com

Omelko Alexander M, Cand. Sci. (Biol.), Head of Laboratory of Forest Ecosystems, Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letiya Vladivostoku Pr., Vladivostok 690022, Russian Federation; Senior Researcher, Laboratory of Vegetation Cover Ecology, Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 142 Makovskogo Str., Vladivostok 690024, Russian Federation.

E-mail: omelko@biosoil.ru