

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

---

# ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

## БИОЛОГИЯ

**Tomsk State University Journal of Biology**

---

---

*Научный журнал*

---

---

2020

№ 49

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 завершенных 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.

Индексируется: SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA. Внесен в Ulrich's Periodicals Directory.

**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: [kulizhskiy@yandex.ru](mailto:kulizhskiy@yandex.ru)

**Покровский О.С.** – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)

**Баранова О.Г.** – отв. редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)

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

**Громовых Т.И.** – отв. редактор (Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова Министерства здравоохранения Российской Федерации, Москва, Россия)

**Денисов Е.В.** – отв. редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ, Томск, Россия)

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

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

**Лойко С.В.** – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)

**Тарасов В.В.** – отв. редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)

**Шефтель Б.И.** – отв. редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)

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

E-mail: [biotsu@rambler.ru](mailto:biotsu@rambler.ru), [biotsu@mail.ru](mailto: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); **Минсеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар).

**РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ**

**Александровский А.Л.** (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зинченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Крюков В.Ю.** (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия); **Кузнецов Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лупашин В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Оленников Д.Н.** (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия); **Пердиссес А.** (Национальный Музей естественных наук, Мадрид, Испания); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

**Издательство:** Издательский дом Томского государственного университета. Редактор К.Г. Шилько; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелююр; дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано в печать 20.03.2020 г. Формат 70x108<sup>1/16</sup>. Усл. печ. л. 15,1. Тираж 50 экз. Заказ № 4278. Цена свободная. Дата выхода в свет 27.03.2020 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. 8+(382-2)-52-98-49. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: [rio.tsu@mail.ru](mailto:rio.tsu@mail.ru)

© Томский государственный университет, 2020

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

**Founder – Tomsk State University**

*Tomsk State University Journal of Biology* is a quarterly international and peer-reviewed scientific journal publishing the results of the completed experimental research, reviews and novel methods of research in Agricultural & Biological Sciences on the basis of its originality, importance, scientific character, validity, precision and clarity. The Journal is intended for a broad range of scientists and experts in biology, agriculture and ecology. 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**

**Publication timeframe:** 3-6 months

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

**Abstracting and Indexing:** SCOPUS; Web of Science (Biological Abstracts, BIOSIS Previews, Emerging Sources Citation Index, Zoological Record, RSCI); Google Scholar; eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Ulrich's Periodicals Directory

**Contact the Journal**

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenin Ave., 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), [kulizhskiy@yandex.ru](mailto:kulizhskiy@yandex.ru)

**Co Editor-in-Chief - Oleg S Pokrovsky**, National Centre for Scientific Research (Toulouse, France).

**EDITORIAL COUNCIL**

**Akimova EE** - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

[biojournaltsu@gmail.com](mailto:biojournaltsu@gmail.com), [biotsu@mail.ru](mailto:biotsu@mail.ru)

**Baranova OG** - Editor, Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

**Bobrovsky MV** - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pyskhino, Russia

**Gromovykh TI** - Editor, IM Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation, Moscow, Russia

**Denisov EV** - Editor, Tomsk National Research Medical Center of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia

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

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

**Loyko SV** - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

**Tarasov VV** - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

**Sheftel BI** - Editor, AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, 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); **Mineeva NM** (Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia); **Shternshis MV** (All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia).

**EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]**

**Alexandrovskiy AL**, Institute of Geography RAS (Moscow, Russia); **Ananjeva NB**, Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI**, State Research Institute of Physiology SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Vasil'ev VP**, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS (Moscow, Russia); **Vasil'eva ED**, Zoological Museum, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Dubois A**, French National Museum of Natural History (Paris, France); **Zeller B**, French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Zinchenko TD**, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS (Togliatti, Russia); **Kingma H**, Maastricht University (Maastricht, Netherlands); **Kryukov VY**, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russia); **Kuznetsov VIV**, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS (Moscow, Russia); **Lupashin VV**, University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Maximov TC**, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone SB RAS (Yakutsk, Russia); **Nosov AM**, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Olenikov DN**, Institute of General and Experimental Biology SB RAS (Ulan-Ude, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **Smirnova OV**, Center of Ecology and Productivity of Forests RAS (Moscow, Russia); **Sokolova YY**, Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Stepanov VA**, Research Institute of Medical Genetics SB RAMS (Tomsk, Russia); **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; Translator/Editor MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 20.03.2020. Format 70x108<sup>1/16</sup>. Conventional printed sheets 15.1. Circulation is 50 copies. Orders No 4278. Open price. Date of publication 27.03.2020.

36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-52-98-49. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: [rio.tsu@mail.ru](mailto:rio.tsu@mail.ru)

## СОДЕРЖАНИЕ

### АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Kurasova A.O., Konstantinov A.O., Kulizhskiy S.P., Konstantinova E.Yu., Khoroshavin V.Yu., Loyko S.V.** Patterns of soil cover organization within the northern part of the Kondinskaya lowland (Western Siberia) ..... 6

### БОТАНИКА

- Кириллова И.А., Кириллов Д.В.** Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала ..... 25
- Королюк А.Ю., Тищенко М.П.** Флористическое разнообразие луговой и степной растительности правобережной части Верхнего Приобья ..... 50

### ЗООЛОГИЯ

- Кельбешев Б.К.** Пространственно-фенотипическая структура популяций белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris*) на Алтае-Саянском участке ареала ..... 67
- Монахов В.Г., Бондарев А.Я., Тютеньков О.Ю.** О морфологии лесной куницы (*Martes martes*) Верхнего Приобья ..... 91
- Серёдкин И.В.** Суточные перемещения бурых медведей (*Ursus arctos*) на Камчатке и Сахалине ..... 107

### ЭКОЛОГИЯ

- Кривина Е.С., Малышева А.А., Тарасова Н.Г., Третьякова Т.П., Уманская М.В.** Экологическое состояние малых водоемов различного природоохранного статуса (Самарская область) ..... 128
- Яныгина Л.В., Визер А.М.** Многолетняя динамика и современное распределение речной живородки (*Viviparus viviparus*) в Новосибирском водохранилище ..... 149

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- Пяк А.И., Пяк Е.А., Карачурина С.Е., Ревушкин А.С.** Флористические находки в охранный зоне кластера «Цугээр-Элс» заповедника «Убсунурская котловина» (Республика Тыва) ..... 166
- Щёголева Н.В., Тургинов О.Т., Жабборов А.М., Кодиров У.Х.** Эколого-географические особенности эндема западного Памиро-Алая *Ranunculus botschantzevii* Ovcz. .... 175

## TABLE OF CONTENTS

## AGROCHEMISTRY &amp; SOIL SCIENCE

<b>Kurasova AO, Konstantinov AO, Kulizhskiy SP, Konstantinova EYu, Khoroshavin VYu, Loyko SV.</b> Patterns of soil cover organization within the northern part of the Kondinskaya lowland (Western Siberia) .....	6
---	---

## BOTANY

<b>Kirillova IA, Kirillov DV.</b> Reproductive success of <i>Dactylorhiza incarnata</i> ssp. <i>cruenta</i> (Orchidaceae) on the northern border of its distribution area.....	25
<b>Korolyuk AYu, Tishchenko MP.</b> Floristic diversity of meadow and steppe vegetation to the east of the Ob River .....	50

## ZOOLOGY

<b>Kelbeshekov BK.</b> Spatial phenotypic structure of Red squirrel ( <i>Sciurus vulgaris</i> ) populations in the Altai-Sayan part of the area .....	67
<b>Monakhov VG, Bondarev AYu, Tyuten'kov OYu.</b> On the Pine marten ( <i>Martes martes</i> ) morphology in the Upper Ob River basin .....	91
<b>Seryodkin IV.</b> Daily movements of Brown bears ( <i>Ursus arctos</i> ) in Kamchatka and Sakhalin .....	107

## ECOLOGY

<b>Krivina ES, Malysheva AA, Tarasova NG, Tretyakova TP, Umanskaya MV.</b> Ecological condition of small reservoirs of different nature protection status (Samara region) .....	128
<b>Yanygina LV, Vizer AM.</b> Long-term dynamics and current distribution of the River snail ( <i>Viviparus viviparus</i> ) in the Novosibirsk reservoir .....	149

## BRIEF COMMUNICATIONS

<b>Pyak AI, Pyak EA, Karachurina SE, Revushkin AS.</b> Floristic findings from the protected area of the Tsugeer-Els cluster of the Ubsunur Basin Biosphere Reserve (Tyva Republic) .....	166
<b>Shchegoleva NV, Turginov OT, Jabborov AM, Kodirov UH.</b> Ecological and geographical features of the Western Pamir-Alai endemic <i>Ranunculus botschantzevii</i> Ovcz. ....	175

## АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

UDC 631.445.24, 631.445.152

doi: 10.17223/19988591/49/1

**Alina O. Kurasova<sup>1</sup>, Alexandr O. Konstantinov<sup>2</sup>,  
Sergey P. Kulizhskiy<sup>1</sup>, Elizaveta Yu. Konstantinova<sup>3</sup>,  
Vitaliy Yu. Khoroshavin<sup>2</sup>, Sergey V. Loyko<sup>1,4</sup>**

<sup>1</sup> Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

<sup>2</sup> University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation

<sup>3</sup> Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation

<sup>4</sup> Tomsk Oil and Gas Research and Design Institute, Tomsk, Russian Federation

### **Patterns of soil cover organization within the northern part of the Kondinskaya lowland (Western Siberia)**

*The paper presents the results of the studies devoted to the morphological features and properties of soils representing different geomorphological conditions within the elevated relief forms of the Kondinskaya lowland, with the example of the Kondinskies Lakes Natural Park area. The northern part of the Kondinskaya lowland is characterized by a contrasting and diverse relief, which is generally not typical of the middle taiga zone of Western Siberia. Soil-morphological and -geomorphological methods formed the structural framework of this research. The results showed that Folic Albic Podzols (Geoabruptic) formed on the flat tops of ridges are characterized by a moderate thickness of the E horizon, the largest number of rock fragments, as well as by bedding with loams that have signs of paleocryogenic deformations. Albic Podzols of terraced slopes have more developed E and Bs horizons with large wedge like tongues having depth of about one meter. This group of soils is distinguished by the most diverse structure of the upper part of the profile due to the variability of morphological elements related to biogenic pedoturbations. Albic Lamellic Arenosols occupying steep slopes of the ridges are less developed, and erosional processes often interrupt soil development within this geomorphic position. Albic Gleyic Podzols (Turbic) formed under the steep slopes of high ridges develop over buried Podzols, and often contain charcoal-enriched interlayers in the bottom and middle parts of the profile. Formation of a complex profile, with series of burials, is possibly associated with the activation of erosional processes related to fires and ancient human activity. Study results showed that there is a strong relationship between the lithology on the one hand, and the intensity of podzolization and variability of soil morphological elements related to biogenic pedoturbations on the other hand.*

*The paper contains 5 Figures, 1 Table and 51 References.*

**Key words:** Albic Podzols; middle taiga; Kondinskies Lakes Natural Park; Western Siberia; buried soils; morphological elements; binomial deposits.

**Funding:** This research was funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 18-34-20129 mol\_a\_ved).

**Acknowledgements:** The authors are grateful to Andrey Novoselov, Research Assistant of the Institute of Earth Sciences of the University of Tyumen, for assistance

in microscopic studies and to Georgy Istigechev, Research Assistant of the BIO-GEO-CLIM Laboratory of Tomsk State University, for laser-diffraction particle-size analysis. We also thank the administration and staff of the Kondinskies Lakes Natural Park for the organization of field studies.

*The Authors declare no conflict of interest.*

## **Introduction**

The main patterns of soil diversity, as well as evolution trends within the boreal zone of Western Siberia, are largely determined by the specific features of the relief, parent rocks, and hydrological conditions of the region. Most of the research works devoted to the soil cover of the taiga zone of Western Siberia mention a high degree of bogging, waterlogging characteristics, even for interfluves and the relative uniformity of automorphic soils, as characteristic features of this territory [1-5]. Such a situation is typical of most territories within the boreal zone of Western Siberia, and, especially, for its central parts: the Vasyugan lowland, northern part of Tomsk region, and the central part of the Ob river basin [6-8].

At the same time, conditions of soil formation in the taiga zone can differ significantly within the vast territory of Western Siberia, especially in the peripheral parts of the lowland, since they have a different history of geological and geomorphological evolution, a more dissected relief, and a greater variety of parent rocks. For example, such a situation is typical of the near Ural regions of the Khanty-Mansi Autonomous Okrug, in particular, in the north of the Kondinskaya lowland [9]. The territory under consideration is characterized by the alternation of boggy plains with ridges ("mineral islands") covered with pine forests [10]. Soil cover is much more contrasted under such conditions: automorphic and hydromorphic soils are clearly delineated without gradual transitions through series of semihydromorphic soils, and the erosional processes are more intensive. Al-Fe humus soils prevail on sandy and, to a lesser extent, on loamy sediments in well-drained positions, while vast floodplains and boggy plains are mainly occupied by organogenic peat soils. Thus, under conditions of well-drained ridges, the organization of soil cover is controlled by lithological-geomorphological rather than hydrological factors.

Another important feature of the territory under consideration is the wide distribution of binomial covering sediments that significantly complicate soil cover within the elevated landscape positions. It is obvious that sandy covering deposits are an integral component of the loamy-sandy lithological framework of soil-forming sediments within the territory of Northern Eurasia. This fact can be explained by landscape peculiarities and the geomorphological evolution of this territory in the Late Quaternary, which significantly contributed to the wide distribution of three types of glacial and periglacial deposits: moraines, loesses, and sandy deposits [11-12]. These types of covering sediments alternate with a gradual increase in the proportion of sands and moraines to the north of the region, along with a decrease in the proportion of subaerial loams [13]. Note that

soil formation on different parent rocks representing the lithological framework of covering deposits within Northern Eurasia is significantly uneven, and soils developed on sands as well as on binomial deposits; when loams underlie sands, they are the most unexplored in terms of the geographical aspect. Soils with abrupt textural contacts are most typical of Europe and Scandinavia [14-19], while for Western Siberia, they are less characteristic and can only appear in the middle and northern taiga, in accordance with the spread of moraine-like deposits and silt-dominated periglacial covers [20]. It is also important to mention that soils formed on binomial sediments are much less studied for the middle taiga zone of Western Siberia in comparison with Central and Eastern Europe and Scandinavia. At the same time, they are of significant interest for better understanding how soil formation occurs on substrates with abrupt textural contacts under continental climate conditions.

The studies devoted to the diversity of soils are especially important for the territory of middle taiga of Western Siberia, as they can be basis for the protection and monitoring of soil cover in the context of anthropogenic impact due to the exploration of oil and gas fields. Recent studies performed for the reserves within the bogged territories of the East European Plain showed that soils of elevated ridges inside the bog massifs are important for the environmental monitoring of protected sites [21].

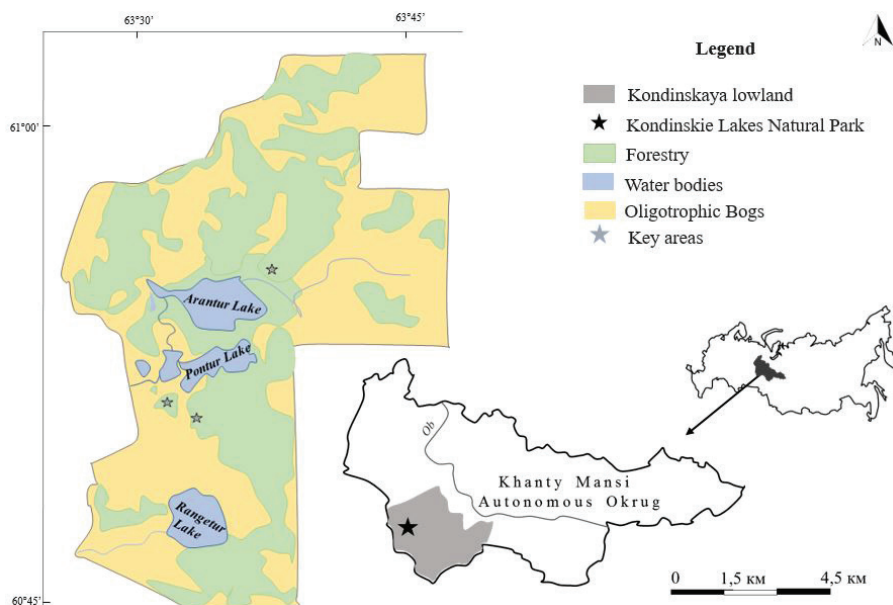
The aim of the research was to study the main patterns of soil cover organization within the northern part of the Kondinskaya lowland (Western Siberia) using the example of the territory of the Kondinskie Lakes Natural Park.

### **Materials and methods**

The study area is located in the northern part of the Kondinskaya lowland, within the territory of the Kondinskie Lakes Natural Park. The main objectives of the reserve are related to the protection of Arantur, Pontur, and Rangetur lakes, as well as the adjacent landscapes. According to the administrative structure of the Khanty-Mansi Autonomous Okrug, the study area corresponds to Sovetsky district (Fig. 1).

The geomorphological framework of the study area was formed as a result of upper quaternary glaciofluvial processes, and under the influence of the latest tectonic movements [22]. At the same time, a number of issues related to the genesis of the modern relief within the northern part of the Kondinskaya lowland (for example, the possible influence of Quaternary glaciations) continues to be debated due to the low exploration maturity of the study area with respect to quaternary geology and geomorphology. In general, the research area is a flat, boggy plain complicated by separated ridges [23]. Positive topographic forms have relative excesses of up to 8-15 m. A significant part of the natural park is occupied by the valleys of the Konda River and its tributaries. Sands, sometimes with interlayers and lenses of loams, represent the most widespread covering deposits within the study area.





**Fig. 1.** Study site location within the territory of the Kondinskies Lakes Natural Park, Khanty-Mansi Autonomous Okrug

The climate of the territory is continental with short off-season periods and frequent fluctuations of weather conditions. Average annual temperature is  $-0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ , and average annual precipitation is 533 mm. The territory of the natural park is located within Sovetsky district of pine green-moss, lichen, and spruce-cedar green-moss forests of the middle taiga subzone of the forest zone [24]. Forest, bog, and meadow types of vegetation [10] are the most common within the territory of the Kondinskies Lakes reserve. Pine lichen, moss-lichen, or moss-shrub forests predominate on sandy substrates, while mixed pine and pine-spruce forests are common on sands underlined by loams [25-26]. In accordance with soil-geographical zoning, the territory of the Kondinskies Lakes Natural Park is located in the Boreal geographical zone of the West Siberian taiga-forest soil-bioclimatic region, in the subzone of podzolic soils of the middle taiga (with intrazonal bog soils). *Albic Podzols* are the most common soils within well-drained ridge surfaces. Hydromorphic soils, including *Histosols*, *Fuvisols*, and *Gleysols*, occupy a significant area within the territory of the natural park.

Exploitation of the Talnikovoe oil field that affects the northern part of the natural park is the main source of anthropogenic impact within the study area [10]. In addition, archaeological sites dating to the Early Iron Age were discovered in the immediate vicinity of the study sites [23], which speaks well for longstanding ancient human activity within the territory of the reserve.

Soils of three large ridges (“mineral islands”) located in the central part of the natural park (Fig. 1) were selected as objects for detailed studies. Two sites

were located in the immediate vicinity of the Natural Park observation station at a distance of 700 m (60°51'26.1"N 63°30'43.8"E) and 2000 m (60°51'8.6"N 63°31'49.7"E) to the east of the Ah River. The last one was located at a distance of 4.5 km to the north of Lake Arantur (60°57'39.0"N 63°30'23.8"E). Field studies were conducted in the summer of 2018. The main objectives of the proposed research were: (1) to examine the role of lithological and geomorphological factors in the organization of soil cover; (2) to reveal the influence of these factors on the morphological and analytical properties of soils in the northern part of the Kondinskaya lowland. Therefore, catenary and soil-morphological methods of studies were chosen as the main research approaches. In total, 14 soil pits were analyzed. A field description of the soil profiles was made according to the *Guidelines for Soil Description* [27]. Soil classification was given according to the *World Reference Base for Soil Resources* [28]. The color of soil horizons was determined according to the Munsell scale, as well as by using a spectrophotometer VS450 (X-Rite, USA) to obtain the color characteristics of the studied soils in the CIE  $L^*a^*b^*$  color space. Soil samples were air dried and sieved through 1 mm sieves.

Analytical studies included measurements of pH  $H_2O$  and 1M KCl values in a solution 1:2.5 soil/liquid ratio by the potentiometric method, the content of the total organic carbon (TOC) by the bichromate oxidation method according to Ivan Tyurin [29], the content of oxalate-soluble iron ( $Fe_o$ ) according to the Tamm and dithionite extractable iron ( $Fe_d$ ) according to Mehra and Jackson methods. The concentrations in the extracts were determined spectrophotometrically using a spectrophotometer SmartSpec Plus (Bio-Rad Laboratories Inc., USA). Analysis of particle-size distribution was done with laser-diffraction particle-size analyzer LS 13 320 (Beckman Coulter, USA) after the preliminary treatment of soil samples with sodium pyrophosphate. Soil size fractions and soil texture classes were determined according to the East European texture classification system [30]. Polished thin sections were prepared from micro monoliths of selected soil samples, representing loamy material from lenses and interlayers in the bottom parts of *Folic Albic Podzols (Geoabruptic)*, collected in field. Samples were dried and saturated with resin. Micromorphological studies were carried out in polished thin sections using polarization microscope Eclipse LV 100 POL (Nikon, Japan). The description of thin sections and individual elements of the microstructure was carried out according to Gerasimova et al. [31].

Data processing and visualization of morphological and analytical properties of the studied soil profiles were performed using Microsoft Office software and Grapher 11 (Golden Software, USA).

## Results and Discussion

### *Soil morphology and classification*

Soils of “mineral islands” could be conditionally subdivided into several groups that differ in thickness of the profile, podzolization process intensity, the

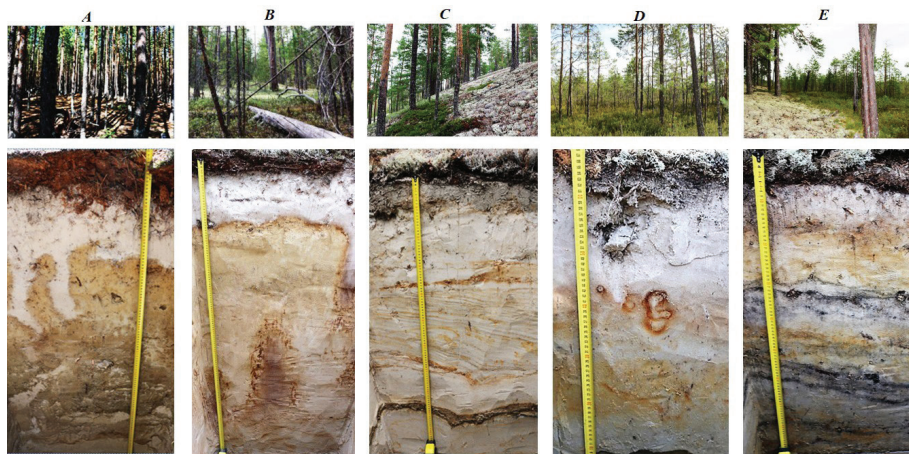
diversity of soil morphological elements, and the degree of hydromorphism, depending on the specific geomorphological conditions and the lithology of parent rocks. Figure 2 shows photographs of the most representative soil pits for each of the discussed groups.

*Folic Albic Podzols (Geoabruptic)* represent the soils of the flat tops of the ridges (pits KO-1-18, KO-4-18). In general, the soils of the tops of “mineral islands” are characterized by moderate thickness of the E horizon and a large number of rounded rock fragments varying in size, from coarse to fine pebbles, in the middle part of the profile. Small tongues are the most common morphological elements of the profile, while deep wedge like structures are absent, and the maximum depth of these morphological elements often coincides with bedding depth with loams (40-50 cm). The loamy material lies in the form of separate interlayers with a thickness of up to 50 cm, and often shows signs of cryogenic transformations manifested in the presence of pronounced traces of cryogenic turbations, as well as paleopermafrost gleying. This assumption is also supported by the fact that loamy deposits do not form a continuous cover with consistent thickness: they are often replaced by sandy material from the above and underlying horizons in the form of lenses, interlayers, or individual large structures with signs of turbations. *Albic Podzol* at the top of the largest “mineral island” (pit KO-9-18), where no bedding with loam was observed, differs from other soils of this geomorphic position. In this case, tongues have a greater depth (up to 80 cm), and thin lamellas are well expressed in the C-horizon, which indicates greater intensity of the podzolization process.

*Albic Podzols* (pits KO-3-18, KO-6-18, KO-8-18, KO-13-18, and KO-14-18) represent the soils of the terraced subhorizontal slopes of the “mineral islands”. The soils of these geomorphic positions are characterized by the presence of a powerful E horizon with separate large tongues penetrating to a depth of 1 m, and a well-defined thick Bs horizon. Rock fragments are much fewer than those in the soils of the flat tops of “mineral islands”. As a rule, large charcoals, confined to soil morphological elements that have characteristic signs of tree-fall-related pedoturbations [32], are present at a depth of 30-40 cm near the border of the E and Bs horizons. In general, this group of soils is characterized by the most diverse structure of the upper part of the profile related to the variability of biogenic structures (tongues and mounds), as well as the highest intensity of podzolization.

The soils of the steep slopes of the mineral islands have a clear horizontal stratification from a depth of about 12 cm (pit KO-11-18). In these positions, soil formation is extremely dynamic and periodically interrupted due to the activation of erosional processes, probably related to fires and the anthropogenic activity of ancient people. Lichen cover in such positions is fragmented and often absent. The soil profile consists of separate interlayers of deluvial or aeolian origin, thin interlayers of loamy material. The differentiation of the profile because of pedogenic processes is weakly expressed; the podzolization process manifests itself slightly in the form of clarification of the upper part of the C horizon. On the basis

of the profile's structural features, these soils can be classified as *Albic Lamellic Arenosols (Abruptic, Aeolic)*.



**Fig. 2.** Photos of the soil profiles representing different landscape and geomorphic positions: *A* - *Folic Albic Podzol (Geoabruptic)* at the top of the large ridge (KO-4-18); *B* - *Albic Podzol* on the terrace within the gentle slope of the “mineral island” (KO-8-18); *C* - *Albic Lamellic Arenosol (Abruptic, Aeolic)* of the steep slope of a large ridge (KO-11-18); *D* - *Albic Gleyic Podzol (Turbic)* in the lower part of the gentle slope of a large ridge (KO-7-18); *E* - *Albic Gleyic Podzol (Turbic)* developing over series of buried *Albic Podzols* under a steep slope (KO-5-18). Photos by Alexandr Konstantinov

The soils of the contact zone of the mineral islands and the boggy plain significantly differ depending on the type of the slope. *Albic Gleyic Podzols (Turbic)* occupy the lower parts of the gentle slopes of large mineral islands (pits KO-2-18, KO-9-18). These soils have a relatively short profile (groundwater appears at a depth of 1 m) and are practically completely devoid of rock fragments. The upper part of the profile often has signs of turbations, and the E horizon is represented as separate discontinuous patches, sometimes alternating with the slightly developed humus horizon. Signs of gleying appear at a depth of 15-20 cm in the Bs horizon.

Different conditions of soil formation can be observed in areas of contact between mineral islands and the swampy plain under the steep slopes. These landscape positions are characterized by the occurrence of *Albic Gleyic Podzols (Turbic)* developing over series of buried *Albic Podzols*. In addition to buried soils, the lower parts of soil profiles in this geomorphic position also include separate layers enriched with charcoals and burnt wood (pits KO-5-18, KO-12-18). For example, soil, opened in pit KO-12-18, has the following profile structure: O-E-Bs-[E]-[Bs]-Bc/[E]-C/[Bs]. Rock fragments are scarce in the buried soils, and the thickness of the E horizon varies in the range of 2-8 cm. The formation of a complex profile with a series of burials is probably associated with the intensification of erosional processes due to fires and the activity of ancient people, as indirectly evidenced by the

proximity of soils under consideration to the archaeological sites. The soils of this group were formed under conditions of constant waterlogging, and the lower part of the profile contains Fe-Mn nodules and concretions. It is interesting to note that this group of soils has a rather small and well-defined distribution area with respect to relief and vegetation changes: a contrasting transition from *Gleysol* to *Albic Gleyic Podzol*, developed over a series of buried soils, can be observed in soil pit KO-5-18.

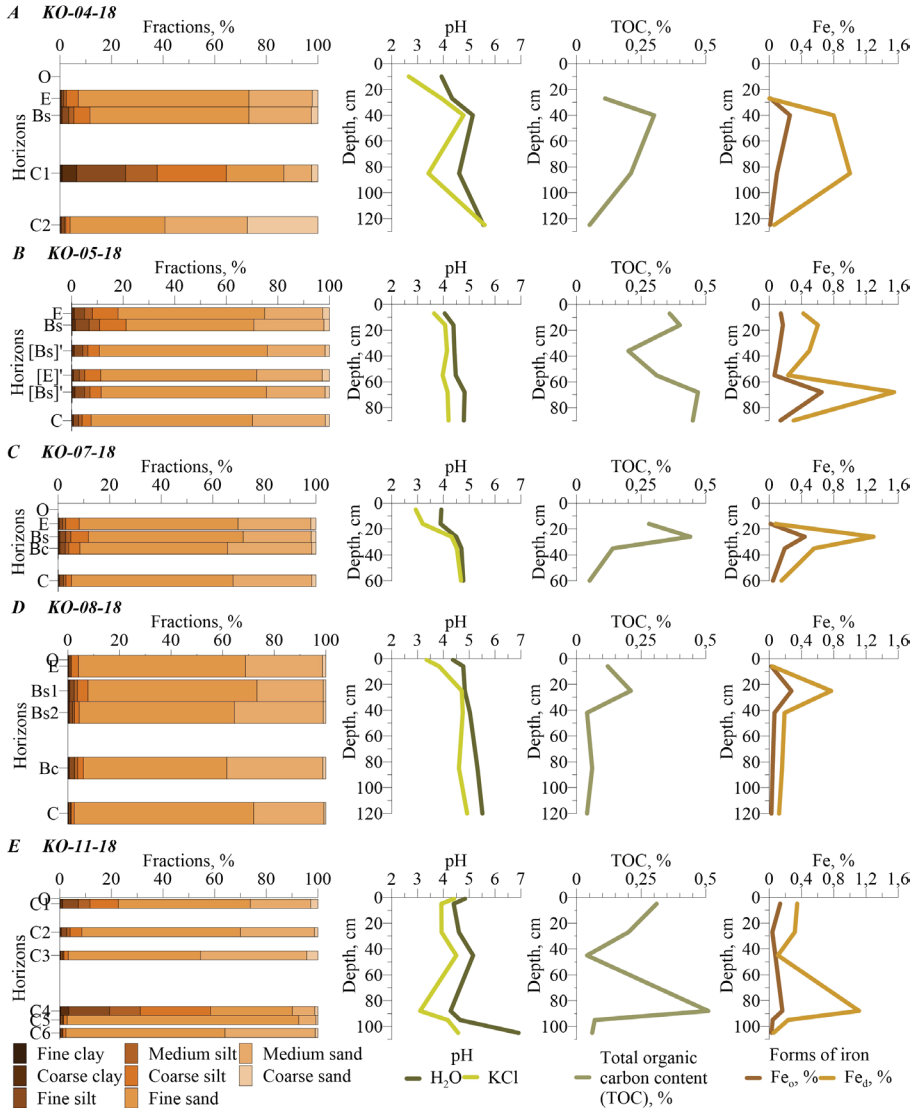
#### **Analytical properties**

Figure 3 illustrates the particle-size distribution of the most representative soil pits for each geomorphic position. All studied soils are characterized by the predominance of fine (0.05-0.25 mm) and medium sand (0.25-0.5 mm). The content of the coarse sand (0.5-1 mm), as a rule, did not exceed 5-6%, with a tendency toward a slight increase in the C horizons, with the exception of the upper part of the *Albic Podzol* studied in pit KO-1-18. In almost all horizons of the studied soil, the total content of sand fractions was up to 90-95%, which is generally characteristic of *Podzols* formed on sandy substrates in the taiga zone of Western Siberia. The content of clay fraction, as a rule, does not exceed 1%, increasing to 5-6% only in pits where bedding with loam was observed.

In soil profiles where the natural sequence of genetic horizons is not strongly disturbed by tongues and other biogenic pedoturbations, there is a tendency for Bs horizons to be enriched with a clay fraction, which is typical of *Podzols* [33-34]. In all studied soils, coarse silt (0.01-0.05 mm) predominates over fine and medium silt. The content of silt fraction for the soils of the tops and gentle slopes of large ridges without bedding with loam, as a rule, does not exceed 5-7%. Higher contents of the silt fraction are characteristic for horizons and lenses composed of loamy material (up to 70%), and for soils with series of burials formed in the foot of steep slopes (up to 20%). In general, a nearly twofold increase in the contents of silt fraction in the Bs in comparison with the overlying E and underlying C horizons is typical of soils of flat tops and the terraced slopes of ridges.

Soils under consideration are characterized by an acidic reaction: from strongly acidic in O horizons, to acidic and weakly acidic in mineral horizons (Fig. 3). Only in the C horizon of *Folic Albic Podzol (Geoabruptic)* (pit KO-11-19) the reaction of the medium was close to neutral. On average, pH H<sub>2</sub>O values varied from 3.7 in O to 5.6 in C, and pH KCl from 2.6 to 4.7, respectively. It can be noted that for all the soils studied, there is a tendency to increase pH values (both H<sub>2</sub>O and KCl) with depth. The local maximum of pH values is also characteristic for Bs horizons. In *Albic Gleyic Podzols (Turbic)* developed in the contact zones of the mineral islands and the boggy plain, both under gentle and steep slopes, pH H<sub>2</sub>O values were generally lower than those in soils of well-drained geomorphic positions; even in C horizons and did not exceed a value of 5.0. A rather uniform distribution of pH H<sub>2</sub>O values along the profile was observed in *Albic Gleyic Podzols* with burials. Moreover, in buried E horizons, and layers enriched with charcoal and burnt wood, a noticeable decrease in pH KCl values was observed. A significant decrease in pH values is also characteristic for layers and lenses of

loamy material in *Albic Podzols* (*Geoabruptic*). For example, in the pit KO-1-18, pH  $H_2O$  decreased from 5.7 in Bc, composed of sandy material, to 4.9 in the underlying loam, while pH KCl decreased from 4.6 to 3.4, respectively.



**Fig. 3.** Texture and chemical properties of soils representing different landscape and geomorphic positions: *A* - *Folic Albic Podzol* (*Geoabruptic*) of the large ridge top (KO-4-18); *B* - *Albic Podzol* on the terrace within the gentle slope of the “mineral island” (KO-8-18); *C* - *Albic Lamellic Arenosol* (*Abruptic, Aeolic*) of the steep slope of a large ridge (KO-11-18); *D* - *Albic Gleyic Podzol* (*Turbic*) of the lower part of the gentle slope (KO-7-18); *E* - *Albic Gleyic Podzol* (*Turbic*) developing over series of buried *Albic Podzols* under a steep slope (KO-5-18)

On average, pH H<sub>2</sub>O values varied from 3.7 in O to 5.6 in C, and pH KCl from 2.6 to 4.7, respectively. It can be noted that for all the soils studied, there is a tendency to increase pH values (both H<sub>2</sub>O and KCl) with depth. The local maximum of pH values is also characteristic for Bs horizons. In *Albic Gleyic Podzols (Turbic)* developed in the contact zones of the mineral islands and the boggy plain, both under gentle and steep slopes, pH H<sub>2</sub>O values were generally lower than those in soils of well-drained geomorphic positions; even in C horizons and did not exceed a value of 5.0. A rather uniform distribution of pH H<sub>2</sub>O values along the profile was observed in *Albic Gleyic Podzols* with burials. Moreover, in buried E horizons, and layers enriched with charcoal and burnt wood, a noticeable decrease in pH KCl values was observed. A significant decrease in pH values is also characteristic for layers and lenses of loamy material in *Albic Podzols (Geoabruptic)*. For example, in the pit KO-1-18, pH H<sub>2</sub>O decreased from 5.7 in Bc, composed of sandy material, to 4.9 in the underlying loam, while pH KCl decreased from 4.6 to 3.4, respectively.

The content of organic carbon in the studied soils was rather small and sharply decreased with depth (Fig. 3). The content of organic carbon close to 1% is typical only of fragmentary humus horizons, formed under conditions of waterlogging in *Albic Gleyic Podzols* (pit KO-2-18), developed under the gentle slopes of mineral islands, as well as for buried soils and layers enriched with charcoal in *Albic Gleyic Podzols* developed under steep slopes. In most soils of well-drained positions, TOC was 0.1-0.2% in E horizons, 0.3-0.4% in Bs horizons, and less than 0.1% in C horizons. A small increase in TOC up to 0.2% is typical of interlayers composed of loamy material. LOI values varied from 90% in O horizons of *Albic Gleyic Podzols* to 70% in *Albic Podzols* of well-drained landscape positions; in mineral horizons, as a rule, TOC do not exceed 1%.

Contents of Fe<sub>o</sub> and Fe<sub>d</sub> have slightly different distribution patterns (Fig. 3). In the *Albic Podzols* of flat tops and gentle terraced slopes of mineral islands, the maximum values of Fe<sub>o</sub> were observed in Bs horizons (0.3-0.4%), sharply decreasing in C, while in E horizons these values were less than 0.1%. Differences in Fe<sub>o</sub> content in E and Bs horizons of *Folic Albic Podzols (Geoabruptic)* were less pronounced in comprehension with *Albic Podzols* developed on sands without bedding with loams. In such soil profiles, the Fe<sub>o</sub> content in Bs horizons did not exceed 0.1-0.2%, but there was a slight increase in the content of oxalate-soluble iron in the underlying loamy sediments. Higher Fe<sub>o</sub> values are characteristic for C horizons in *Albic Gleyic Podzols*. A similar distribution type characterizes dithionite extractable iron: maximum Fe<sub>d</sub> values were characteristic for interlayers and lenses of loamy material in the *Folic Albic Podzols (Geoabruptic)* of flat tops, which is directly related to the texture of the bedding material. In Bs horizons of *Albic Podzols* developed on terraced slopes, these values reached 1.3%, while in E horizons, these values did not exceed 0.1%, which is probably related to the highest intensity of the podzolization process. In *Albic Gleyic Podzols* in the bottom parts of slopes, the Fe<sub>d</sub> content in Bs horizons was also rather high (up

to 1.29%), which can be explained as a result of lateral podzolization [35-36]. It is interesting to note that  $Fe_d$  values were higher in the buried Bs horizons of *Albic Gleyic Podzols* developed under the steep slopes in comparison with Bs horizons of modern soils. This fact can be an indirect sign of higher-intensity podzolization during the previous stages of soil development. It can also be noted that the  $Fe_d$  content in the studied soils, as a rule, coincides with the chromatic maximum, and strong relations of these parameters were reported for similar soils in other regions [37].

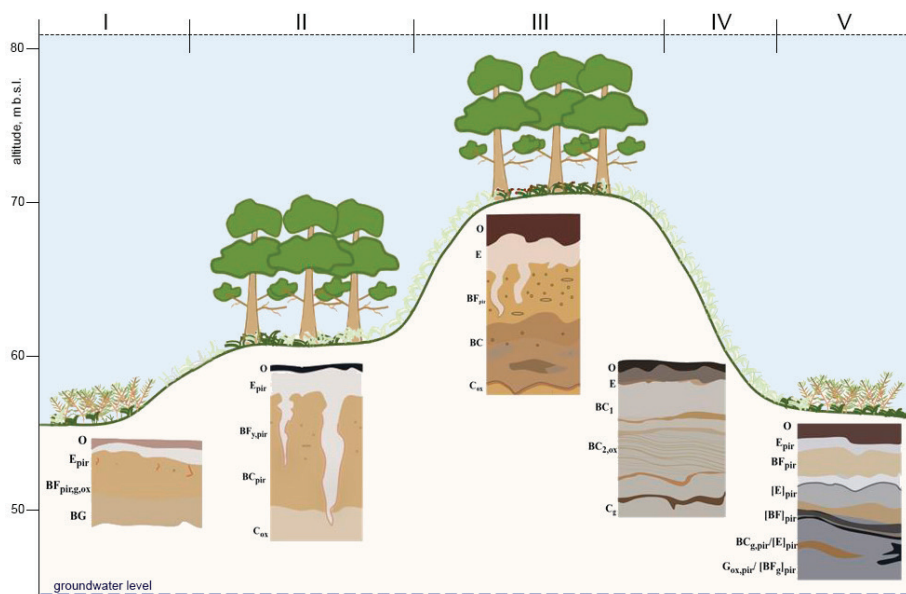
For *Albic Lamellic Arenosols (Abruptic)* of steep slopes, all studied soil properties and their variability along the profile (Fig. 3) are strongly determined by the lithological heterogeneity of slope sediments, as well as soil-forming processes that are frequently interrupted by erosional processes. Therefore, the analytical properties of these soils slightly reflect current pedogenic processes.

***Relationships between lithological and geomorphological factors, and morphological features of soils within the Kondinskies Lakes Natural Park***

The nature of the parent rocks and their position in the relief have a significant effect on the intensity of the main pedogenic processes and, first of all, podzolization. The main morphological and chemical parameters for E and Bs horizons in Podzols are presented in Table. Available analytical and morphological data showed that the highest intensity of podzolization is characteristic for *Albic Podzols* of terraced slopes.

The results of morphological and analytical studies allowed us to conclude that the nature of the parent rocks and their position in the relief determine the variability of the soils within this territory (Fig. 4). The most obvious pattern of soil cover organization is a direct relationship between the number and size of rock fragments, and the presence of bedding with loams on the one hand and the depth and variability of extrahorizontal morphons (tongues) on the other. Strong influence of the underlining lithology on the morphology and properties of soils was reported for slope sequences of Podzols in Poland [17]. The close occurrence of dense loamy sediments and numerous large rock fragments at the border between E and Bs horizons most likely limits tongue thickness, the depth of which, as a rule, does not exceed 40-50 mm in the *Folic Albic Podzols (Geoabruptic)* of flat tops of ridges. In such landscape-geomorphic positions, small tongues prevail, while deep wedge-like tongues are almost absent. In addition, it is remarkable that soils at the tops of large ridges are characterized by the most diverse mineralogical composition of rock fragments. On the contrary, in *Albic Podzols* of gentle terraced slopes, numerous large tongues penetrate to a depth of more than a meter. In such geomorphological context, the upper and the middle parts of the profiles are often complicated by spotty or streaky structures caused by treefalls, pit-and-mound complexes, and thin tongues developed over root channels with different deposits associated with the bottom boundaries of old pits [32]. Charcoals often present in the forms of interlayers displaced by treefalls are more common in soils of terraced slopes in comparison with flat tops.





**Fig. 4.** Scheme illustrating relationships between lithological and geomorphic conditions and morphological parameters of soils:

I - steep gentle slopes of large ridges with *Albic Gleyic Podzol (Turbic)*; II - terraces within the gentle slopes of ridges with *Albic Podzols*; III - flat tops of ridges with *Follic Albic Podzol (Geoabruptic)* or *Follic Albic Podzol (Lamellic)*; IV - steep slopes of ridges with *Albic Lamellic Arenosols (Abruptic, Aeolic)*; V - bottom parts of steep slopes with *Albic Gleyic Podzol (Turbic)* over series of buried *Albic Podzols*

**Main morphological parameters and properties of E and Bs horizons in soils representing various geomorphic positions and parent rocks**

Parameters	<i>Albic Podzols (Geoabruptic) (n=3)</i>		<i>Albic Podzols (n=5)</i>		<i>Albic Gleyic Podzols (n=3)</i>		<i>Albic Gleyic Podzols with burials (n=2)</i>		
	E	Bs	E	Bs	E	Bs	E	Bs	
Geomorphic position	Flat tops		Terraced slopes		Lower parts of gentle slopes		Lower parts of steep slopes		
Horizon thickness, cm	9-16	21-26	5-29	17-60	14-25	30-40	6-16	27-53	
Abundance of rock fragments, %	0-2	15-40	0-2	5-15	0-2	2-5	0-2	0-2	
Tongue depth, cm	<50		~100		5-10		5-12		
Color	L*	66.5-71.5	59.1-66.8	66.6-70.2	65.7-67.6	63.3-67.7	53.7-67.7	52.9-57.9	58.3-62.8
	a*	3.0-4.1	4.1-7.2	3.0-3.4	4.6-6.8	3.1-3.9	4.7-8.1	3.4-4.5	3.4-4.8
	b*	10.1-11.6	19.7-25.1	9.4-10.6	21.2-23.7	10.7-12.6	23.2-25.2	12.9-13.6	15.9-20.1
Clay-fraction content, %	0.4-2.4	2.4-30.3	1.2-1.7	1.2-3.7	1.6-4.1	1.6-7.4	2.6-8.1	2.4-6.3	
pH <sub>H2O</sub>	4.2-4.7	4.8-5.1	4.8-5.6	4.8-5.5	3.9-4.6	4.5-5.1	4.1-4.2	4.1-4.4	

Table (end)

Parameters	<i>Albic Podzols (Geoabruptic) (n=3)</i>		<i>Albic Podzols (n=5)</i>		<i>Albic Gleyic Podzols (n=3)</i>		<i>Albic Gleyic Podzols with burials (n=2)</i>	
	E	Bs	E	Bs	E	Bs	E	Bs
pH <sub>KCl</sub>	3.4-3.9	4.4-4.8	3.8-4.4	4.7-5.2	3.2-4.0	4.3-4.6	3.3-4.1	4.3-4.1
Total organic carbon content, %	0.1-0.3	0.1-0.3	0.1-0.12	0.08-0.14	0.1-0.3	0.1-0.4	0.1-0.3	0.1-0.4
Fe <sub>ox</sub> %	0.01-0.02	0.10-0.41	0.01-0.03	0.04-0.28	0.01-0.03	0.16-0.44	0.04-0.14	0.08-0.17
Fe <sub>d</sub> %	0.01-0.30	0.2-1.0	0.03-0.04	0.09-0.77	0.05-0.10	0.33-1.29	0.06-0.42	0.23-0.60

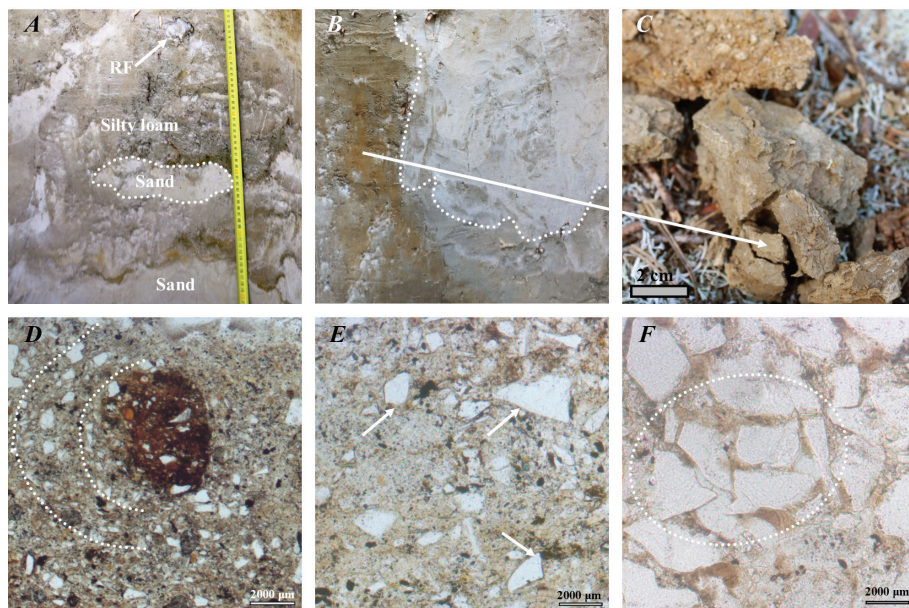
The obtained results support the predominant role of the biogenic factor in the formation of tongues and other morphological elements of the upper part of soil profiles within the study area. Signs of biogenic pedoturbations are less expressed and rarer in *Folic Albic Podzols (Geoabruptic)*, as well as the penetration depths of pine-root systems are limited by dense loams, which promotes development of horizontal roots. There, tree-fall-related pedoturbations occur less frequently in soils of tops, and their signs are worse preserved and not so evident. It is also possible that the presence of loamy lenses and interlayers in sandy soils stabilized the water regime [36, 38], and pine forests developed on flat tops limited by high steep slopes are more persistent to fires, which explains smaller contents of charcoals in the upper part of their profiles. It is important to note that our studies have not revealed any direct signs [39-40] of a significant role of cryogenic processes typical of *Podzols* in the northern taiga and forest tundra for the formation of morphological elements in *Albic Podzols* of the Kondinskies Lakes Natural Park area.

***Modern soil cover of the Kondinskies Lakes Natural Park as a source of paleogeographical information on the evolution of the natural environment in the north of the Kondinskaya Lowland***

The modern soil cover of various geomorphic positions within the study areas contains information on the evolution of landscapes in the north of the Kondinskaya lowland, both in the Late Holocene and earlier periods.

Positive landforms within the study area often have steep slopes that, in turn, predetermine a rather high intensity of erosion processes in the considered territory, especially in comparison with other regions of the middle taiga zone of Western Siberia. Accordingly, *Albic Gleyic Podzols* with buried *Podzols* and sediments formed at the feet of steep slopes are unique natural archives that store information about the various stages of erosional activation. Investigation of colluvial sediments and burials is important for the reconstruction of natural and natural-anthropogenic dynamics of landscapes in Holocene for different territories with dissected relief [41-43]. At the top of one of the mineral islands selected for detailing, there is a monument of the early Iron Age “island fort”, described by SA Terekhin in 2006 [23]. Archeological studies concluded that it had no fortification significance, and no cultural layer was found. Thus, taking into account

the time, which is required for the formation of a 4-5 cm thick E horizon that is about 1000 years old for the taiga zone of Northern Eurasia [44-45], we can conclude, that there were several stages of erosional processes that occurred during the period about 3000-4000 years ago. This idea is in good correlation with archeological data about the periodic nature of human presence within this territory, at least from the early Iron Age. A similar situation related to the appearance of several stages of ancient human activity can be observed for archeological sites of adjacent parts of Western Siberia, including the Surgut Ob Region [46]. Paleogeographical reconstructions available for the middle taiga zone of Western Siberia [47] also support the idea of a strong relationship between human activity and fire history for the bogged landscapes of eastern and central parts of the Khanty-Mansi Autonomous Okrug. Further studies, including radiocarbon dating of material from burials, would allow us to more accurately establish the time of erosional and pyrogenic events for the territory under consideration.



**Fig. 5.** Macro- and microfeatures of silty loams: *A* - large rock fragments and alternation of lenses with sandy material and silty loam in the bottom part of KO-4-18 pit; *B* - possible sign of paleocryogenic turbations in the bottom of KO-1-18 pit; *C* - silty-loam aggregates with a well-developed structure; *D* - possible signs of a circular pattern of sand-grain distribution (KO-1-18; PPL); *E* - single grains with signs of frost cracking (KO-1-18; PPL); *F* - fracturing of quartz grains (KO-4-18, PPL).  
Photos by Alexandr Konstantinov

Loamy beds that underlie sand deposits at the tops of large ridges are also extremely interesting as a source of information about the evolution of the territory

under consideration in the Late Quaternary. They are characterized by a noticeable predominance of silt fraction in particle-size distribution, as well as probable traces of cryogenic turbations and permafrost gleying. When studying the material of loamy deposits in thin sections (Fig. 5), characteristic signs of deposits that underwent cryogenic processes [48-50], such as the ring, arrangement and frosty cracking of sand grains can be seen. Thus, features of particle-size distribution and the presence of morphological and micromorphological signs of cryogenic transformations allow us to suggest that these deposits may be considered as silt-dominated periglacial cover [15, 51].

### Conclusion

The conducted studies allowed us to draw a number of conclusions regarding soil cover features of the Kondinskies Lakes Natural Park. *Folic Albic Podzols (Geoabruptic)* represent soils of autonomous positions. They are characterized by a moderate thickness of the E horizon, the largest number of rock fragments, and silty loams often underlying sandy material that forms the upper part of the profile. The close occurrence of dense loamy deposits and numerous large rock fragments on the border of E and Bs likely limited the thickness of the tongues, the depth of which, as a rule, does not exceed 40-50 mm. *Albic Podzols* occupy gentle terraced slopes of ridges. This group of soils is distinguished by the highest diversity of morphological elements in the upper part of the profile due to biogenic pedoturbations and the podzolization process being the most intensive in such conditions. The soils of steep slopes are *Albic Arenosols*. Stratification of the soil profile in such conditions is related more with erosional than pedogenic processes. *Albic Gleyic Podzols* are common at the foot of slopes. In cases when soil formation occurs under steep slopes, *Albic Gleyic Podzols* develop over series of buried Podzols and charcoal-rich sediments.

We can conclude that the nature of parent rocks and their position in the relief determine soil for the territory under consideration. There is a direct relationship between the number and size of rock fragments, the presence of abrupt textural contacts on the one hand, and the thickness of the E horizon and the variability of morphological elements on the other. The soil cover of the Kondinskies Lakes Natural Park is an archive of paleogeographical information related to the evolution of landscapes within the northern part of the Kondinskaya lowland in the Holocene and, probably, earlier periods.

It is also important to mention that it is generally believed that, in Western Siberia, restrictions on the development of root systems are mainly related to permafrost and waterlogging, as well as a significant part of the region is located in the cryolithozone and is very flat. Abrupt textural contacts related to the presence of dense rocks that restrict the depths of root systems are more characteristic and typical of the middle taiga of Fennoscandia. However, the soils of the mineral islands of the Kondinskies Lakes Park are atypical of Western Siberia, where the

presence of unfavorable dense loams with pebble-boulder material leads to the “compression” of the soil profile and the appearance of Geoabruptic features.

### References

1. Gerasko LI, Pologova NN. Osobennosti pochvoobrazovaniya v taezhnoy zone Tomskogo Priob'ya [Peculiarities of soil formation in taiga-forest zone of Tomsk Ob district]. In: *Voprosy pochvovedeniya Sibiri* [Problems of Soil Science in Siberia]. Slavnina TP, editor. Tomsk: Tomsk State Univ. Publ.; 1975. pp. 3-23. In Russian
2. Karavaeva NA. Zabolachivanie i evolyutsiya pochv [Bogging and the evolution of soils]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 296 p. In Russian
3. Gadzhiev IM, Kurachev VM, Shoba VN. Genезis, evolyutsiya i geografiya pochv Zapadnoy Sibiri [The genesis, evolution and geography of soils of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 224 p. In Russian
4. Gerasimova MI. Geografiya pochv Rossii [Geography of Russian Soils]. Moscow: Moscow University Press; 2007. 312 p. In Russian
5. Avetov NA, Avetyan SA, Marechek MS, Zeits MA. Analysis of structure and composition of soil cover in the Salym-Irtysh interfluvium based on updated medium-scale soil map. *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2017;72:1-6. doi: [10.3103/S0147687417010021](https://doi.org/10.3103/S0147687417010021)
6. Gadzhiev IM, Ovchinnikov SM. Pochvy sredney taygi Zapadnoy Sibiri [Soils of the middle taiga of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. 152 p. In Russian
7. Dobrovolskiy GV, Nikitin ED, Afanasyeva TV. Tayezhnoye pochvoobrazovaniye v kontinentalnykh usloviyakh [Taiga soil formation in continental conditions]. Moscow: Moscow University Press; 1981. 215 p. In Russian
8. Dyukarev AG. Landshaftno-dinamicheskiye aspekty tayezhnogo pochvoobrazovaniya v Zapadnoy Sibiri [Landscape-dynamic aspects of taiga soil formation in Western Siberia]. Tomsk: Nauchno-tehnicheskaya literatura Publ.; 2005. 284 p. In Russian
9. Novikov IS. Geomorfologiya i landshafty Kondinskoy nizmennosti (Zapadnaya Sibir) [Geomorphology and landscapes of the Kondinsky lowland (Western Siberia)]. *Geography and Natural Resources*. 1996;2:48-57. In Russian
10. *Prirodnyy park “Kondinskiye ozera”* [Natural Park “Kondinskies Lakes”]. Kalinin VM, editor. Yekaterinburg: UIPTS Publ.; 2012. 396 p. In Russian
11. Tonkonogov VD, Pastukhov AV, Zaboeva IV. Genesis and classification position of automorphic soils developed from mantle loams in the northern taiga of European Russia. *Eurasian Soil Sci*. 2006;39:21-28. doi: [10.1134/S1064229306010030](https://doi.org/10.1134/S1064229306010030)
12. Tonkonogov VD. Spatial genetic sequences of soil horizons and soil profiles on the Russian and West Siberian plains. *Eurasian Soil Sci*. 2008;41:565-573. doi: [10.1134/S106422930806001X](https://doi.org/10.1134/S106422930806001X)
13. Velichko AA, Timireva SN, Kremenetski KV, MacDonald GM, Smith LC. West Siberian Plain as a late glacial desert. *Quatern Int*. 2011;237:45-53. doi: [10.1016/j.quaint.2011.01.013](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.01.013)
14. Lorz C, Phillips JD. Pedo-ecological consequences of lithological discontinuities in soils - examples from Central Europe. *J Plant Nutr Soil Sci*. 2006;169:573-581. doi: [10.1002/jpln.200521872](https://doi.org/10.1002/jpln.200521872)
15. Semmel A, Terhorst B. The concept of the Pleistocene periglacial cover beds in central Europe: A review. *Quatern Int*. 2010;222:120-128. doi: [10.1016/j.quaint.2010.03.010](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.03.010)
16. Waroszewski J, Kalinski K, Malkiewicz M, Mazurek R, Kozłowski G, Kabala C. Pleistocene-Holocene cover-beds on granite regolith as parent material for Podzols - an example from the Sudeten Mountains. *CATENA*. 2013;104:161-173. doi: [10.1016/j.catena.2012.11.006](https://doi.org/10.1016/j.catena.2012.11.006)

17. Waroszewski J, Malkiewicz M, Mazurek R, Labaz B, Jezierski P, Kabala C. Lithological discontinuities in Podzols developed from sandstone cover beds in the Stolowe Mountains (Poland). *CATENA*. 2015;126:11-19. doi: [10.1016/j.catena.2014.10.034](https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.10.034)
18. Urusevskaya IS. Soil catenas on denudation plains in the forest-tundra and northern taiga zones of the Kola Peninsula. *Eurasian Soil Sci.* 2017;50:765-779. doi: [10.1134/S1064229317070122](https://doi.org/10.1134/S1064229317070122)
19. Jonczak J, Florek W, Kruczowska B, Gadziszewska J, Niska M, Uzarowicz Ł. Late Vistulian and Holocene development of litho-morpho-pedogenic processes in the southern Baltic coastal zone: A case study from Dębina, northern Poland. *Geoderma*. 2019;348:21-36. doi: [10.1016/j.geoderma.2019.04.005](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.04.005)
20. Avetov NA, Shishkonakova EA. Soil cover of Numto Nature Park (southern part), West Siberia. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2017;4:58-77. In Russian
21. Nesteruk (Shipkova) GV, Minkina TM, Fedorov YuA, Nevidomskaya DG, Sushkova SN, Konstantinova EYu. The content and distribution of Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, and Pb in automorphic soils of Polistovsky Reserve. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:6-25. doi: [10.17223/19988591/46/1](https://doi.org/10.17223/19988591/46/1) In Russian, English Summary
22. Zemtsov AA. Geomorfologiya Zapadno-Sibirskoy ravniny (Severnaya i tsentralnaya chasti) [Geomorphology of the West Siberian Plain (Northern and Central parts)]. Tomsk: Tomsk State Univ. Publ.; 1976. 344 p. In Russian
23. Terekhin SA. Gorodishche Ostrovnnoye - kultovyy pamyatnik rannego zheleznoogo veka [Ostrovnnoye ancient settlement as a cult monument of the early Iron Age]. In: *Khanty-Mansiyskiy avtonomnyy okrug v zerkale proshlogo* [Khanty-Mansi Autonomous Area in the mirror of the past]. Vol. 8. Yakovlev YaA, editor. Tomsk, Khanty-Mansiysk: Tomsk State Univ. Publ.; 2010. pp. 281-286. In Russian
24. Voronov AG, Mikhaylova GA. Sovremennaya rastitelnost [Modern vegetation]. In: *Atlas Tyumenskoj oblasti* [Atlas of Tyumen region]. Ogorodnov EA, editor. Moscow, Tyumen: GUGK Publ.; 1971. pp. 23(1)-23(4). In Russian
25. Popova TV, Zherebatiyeva NV, Bespalova TL, Korotkikh NN. Lesa prirodnogo parka "Kondinskije ozera" [The woods of the Natural Park "Kondinskiye Lakes"]. *Ekologicheskij monitoring i bioraznoobraziye*. 2016;1(11):190-194. In Russian
26. Lapshina ED, Korotkikh NN, Bespalova TL, Ganasevich GN. The moss flora of the nature park "Kondinskije Ozera" (Khanty-Mansi Autonomous District, Western Siberia). *Arctoa*. 2019;28:46-57. doi: [10.15298/arctoa.28.06](https://doi.org/10.15298/arctoa.28.06)
27. *FAO. Guidelines for soil description*. Fourth edition. Rome: FAO; 2006. 97 p. [Electronic resource]. Available at: <http://www.fao.org/3/a-a0541e.pdf> (access 15.10.2019).
28. *IUSS Working Group WRB. World Reference Base of Soil Resources 2014, update 2015*. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO; 2015. 192 p.
29. *Theory and practice of chemical analysis of soils*. Vorobyova LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
30. Katschinski NA. Die mechanische Bodenanalyse und die Klassifikation der Boden nach ihrer mechanischen Zusammensetzung [Mechanical analysis of soil and its classification based on mechanical composition]. In: *Rapports au Sixieme Congres International de la Science du Sol*. Vol. B. Paris: Laboureur et Cie Publ.; 1956. pp. 321-327. In German, English Summary [Electronic resource]. Available at: <https://www.iuss.org/meetings-events/world-soil-congress/> (access 15.10.2019).
31. Gerasimova MI, Gubin SV, Shoba SA. Mikromorfologiya pochv prirodnykh zon SSSR [Micromorphological features of the USSR zonal soils]. Dobrovol'skiy GV, editor. Pushchino: Pushchino Scientific Center RAS Publ.; 1992. 215 p. In Russian
32. Bobrovsky MV, Loyko SV. Patterns of pedoturbation by tree uprooting in forest soils.

- Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1:1-22. doi: [10.21685/2500-0578-2016-1-3](https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-1-3)
33. Lundström US, van Breemen N, Bain D. The podzolization process. A review. *Geoderma*. 2000;94:91-107. doi: [10.1016/S0016-7061\(99\)00036-1](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00036-1)
  34. Mokma DL, Yli-Halla M, Lindqvist, K. Podzol formation in sandy soils of Finland. *Geoderma*. 2004;120:259-272. doi: [10.1016/j.geoderma.2003.09.008](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2003.09.008)
  35. Jankowski M. The evidence of lateral podzolization in sandy soils of northern Poland. *CATENA*. 2014;112:139-147. doi: [10.1016/j.catena.2013.03.013](https://doi.org/10.1016/j.catena.2013.03.013)
  36. Konstantinov AO, Konstantinova EYu, Loiko SV, Kulizhskiy SP. Some aspects of soil development in small sandy catchments of ancient river valleys (a case study of Ob-Tom interfluvium). *IOP C Ser Earth Env*. 2018;201:012010. doi: [10.1088/1755-1315/201/1/012010](https://doi.org/10.1088/1755-1315/201/1/012010)
  37. Vodyanitskii YN, Kirillova NP, Manakhov DV, Karpukhin MM. Iron compounds and the color of soils in the Sakhalin island. *Eurasian Soil Sci*. 2018;51:163-175. doi: [10.1134/S1064229318020138](https://doi.org/10.1134/S1064229318020138)
  38. Kulizhsky SP, Loiko SV, Konstantinov AO, Kritskov IV, Istigechev GI, Lim AG, Kuzmina DM. Lithological sequence of soil formation on the low terraces of the Ob and the Tom rivers in the south of Tomsk Oblast. *Int J Environ Stud*. 2015;72:1037-1046. doi: [10.1080/00207233.2015.1039346](https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1039346)
  39. Bockheim J, Coronato A, Rabassa J, Ercolano B, Ponce J. Relict sand wedges in southern Patagonia and their stratigraphic and paleo-environmental significance. *Quaternary Sci Rev*. 2009;28:1188-1199. doi: [10.1016/j.quascirev.2008.12.011](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.12.011)
  40. Wolfe SA, Morse PD, Neudorf CM, Kokelj SV, Lian OB, O'Neill HB. Contemporary sand wedge development in seasonally frozen ground and paleoenvironmental implications. *Geomorphology*. 2018;308:215-229. doi: [10.1016/j.geomorph.2018.02.015](https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2018.02.015)
  41. Matthews JA, Seppälä M. Holocene colluvial chronology in a sub-arctic esker landscape at Kuttanen, Finnish Lapland: Kettleholes as geo-ecological archives of interactions amongst fire, vegetation, soil, climate and geomorphological instability. *Boreas*. 2015;44:343-367. doi: [10.1111/bor.12107](https://doi.org/10.1111/bor.12107)
  42. Henkner J, Ahlrichs JJ, Downey S, Fuchs M, James BR, Knopf T, Scholten T, Teuber S, Kühn P. Archaeopedology and chronostratigraphy of colluvial deposits as a proxy for regional land use history (Baar, southwest Germany). *CATENA*. 2017;155:93-113. doi: [10.1016/j.catena.2017.03.005](https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.03.005)
  43. Kappler C, Kaiser K, Tanski P, Klos F, Fülling A, Mrotzek A, Sommer M, Bens O. Stratigraphy and age of colluvial deposits indicating Late Holocene soil erosion in northeastern Germany. *CATENA*. 2018;170:224-245. doi: [10.1016/j.catena.2018.06.010](https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.06.010)
  44. Makhonina GI, Korkina IN. Formirovaniye podzolistykh pochv na arkhelogicheskikh pamyatnikakh v Zapadnoy Sibiri [The formation of podzolic soils at archaeological sites in Western Siberia]. Yekaterinburg: "Akademkniga" Publishing House; 2002. 264 p. In Russian
  45. Abakumov EV, Polyakov VI, Orlova KS. Podzol development on different aged coastal bars of Lake Ladoga. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:6-31. doi: [10.17223/19988591/48/1](https://doi.org/10.17223/19988591/48/1)
  46. Dudko AA, Vasilyeva YuA, Bychkov DA. Results of Archaeological Works of the Yugan Team in the Surgut District of the Khanty-Mansi Autonomous Okrug - Yugra in 2018. *Problems of Archaeology, Ethnography, Anthropology of Siberia and Neighboring Territories*. 2018;24:470-473. doi: [10.17746/2658-6193.2018.24.470-473](https://doi.org/10.17746/2658-6193.2018.24.470-473) In Russian
  47. Lamentowicz M, Słowiński M, Marcisz K, Zielińska M, Kaliszczak K, Lapshina E, Gilbert D, Buttler A, Fiałkiewicz-Kozieł B, Jassey VEJ, Laggoun-Defarge F, Kotaczek P. Hydrological dynamics and fire history of the last 1300 years in western Siberia reconstructed from a high-resolution, ombrotrophic peat archive. *Quaternary Res*. 2015;84:312-325. doi: [10.1016/j.yqres.2015.09.002](https://doi.org/10.1016/j.yqres.2015.09.002)
  48. 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). *Quatern Int.* 2015;365:26-41. doi: [10.1016/j.quaint.2014.09.029](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.09.029)
49. Rusakov A, Sedov S, Sheinkman V, Dobrynin D, Zinovyev E, Trofimova S, Maksimov F, Kuznetsov V, Korkka M, Levchenko S. Late Pleistocene paleosols in the extraglacial regions of Northwestern Eurasia: Pedogenesis, post-pedogenic transformation, paleoenvironmental inferences. *Quatern Int.* 2019;501:174-192. doi: <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.03.020>
50. Makeev A, Kust P, Lebedeva M, Rusakov A, Terhorst B, Yakusheva T. Soils in the bipartite sediments within the Moscow glacial limits of the Russian Plain: Sedimentary environment, pedogenesis, paleolandscape implication. *Quatern Int.* 2019;501A:147-173. doi: [10.1016/j.quaint.2017.09.017](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.09.017)
51. Waroszewski J, Sprafke T, Kabala C, Musztyfaga E, Łabaz B, Woźniczka P. Aeolian silt contribution to soils on mountain slopes (Mt. Ślęza, southwest Poland). *Quaternary Res.* 2018;89:702-717. doi: [10.1017/qua.2017.76](https://doi.org/10.1017/qua.2017.76)

Received 10 December 2019; Revised 05 February 2020;

Accepted 20 February 2020; Published 27 March 2020.

**Author info:**

**Kurasova Alina O**, Postgraduate Student, Department of Soil Science and Soil Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>

E-mail: [kurasovalina@gmail.com](mailto:kurasovalina@gmail.com)

**Konstantinov Alexandr O**, Researcher, Laboratory of Sedimentology and Paleobiosphere Evolution, Institute of Environmental and Agricultural Biology (X-BIO), University of Tyumen, 6 Volodarskogo Str., Tyumen 625003, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>

E-mail: [konstantinov.alexandr72@gmail.com](mailto:konstantinov.alexandr72@gmail.com)

**Kulizhskiy Sergey P**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Soil Science and Soil Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-5545-1296>

E-mail: [kulizhskiy@yandex.ru](mailto:kulizhskiy@yandex.ru)

**Konstantinova Elizaveta Yu**, Junior Researcher, Research Institute of Biology, DI Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology, Southern Federal University, 105 Bolshaya Sadovaya Str., Rostov-on-Don 344006, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9836-8721>

E-mail: [konstantliza@gmail.ru](mailto:konstantliza@gmail.ru)

**Khoroshavin Vitaly Yu**, Cand. Sci. (Geog.), Head of the Institute of Earth Sciences, University of Tyumen, 6 Volodarskogo Str., Tyumen 625003, Russian Federation.

E-mail: [purriver@mail.ru](mailto:purriver@mail.ru)

**Loyko Sergey V**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, BIO-GEO-CLIM Laboratory, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation; Researcher, Tomsk Oil and Gas Research and Design Institute (TomskNIPIneft), 72 Mira Ave., Tomsk 634027, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2020-4716>

E-mail: [s.loyko@yandex.ru](mailto:s.loyko@yandex.ru)

**For citation:** Kurasova AO, Konstantinov AO, Kulizhskiy SP, Konstantinova EYu, Khoroshavin VYu, Loyko SV. Patterns of soil cover organization within the northern part of the Kondinskaya lowland (Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2020;49:6-24. doi: [10.17223/19988591/49/1](https://doi.org/10.17223/19988591/49/1)

**Для цитирования:** Kurasova A.O., Konstantinov A.O., Kulizhskiy S.P., Konstantinova E.Yu., Khoroshavin V.Yu., Loyko S.V. Patterns of soil cover organization within the northern part of the Kondinskaya lowland (Western Siberia) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 6–24. doi: [10.17223/19988591/49/1](https://doi.org/10.17223/19988591/49/1)



## БОТАНИКА

УДК 582.594:581.16(470.13)

doi: 10.17223/19988591/49/2

И.А. Кириллова, Д.В. Кириллов

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

### Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала

Работа выполнена в рамках госзадания № АААА-А19-119011790022-1.

Приведены результаты изучения некоторых аспектов репродуктивной биологии *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta* (Orchidaceae) на территории Республики Коми, где вид находится на северном пределе своего ареала. Представлены морфометрические показатели цветков, плодов и семян в различных местообитаниях вида в регионе. Определены плодозавязываемость, семенная продуктивность и качество семян. Выявлено, что на репродуктивный успех вида оказывают влияние температура второй декады июня (время цветения вида в регионе), а также сумма активных температур ( $>10^{\circ}\text{C}$ ) всего летнего периода. Ограничения в воспроизводстве, обусловленные природно-климатическими особенностями Европейского Севера России, компенсируются образованием большего числа семян в коробочке при общем уменьшении их размера. Семенная продуктивность высокая: одна коробочка содержит в среднем 9,7 тыс. семян, реальная семенная продуктивность генеративной особи – 131,3 тыс. семян.

**Ключевые слова:** орхидные; морфометрия семян; качество семян; плодозавязываемость; семенная продуктивность.

### Введение

Орхидные – одно из крупнейших семейств покрытосеменных растений [1, 2], имеющее при этом самую высокую долю исчезающих видов [3]. Редкость орхидных связана с такими особенностями их биологии, как стено-топность, микосимбиотрофизм [4], зависимость от определенных видов насекомых-опылителей [5], а также декоративностью. Высокая специализация делает орхидеи уязвимыми к негативным условиям окружающей среды [6, 7], что приводит к снижению их численности во всем мире [8–10]. Для успешного сохранения природных популяций этих редких растений в условиях усиливающейся антропогенной трансформации ландшафтов необходимы всесторонние исследования их биологии и экологии [11]. Решающее значение при этом имеет знание их репродуктивной биологии, где до сих

пор остается много неясного. Для некоторых видов ещё не выявлен показатель семенной продуктивности из-за сложности в подсчете огромного числа мельчайших пылевидных семян, содержащихся в одной коробочке [12–14]. Данные о семенной продуктивности 17 европейских видов орхидей опубликованы в обзоре J. Arditti & Ghani [14], 48 видов – J. Sonkoly et al. [15]. Что касается северных орхидей, то знания о них остаются неполными. Для большинства видов орхидных умеренных широт вообще нет никаких сведений об их репродуктивных характеристиках [16].

*Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó s. l. – высокополиморфный таксон [17, 18], включенный в список исчезающих растений во многих региональных красных списках Центральной Европы, России и Скандинавии [19, 20]. *D. incarnata* s. l. имеет много разновидностей, две из которых произрастают на территории Республики Коми [21]. *D. incarnata* subsp. *cruenta* (O.F. Müll.) P.D. Sell (далее *D. cruenta*) нередко выделяется в самостоятельный вид [19]. Это редкий таксон, занесен в Красные книги 27 регионов России, в том числе и Республики Коми. Биология его практически не изучена [19]. Цель работы – оценка репродуктивного успеха *D. cruenta* на Европейском Севере России (на территории Республики Коми), на северном пределе своего ареала.

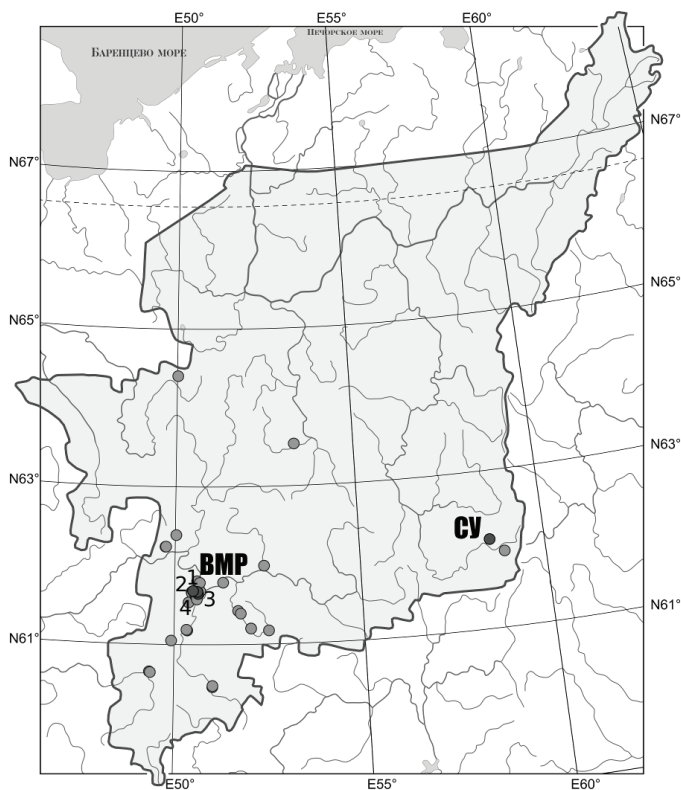
### Материалы и методика исследования

*D. cruenta* – крупное растение с толстым полым стеблем и плотным густым соцветием из относительно мелких цветков. Листья темно-зеленые с пурпурными или буровато-фиолетовыми часто сливающимися пятнами, цветки темно-фиолетовые. В России произрастает в большинстве северных и центральных областей европейской части, на Урале, в Западной Сибири, доходит до Алтая, Красноярского края, республик Хакасия и Тыва. В Восточной Сибири ареал становится островным в Республике Бурятия и точечным – в Якутии и Хабаровском крае [19]. Растет в условиях полного освещения, на сырых или заболоченных плохо аэрируемых бедных почвах. В Республике Коми довольно редок, встречается в основном в южной части региона, отдельные местонахождения отмечены на Тимане и Северном Урале (рис. 1). Произрастает на низинных и переходных болотах.

Цветет в июне. Цветы не имеют запаха и не содержат нектара [22]. Опыление основано на немимическом обмане рабочих шмелей (*Bombus* sp.) [23]. Успешное размножение *D. cruenta* ограничено опылением. Естественный уровень плодозавязываемости обычно составляет 20–50%, но этот показатель может возрасти до 100% после успешного опыления [22, 24].

Исследования проведены в 2000–2018 гг. на территории Республики Коми. Регион расположен на северо-востоке европейской части России. Протяженность его с юга на север составляет 785 км, с запада на восток – 695 км. По рельефу и геологическому строению восток территории относит-

ся к горному Уралу (Северный, Приполярный и Полярный Урал), а остальная часть – к Русской равнине (Тиманский кряж, Печорская низменность, Вычегодско-Мезенская равнина). Климат умеренно континентальный. Лето короткое и прохладное, зима длинная и холодная с устойчивым снежным покровом. Изучено пять ценопопуляций вида (табл. 1) в пределах Вычегодско-Мезенской равнины (ценопопуляции ВМР1–ВМР4) и Северного Урала (ценопопуляция СУ) (см. рис. 1), часть из них наблюдали в течение ряда лет. Среднесуточные температуры воздуха в летний период в данных местообитаниях в разные годы исследования приведены в табл. 2.



**Рис. 1.** Распространение *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми (темным цветом и цифрами выделены изученные ценопопуляции)

[Fig. 1. Distribution of *Dactylorhiza cruenta* in the Komi Republic (the studied coenopopulations are highlighted in dark color and numbers)]

Онтогенетическую структуру популяций определяли согласно разработанной ранее методике [25]. Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (растения с одним листом срединной формации с 4–6 жилками), имматурное (растения с двумя листьями срединной формации с 8–12 жилками), взрослое вегетативное (3 (реже 4) листа с 12–20 жилками), генеративное (цветущие растения).

Таблица 1 [Table 1]

**Местонахождения изученных ценопопуляций  
*Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми  
[Locations of the studied *Dactylorhiza cruenta* coenopopulations in the Komi Republic]**

Наименование ценопопуляции [Coenopopulation ID]	Местонахождение [Locations]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]
BMP 1	Пойма р. Важелью, заказник «Важелью» [Floodplain of the Vazhel'yu River, Vazhel'yu Reserve]	N61°38'59,01" E50°40'14,32"	Травяно-осоково-сфагновое болото [Herb-Carex sphagnum mire]
BMP 2	Пойма р. Важелью, заказник «Важелью» [Floodplain of the Vazhel'yu River, Vazhel'yu Reserve]	N61°39'21,21" E50°39'56,54"	Вахтово-гипново-сфагновое болото [Menyanthes hypnum-sphagnum mire]
BMP 3	Пойма р. Дырнос [Floodplain of the Dyrnos River]	N61°39'23,51" E50°44'45,56"	Осоково-вахтово-гипновое болото [Carex-Menyanthes hypnum mire]
BMP 4	Пойма р. Тылаю [Floodplain of the Ty-layu River]	N61°35'36,79" E50°37'36,81"	Хвощово-вахтово-сфагновый разреженный березняк [Equisetum-Menyanthes sphagnum birch forest]
СУ	Правый берег р. Печора, Печоро-Илычский заповедник [Right bank of the Pechora River, Pechora-Ilych Reserve]	N62°04'4,48" E58°29'27,97"	Травяно-осоково-гипново-сфагновое болото [Herb-Carex hypnum-sphagnum mire]

Таблица 2 [Table 2]

**Среднесуточные температуры воздуха в летний период по декадам  
[Average daily air temperatures in the summer period for decades]**

Ценопопуляция [Coenopopulation ID]	Год [Year]	Среднесуточные температуры по месяцам и декадам [Average daily temperatures by months and decades], °C									Сумма активных температур [Sum of active temperatures] (>10 °C)
		06_I	06_II	06_III	07_I	07_II	07_III	08_I	08_II	08_III	
BMP 1–4	2010	11,8	12,5	17,8	19,9	17,9	22,7	24,9	14,0	8,6	1388,8
	2011	16,5	11,6	19,8	18,6	19,1	22,5	14,6	13,4	11,0	1414,4
	2014	15,5	11,8	13,1	16,2	13,8	13,6	19,4	16,2	12,6	1284,5
	2015	15,0	13,8	20,0	12,3	13,9	15,0	14,9	13,3	9,2	1203,0
	2016	10,5	17,8	15,6	19,6	19,7	20,3	20,7	19,4	14,5	1548,1
	2017	10,6	14,3	12,4	15,8	20,6	18,6	14,9	16,7	16,4	1355,7
	2018	7,1	12,9	20,6	18,2	20,7	19,4	15,6	14,8	13,2	1343,7
СУ	2011	17,3	10,3	18,2	15,7	16,1	20,1	13,7	12,9	8,8	1201,8
	2012	15,7	16,8	17,5	18,8	20,3	14,7	18,1	12,0	10,9	1420,3
	2014	12,8	11,9	15,6	14,2	11,7	12,0	18,7	14,4	12,1	1124,0
	2015	14,3	13,2	19,2	10,9	13,5	13,6	13,5	12,7	7,3	1038,6
	2016	11,0	17,0	14,6	19,4	19,6	19,0	20,3	19,6	13,6	1514,3
	2017	9,6	13,1	13,2	16,6	19,6	18,0	13,4	14,3	15,7	1272,4
	2018	6,6	11,0	18,6	18,3	20,0	19,0	13,4	13,1	11,9	1234,9

При изучении морфологических особенностей растений в каждой ценопопуляции измерено по 30 генеративных особей. При исследовании генеративной сферы с каждого цветущего растения для измерений брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча на картон, затем сканировали и проводили измерения в программе Gimp 2.8. В последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения.

В августе подсчитывали количество завязавшихся плодов. Для изучения семян собирали коробочки со зрелыми семенами из средней части соцветия до начала их раскрытия. Семена просматривали при увеличении 4,5× под световым микроскопом МСП-2 (ЛОМО, Россия) и фотографировали цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили в программе TourView (TourTek, Китай). Анализировали среднюю длину и ширину семени и зародыша, отношение этих показателей друг к другу, объем семени и зародыша, долю воздушного пространства в семени [26, 27] у 40–50 выполненных семян из каждой популяции в каждый год исследований (19 выборок). Всего измерено 780 семян. Для определения качества семян взята смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах одной популяции (не менее 600 семян с каждой популяции). Всего определено качество у 11,5 тыс. семян. Семена просматривали под микроскопом, неполноценными считали семена без нормально развитого зародыша.

Подсчет числа семян в коробочках проведен с применением разработанной нами оригинальной методики абсолютного учета количества семян средствами программного пакета ImageJ 1.5 [28, 29] на сканированном материале в автоматическом режиме (алгоритм Find Maxima) с ручной корректировкой. Для каждой ценопопуляции подсчитаны семена в пяти коробочках из средней части соцветия. Проведен учет следующих показателей: условно-потенциальная семенная продуктивность (CPSP) [16]; условно-реальная семенная продуктивность (CRSP) [30]; реальная семенная продуктивность (RSP) [31] и урожай семян [32]. Расчет проведен по следующим формулам:

CPSP = число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ценопопуляции);

CRSP = (число семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ценопопуляции) × процент плодозавязываемости ценопопуляции)/100;

RSP = (число полноценных семян в коробочке × число цветков на растении (среднее для ценопопуляции) × процент плодозавязываемости ценопопуляции)/100;

Урожай семян (SY) = RSP особи × плотность генеративных растений.

Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета Microsoft Office Excel 2010, статистические расчеты выполнены с помощью среды R (вер. 3.3.2). Данные в тексте и таблицах приведены в виде средней арифметической со стандартным отклонением ( $M \pm SD$ ), а также минимальное (min) и максимальное (max) значение. Проверка на

нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров проведена с помощью W-теста Шапиро – Уилка. Поскольку в результате проверки у некоторых выборок выявлены отклонения от нормального распределения, для их сравнения использовали две группы методов: *t*-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением и U-критерий Манна – Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения.

В данном исследовании мы сравниваем наши результаты с литературными данными, посвященными, в основном, *D. incarnata* s. l., так как в большинстве работ *D. cruenta* рассматривается не отдельно, а в составе данного комплекса.

### Результаты исследования

В результате проведенных исследований выявлено, что на одно растение *D. cruenta* в Республике Коми приходится в среднем  $23,48 \pm 7,87$  цветка, минимально – 8, максимально 53. Данный показатель варьирует по ареалу вида. Так, для Московской области приводится 13–26 (до 74) цветков, для Вологодской – в среднем 17,3 шт. [19], для Чехии – 31,3 [33], для Центральной Европы – 33,6 [15].

Морфометрические особенности *D. cruenta* изучали в разных частях региона (табл. 3). Установлено, что на Северном Урале, по сравнению с Вычегодско-Мезенской равниной, растения достоверно меньшей высоты, с меньшим количеством цветков в соцветии и более мелкой губой цветка, но с более длинным шпорцем и прицветником. Длины лепестков цветка не отличались между разными участками региона.

Таблица 3 [Table 3]

**Морфометрические параметры генеративных особей *Dactylorhiza cruenta* в разных частях Республики Коми**  
[Morphometric parameters of *Dactylorhiza cruenta* generative individuals in different parts of the Komi Republic] ( $M \pm SD$ )

Признак [Parameter]	Вычегодско- Мезенская равнина [Vycheгда-Mezen Plain] n=360	Северный Урал [Northern Urals] n=180
Высота растения, см [Plant height, cm]	$37,33 \pm 7,08$	$35,36 \pm 5,25^{**}$
Длина соцветия, см [Length of inflorescence, cm]	$6,03 \pm 1,76$	$4,89 \pm 1,21^{**}$
Число цветков, шт. [Number of flowers, pcs.]	$25,28 \pm 7,92$	$19,90 \pm 6,43^{**}$
Плотность соцветия [Inflorescence density]	$4,26 \pm 0,94$	$4,08 \pm 1,01^*$
Длина губы, мм [Length of the lip, mm]	$7,03 \pm 0,57$	$6,45 \pm 0,64^{**}$
Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника, мм [Length of the upper petal of the outer circle of the perianth, mm]	$7,74 \pm 0,57$	$7,55 \pm 0,69$

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Признак [Parameter]	Вычегодско- Мезенская равнина [Vycheгда-Mezen Plain] n=360	Северный Урал [Northern Urals] n=180
Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника, мм [Length of the lower petal of the outer circle of the perianth, mm]	8,31±0,63	8,16±0,77
Длина шпорца, мм [Length of the spur, mm]	6,20±0,74	7,21±0,59**
Ширина шпорца, мм [Width of the spur, mm]	2,34±0,29	2,40±0,30**
Ширина губы, мм [Width of the lip, mm]	7,25±0,71	6,55±0,99**
Длина прицветника, мм [Length of the bract, mm]	19,53±3,25	21,31±2,29**
Длина завязи, мм [Length of the ovary, mm]	11,27±1,44	10,71±1,02

Примечание [Note]. \*p < 0,05; \*\*p < 0,01.

Плод *D. cruenta* – коробочка, раскрывающаяся продольными щелями, с многочисленными мельчайшими пылевидными семенами. Ее длина в Республике Коми – 14,0±1,32 (10,0–17,5) мм, ширина – 4,3±0,69 (2,5–6,2) мм. Размеры плодов не зависят от нахождения в разных частях региона, больше изменяются по годам (табл. 4).

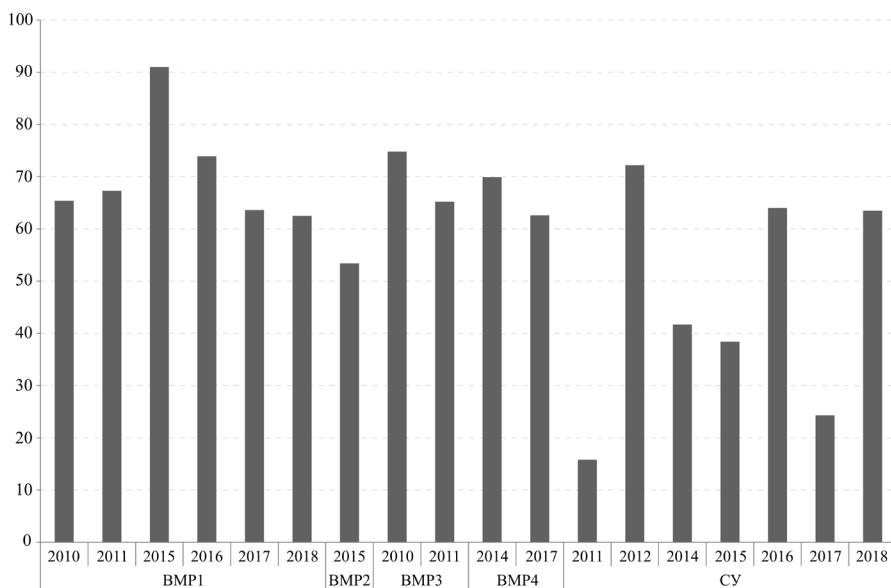
Таблица 4 [Table 4]

**Характеристика плодов *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми  
[*Dactylorhiza cruenta* fruit characteristics in the Komi Republic] ((M ± SD) (min-max))**

Ценопопуляция [Cenopopulation ID]	Год [Year]	Длина коробочки, мм [Length of the fruit, mm]	Ширина коробочки, мм [Width of the fruit, mm]
BMP 1	2011	13,3±1,68 (10,0–17,2)	4,0±0,64 (2,8–5,4)
	2015	13,7±1,25 (10,4–16,2)	4,2±0,55 (3,0–5,2)
	2016	14,7±0,92 (13,1–16,8)	4,4±0,47 (3,6–5,2)
	2017	14,0±0,78 (12,1–15,0)	4,3±0,61 (3,4–5,2)
	2018	13,7±1,22 (11,8–16,7)	4,1±0,44 (3,3–5,0)
BMP 2	2015	14,0±0,78 (12,0–15,2)	4,5±0,49 (3,9–5,5)
BMP 3	2011	14,1±1,42 (11,6–17,0)	4,3±0,63 (2,9–5,4)
BMP 4	2014	13,5±1,29 (11,5–15,8)	4,1±0,68 (2,6–5,4)
	2017	14,8±1,14 (12,6–16,5)	4,7±0,53 (3,8–5,9)
СУ	2011	15,6±1,06 (14,3–17,5)	4,0±0,57 (3,3–5,7)
	2012	14,2±1,12 (12,0–16,5)	5,1±0,50 (4,2–6,2)
	2014	13,4±1,25 (10,8–15,3)	3,9±0,54 (3,1–4,8)
	2015	14,2±1,08 (12,2–15,9)	3,6±0,46 (2,5–5,0)
	2016	14,6±1,07 (12,3–16,5)	4,8±0,58 (3,8–5,9)
	2017	13,1±1,14 (11,0–14,9)	3,6±0,51 (3,0–4,7)
	2018	13,4±0,67 (12,0–14,6)	4,3±0,16 (3,4–5,3)

Процент плодообразования *D. cruenta* варьирует в изученных нами ценопопуляциях от 15,8 до 91% (рис. 2), составляя в среднем 59%. В пределах региона в более благоприятных условиях на Вычегодско-Мезенской равни-

не эффективность опыления в целом выше (68,1%), чем на Северном Урале (45,7%). Процент плодообразования не связан с количеством цветков в соцветии ( $r=0,2$ ). Минимальный показатель отмечен в ценопопуляции СУ в 2011 г., когда зафиксированы самые низкие температуры второй декады июня (период цветения *D. cruenta* в регионе) (см. табл. 2).

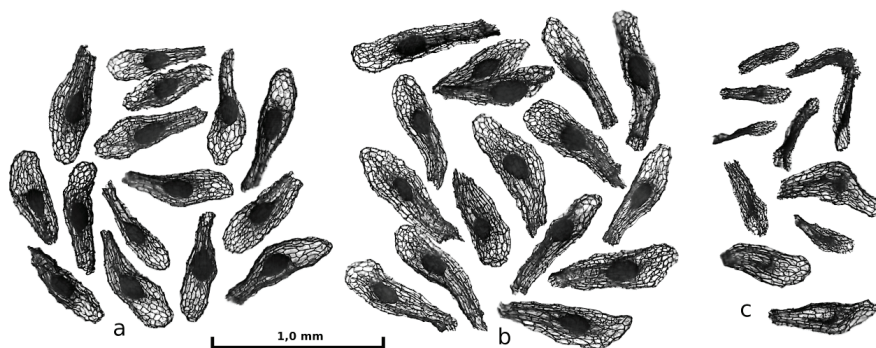


**Рис. 2.** Плодозавязываемость *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми. По оси абсцисс – исследованные ценопопуляции; по оси ординат – плодозавязываемость, %  
**[Fig. 2.** Fruit set of *Dactylorhiza cruenta* in the Komi Republic.  
 On the X-axis - Studied coenopopulations; on the Y-axis - Fruit set, %]

Семена *D. cruenta* светло-коричневого цвета. По классификации семян R.L. Dressler [34] их относят к Orchis-типу. Л.В. Аверьянов [35] выделяет их в особый *Dactylorhiza-incarnata*-тип, который отличают концентрические, желобчатые или аркообразные утолщения на периклинальных клеточных стенках. Зрелые семена состоят из прозрачной тесты и недифференцированного зародыша (рис. 3). Их длина в регионе составляет  $0,57 \pm 0,07$  (0,37–0,84) мм, ширина –  $0,18 \pm 0,03$  (0,09–0,28) мм. Индекс семени – 3,3. В Мурманской области семена этого вида такой же длины, но более широкие ( $0,57 \times 0,30$  мм) и округлые (индекс семени 1,92) [36]. Т.Н. Виноградова с соавт. [37], изучавшие изменчивость семян этого вида, приводят следующие их размеры: длина семян варьирует от 0,56 (Москва) до 0,59–0,60 мм (Свердловская обл., Мордовия, Санкт-Петербург), ширина составляет 0,23–0,24 мм. По данным Т.В. Никишиной с соавт. [38], длина семян данного вида – 0,78 мм. В Европе размеры семян –  $0,65–0,75 \times 0,2–0,3$  [39] и  $0,56–0,73 \times 0,19–0,26$  мм [36]. Размеры зародышей семян *D. cruenta* в регионе составляют  $0,16 \pm 0,02$



(0,11–0,22)×0,10±0,01 (0,06–0,22) мм. В Европе и Мурманской области зародыш семян этого вида несколько крупнее – 0,18–0,23×0,12–0,16 и 0,18×0,14 мм соответственно [36]. Т.В. Никишина с соавт. [38] приводят длину зародыша 0,21 мм. Таким образом, размеры семян и зародышей *D. cruenta* в Республике Коми оказались несколько мельче, чем в более южных частях ареала.



**Рис. 3.** Семена *Dactylorhiza cruenta* из разных частей Республики Коми:

*a* – Вычегодско-Мезенская равнина; *b* – Северный Урал;

*c* – неполноценные семена (фото Д.В. Кириллова)

[Fig. 3. *Dactylorhiza cruenta* seeds in different parts of the Komi Republic:

*a* - Vychegda-Mezen Plain; *b* - Northern Urals; *c* - Defective seeds. Photo by Dmitry Kirillov]

В табл. 5 приведены морфометрические параметры семян и зародышей *D. cruenta* из разных ценопопуляций региона. Менее изменчивы семена растений с Вычегодско-Мезенской равнины, на Северном Урале они более вариабельны по размерам. Размеры зародышей семян в регионе – более изменчивый признак, чем размер самих семян (семенной оболочки). Самый крупный объем зародыша отмечен на Северном Урале в 2016 г. Этот вегетационный период отличался самой теплой погодой, сумма активных температур (>10°C) на данной территории была выше среднемноголетней за последние пять лет и составила 1 548° (см. табл. 2). В семенах содержится 82% (от 76 до 88%) пустого воздушного пространства.

Доля неполноценных семян в популяциях *D. cruenta* варьирует от 1,9 до 59,5% (см. табл. 5), составляя в среднем 10%. Максимальное число семян без зародышей отмечено в ценопопуляции СУ в 2011 г. (59,5%), тогда же зафиксирована и минимальная плодозавязываемость (15,8%). Этот вегетационный период на Северном Урале характеризовался самой низкой температурой второй декады июня (время наступления фенофазы цветения вида).

В табл. 6 приведены обобщенные данные по семенам на двух участках региона. На Северном Урале семена крупнее, в них большая доля пустого воздушного пространства. Кроме того, здесь отмечено больше неполноценных семян.

Таблица 5 [Table 5]

**Морфометрическая характеристика семян *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми  
[Morphometric characteristics of *Dactylorhiza cruenta* seeds in the Komi Republic] ( $M \pm SD$ )**

Ценопопуляция [Cenopopulation ID]	Год [Year]	Семя [Seed]				Доля неполноценных семян, % [Percentage of defective seeds]
		Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс семени [Seed index]	Объем [Volume], $\times 10^{-3}$ mm <sup>3</sup>	
ВМР 1	2010	0,55±0,062	0,17±0,025	3,25	4,27	2,6
	2011	0,56±0,059	0,18±0,024	3,21	4,53	9,7
	2015	0,55±0,059	0,17±0,027	3,25	4,33	3,5
	2016	0,56±0,059	0,17±0,023	3,29	4,45	11,5
	2017	0,54±0,053	0,16±0,029*	3,44	3,74	2,8
	2018	0,55±0,057	0,18±0,024*	3,17*	4,48	6,5
ВМР 2	2015	0,60±0,076**	0,19±0,030*	3,19	5,77	4,8
ВМР 3	2010	0,63±0,085	0,17±0,026**	3,76**	4,94	17,6
	2011	0,58±0,051**	0,17±0,021	3,58	4,17	2,0
ВМР 4	2014	0,59±0,083	0,16±0,031	3,74	4,06	7,1
	2016	0,57±0,080	0,17±0,024*	3,29**	4,59	13,1
	2017	0,54±0,056	0,17±0,019	3,17	4,22	1,9
СУ	2011	0,52±0,056	0,20±0,031**	2,64**	5,63	59,5
	2012	0,60±0,074**	0,19±0,029	3,26**	5,65	15,5
	2014	0,56±0,071**	0,20±0,029	2,95*	5,58	16,6
	2015	0,60±0,054**	0,19±0,021	3,24*	5,67	4,4
	2016	0,56±0,085**	0,18±0,030	3,19	4,76	3,9
	2017	0,60±0,050**	0,20±0,028*	3,14	6,01	3,2
2018	0,62±0,082	0,20±0,027	3,18	6,24	2,6	
Ценопопуляция [Cenopopulation ID]	Год [Year]	Зародыш [Embryo]				Доля пустого пространства в семени, % [Percentage of empty air space in the seed]
		Длина, мм [Length, mm]	Ширина, мм [Width, mm]	Индекс зародыша [Embryo index]	Объем [Volume], $\times 10^{-3}$ mm <sup>3</sup>	
ВМР 1	2010	0,16±0,014	0,09±0,011	1,66	0,74	82,73
	2011	0,16±0,014	0,10±0,010	1,68	0,78	82,68
	2015	0,17±0,012**	0,10±0,0120	1,72	0,86	80,00
	2016	0,16±0,016**	0,10±0,012	1,61**	0,89	79,90
	2017	0,16±0,010	0,10±0,011	1,61	0,85	77,20
	2018	0,16±0,014	0,10±0,022	1,56	0,90	79,84
ВМР 2	2015	0,17±0,015**	0,11±0,009*	1,59	1,02	82,30
ВМР 3	2010	0,16±0,012**	0,09±0,011**	1,71**	0,75	84,77
	2011	0,15±0,019**	0,09±0,012*	1,71	0,61	85,40
ВМР 4	2014	0,18±0,017**	0,10±0,012**	1,84**	0,89	78,10
	2016	0,16±0,011**	0,10±0,011	1,56**	0,88	80,80
	2017	0,17±0,018*	0,10±0,014	1,66*	0,91	78,50
СУ	2011	0,16±0,021*	0,10±0,011	1,61	0,77	86,30
	2012	0,17±0,014**	0,11±0,011**	1,58	1,04	81,70
	2014	0,16±0,019**	0,09±0,015**	1,76**	0,68	87,80
	2015	0,16±0,018	0,11±0,013**	1,57**	0,98	82,70
	2016	0,17±0,016	0,12±0,012**	1,46*	1,16	75,90
	2017	0,15±0,011**	0,09±0,012**	1,60**	0,70	88,40
2018	0,16±0,016**	0,11±0,015**	1,55	0,93	85,02	

Примечание [Note]. \*p < 0,05; \*\*p < 0,01.

Таблица 6 [Table 6]

**Характеристика семян *Dactylorhiza cruenta* с разных частей Республики Коми**  
**[Characteristics of *Dactylorhiza cruenta* seeds in different parts**  
**of the Komi Republic] (( $M \pm SD$ ) and (min–max))**

Признак [Parameter]	Вычегодско-Ме- зенская равнина [Vycheгда-Mezen Plain]	Северный Урал [Northern Urals]
Длина семени, мм [Length of the seed, mm]	0,57±0,07 (0,37–0,84)	0,58±0,07 (0,39–0,80)*
Ширина семени, мм [Width of the seed, mm]	0,17±0,03 (0,09–0,26)	0,19±0,03 (0,12–0,28) **
Длина зародыша, мм [Length of the embryo, mm]	0,16±0,02 (0,11–0,22)	0,16±0,02 (0,11–0,21)
Ширина зародыша, мм [Width of the embryo, mm]	0,099±0,01 (0,06–0,22)	0,103±0,01 (0,07–0,14)**
Индекс семени [Seed index]	3,37±0,66 (1,78–6,03)	3,09±0,04 (1,74–5,25) **
Индекс зародыша [Embryo index]	1,66±0,21 (0,82–2,57)	1,59±0,21 (1,0±2,28) **
Объем семени [Volume of the seed], ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	4,44	5,65**
Объем зародыша [Volume of the embryo], ×10 <sup>-3</sup> мм <sup>3</sup>	0,84	0,89*
Доля пустого воздушно- го пространства в семени [Percentage of empty air space in the seed], %	81,12	84,30*
Доля неполноценных семян, % [Percentage of defective seeds]	6,9	15,1**

Примечание [Note]. \*p < 0,05; \*\*p < 0,01.

Коробочка *D. cruenta* в Республике Коми содержит в среднем 9 765±278 семян. В более южных частях ареала вида количество семян в коробочке этого вида меньше: 7 076 шт. – в Центральной Европе [15], 7 142 шт. – в Тверской области [40], 7 270 шт. – в Крыму [41], 4 112 шт. – на Южном Урале [42]. Данный показатель в регионе изменяется в зависимости от местообитания и года исследования (табл. 7). Минимальное среднее количество семян в коробочке (7 914 шт.) отмечено в ценопопуляции с Северного Урала в 2011 г., когда зафиксированы самые низкие температуры второй декады июня, а максимальное количество семян (11 494 шт.) – в 2016 г., который отличался наибольшей суммой активных температур (>10°C) вегетационного периода (см. табл. 2). Число полноценных семян в коробочке составило 8 795 шт. В Тверской области этот показатель ниже – 7 128 семян [40].

Условно-реальная семенная продуктивность (число семян на генеративный побег) составляет 141 960 шт. В Центральной Европе этот показатель несколько выше – 178 710 шт. [15] за счет большего числа цветков в соцветии и высокой плодозавязываемости. В Мурманской области на один генеративный побег приходится 45 891 семя [16]. Реальная семенная продуктивность генеративного побега (с учетом того, что часть семян в плоде неполноценная) составила 131 300 семян. По региону этот показатель варьирует от 62

до 192 тыс. семян (см. табл. 7). На Южном Урале реальная семенная продуктивность генеративного растения – 69 930 шт. [42].

Таблица 7 [Table 7]

**Семенная продуктивность *Dactylorhiza cruenta* в Республике Коми**  
**[Seed productivity of *Dactylorhiza cruenta* in the Komi Republic]**

ЦП [CP ID]	Год [Year]	Число семян в плоде, шт. [Number of seeds in one fruit, pcs]			Число пол- ноценных семян в плоде, шт. [NSE, pcs.]	CPSP особи, шт. [CPSP, pcs.]	CRSP особи, шт. [CRSP, pcs.]	RSP особи шт. [RSP, psc.]	Урожай семян в ЦП, шт./м <sup>2</sup> [Seed Yield, pcs./m <sup>2</sup> ]
		средн. [mean]	min	max					
ВМР 1	2010	8200	7532	8815	7987	196800	128707	125361	71456
	2011	9259	8082	10411	8361	222216	149551	135045	39163
	2015	9270	6386	14424	8946	203940	185585	179090	37609
	2016	11494	9935	12495	10172	241374	178375	157862	23679
	2017	9921	7731	13897	9643	218262	138815	134928	41828
	2018	10627	9739	13246	9936	201913	126196	117993	44837
ВМР 2	2015	7994	6035	11102	7610	167874	89645	85342	51205
ВМР 3	2010	10135	8039	12769	8351	243240	181944	149921	140926
	2011	10354	7467	13650	10147	300266	195773	191858	209125
ВМР 4	2014	10193	7212	13312	9469	275211	192372	178714	58976
	2017	10853	8251	12955	10647	282178	176643	173287	—
СУ	2011	7914	5079	11186	3205	237420	37512	15193	5773
	2017	10187	6887	11837	9861	264862	64361	62302	—

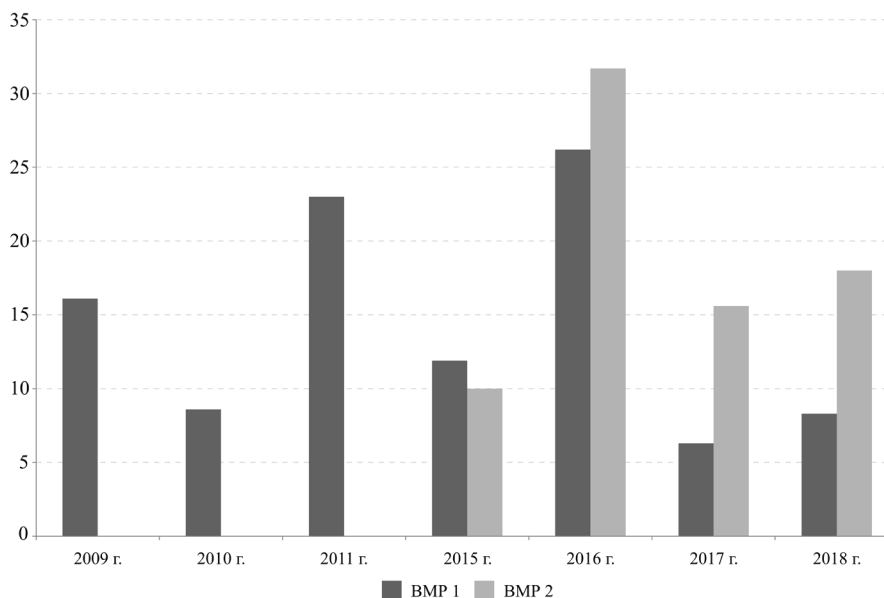
*Примечание.* CPSP – условно-потенциальная семенная продуктивность; CRSP – условно-реальная семенная продуктивность; RSP – реальная семенная продуктивность.

[*Note.* NSE - Average number of seeds with embryo in the fruit; CPSP - Conditionally potential seed productivity; CRSP - Conditionally real seed productivity; RSP - Real seed productivity; “—” No data].

Урожай семян составил 5,8–209,1 тыс. семян на 1 м<sup>2</sup>. Максимальное количество семян на квадратный метр приходится на ценопопуляцию ВМР 3 (см. табл. 7), где отмечена наибольшая плотность генеративных растений на 1 м<sup>2</sup> (0,94–1,09 экз.), тогда как в других ценопопуляциях их плотность составила 0,15–0,60 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Минимальный урожай семян зарегистрирован для Северного Урала.

Образуется огромное число семян, но прорастает лишь небольшая их доля. Основным показателем семенного возобновления является количество появившихся молодых (ювенильных) растений. Во всех изученных нами ценопопуляциях в регионе были отмечены ювенильные особи. Их доля варьировала от 6 до 32%.

В ценопопуляциях ВМР 1 и ВМР 2 ведутся мониторинговые исследования на постоянных площадках. На рис. 4 приведена доля ювенильных особей в разные годы исследования. Она максимальна в 2016 и 2011 гг., когда отмечены максимальные суммы активных температур (>10°C) (см. табл. 2).



**Рис. 4.** Динамика доли ювенильных особей на постоянных площадках в ценопопуляциях ВМР 1 и ВМР 2 за период исследований. По оси абсцисс – изученные ценопопуляции по годам; по оси ординат – доля ювенильных особей, %  
[Fig. 4. The proportion of juvenile individuals in the coenopopulations VMP 1 and VMP 2 over the study period. On the X-axis - Studied coenopopulations by different years; on the Y-axis - Percentage of juvenile individuals, %]

### Обсуждение результатов исследования

Семейство Орхидные содержит самое большое количество видов, имеющих обманную стратегию опыления [43, 44]. Такие виды часто сильно ограничены опылителями [45, 46], поскольку опыляющие их насекомые обладают способностью к ассоциативному обучению, что позволяет им избегать повторных посещений цветов, не приносящих выгоды [47]. Считается, что ограничение опылителями может способствовать отбору цветочных признаков, которые повышают привлекательность для опылителей и эффективность опыления [48–50]. Шмели отдают предпочтение растениям с более крупными соцветиями [51], однако большие соцветия могут истощать ресурсы особей и приводить к их дефициту в последующие годы.

Наши исследования показали, что в пределах Республики Коми в более северных ценопопуляциях образуется достоверно меньшее количество цветков, чем на юге региона. Вероятно, образование небольшого, но устойчивого соцветия оптимально в менее благоприятных условиях. Размеры лепестков цветка *D. cruenta* в разных частях Республики Коми остаются одинаковыми. На Северном Урале цветки отличаются меньшими размерами губы и более крупным шпорцем (см. табл. 3), по-видимому, это приспособление к определенным видам опылителей, обитающим в разных частях региона.

В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха орхидных часто используют такой показатель, как плодозавязываемость («fruit set») – доля цветков, образующих плоды [45, 33]. Репродуктивный успех вида в регионе не связан с количеством цветков в соцветии. Успешность опыления зависит от погодных условий во время цветения вида и локальных условий в конкретном фитоценозе.

Семена *D. cruenta* в регионе – очень маленькие (0,57×0,18 мм), большую их часть (82%) занимает пустое воздушное пространство. Малые размеры и наличие пустого воздушного пространства позволяют семенам распространяться на большие расстояния с помощью ветра. Объем семени и зародыша *D. cruenta* на Севере меньше, чем в более южных частях ареала вида. По региону больше изменяется размер зародыша, чем семенной оболочки. На Северном Урале все признаки более вариабельны, чем в более благоприятных условиях на Вычегодско-Мезенской равнине.

Некоторые исследователи [41, 15] связывают репродуктивный успех орхидных и с числом семян. Данные о количестве семян в одном плоде или особи могут предоставить дополнительную информацию о репродуктивном успехе, так как большое количество семян, произведенных плодами, может компенсировать низкую эффективность опыления и обеспечить сохранение популяции [52].

Коробочка *D. cruenta* в регионе содержит в среднем 9,7 тыс. семян. Их число меняется (от 7,9 до 11,5 тыс. шт.) в зависимости от погодных условий вегетационного периода. Семенная продуктивность плода *D. cruenta* на северном пределе распространения выше, чем в более южных областях. Однако часть сформировавшихся семян к моменту диссеминации из-за отсутствия или недоразвития зародыша могут быть нежизнеспособными (см. рис. 3, с). Неполноценность семян орхидных связывают с недостаточностью опыления, нехваткой ресурсов, повреждением фитофагами и болезнями и аномалиями в строении и развитии зародыша [53]. В наших исследованиях от 1,5 до 59,5% семян оказались неполноценными (табл. 5). Больше их количество отмечено в более суровых условиях Северного Урала и при низких температурах.

Компромисс между размером и количеством семян повсеместен среди растений и может рассматриваться как неизбежное ограничение, обусловленное тем, что растения имеют ограниченное количество ресурсов, доступных для размножения [54]. Существуют две основные эволюционные теории. Так, многочисленные исследования иллюстрируют, что более крупные семена имеют преимущество в условиях нехватки ресурсов или при восстановлении после нападений травоядных или патогенных микроорганизмов [55, 56]. Однако их образование связано с затратами, которые компенсируются уменьшением их количества. С другой стороны, наличие большого количества семян способствует рассеиванию [57] и увеличивает вероятность достижения семенами подходящих местообитаний для прорастания и пополнения.

Наши исследования показали, что в Республике Коми *D. cruenta* образует большее количество семян в коробочке, чем в более южных частях ареала вида, при этом объем его семян и зародышей меньше, чем в центре ареала. Можно предположить, что на северном пределе ареала, где существуют ограничения репродуктивного процесса, у *D. cruenta* имеется дополнительное приспособление для максимальной реализации семенного возобновления (единственного у этого вида) – увеличение числа семян в коробочке при уменьшении их размеров. Вероятно, это общая стратегия Орхидных для компенсации проблем с семенным возобновлением. Так, увеличение числа семян в коробочке отмечено у безнектарных видов орхидей для компенсации более низкой эффективности опыления по сравнению с нектароносными Орхидными [15], у некоторых тропических орхидей, характеризующихся очень низкой плодозавязываемостью [45], а также зафиксировано для нектароносной *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на северном пределе распространения [29].

У орхидных успешное прорастание и появление фотосинтезирующих проростков являются решающими этапами жизненной истории, поскольку семена орхидей необычайно малы и имеют недифференцированный зародыш, содержащий минимальные запасы питательных веществ. При прорастании орхидеи полностью зависят от взаимодействия с микоризой совместимого микобионта, которая колонизирует семена и обеспечивает все питательные вещества, необходимые для развития проростков [58]. Мелкие размеры, летучесть и большое количество семян *D. cruenta* увеличивают их шанс попасть в подходящие условия.

Для видов рода *Dactylorhiza* характерны «волны возобновления» – значительные колебания численности ювенильных растений в популяциях [59], причиной которых является чередование благоприятных и неблагоприятных периодов для выживания протокормов в почве. Для *D. cruenta* в регионе периоды «волн возобновления» совпадают с вегетационными периодами, на которые приходится максимальные суммы активных температур ( $>10^{\circ}\text{C}$ ).

Итогом репродукции является новое поколение растений, и в этом смысле главным и конечным индикатором репродуктивного успеха растений на уровне популяций является численность молодых растений [60]. Присутствие ювенильных особей во всех изученных нами ценопопуляциях *D. cruenta* в разные годы исследования свидетельствует об успешном семенном возобновлении этого вида на северном пределе ареала.

### Заключение

Исследования разных аспектов репродуктивной биологии *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta*, проведенные в 2000–2018 гг. на территории Республики Коми, где проходит северная граница распространения этого вида, позволили выявить некоторые особенности. Установлено, что на репро-

дуктивные характеристики вида влияют температура второй декады июня (время цветения вида), а также сумма активных температур ( $>10^{\circ}\text{C}$ ) текущего вегетационного периода. Выявлено, что на северном пределе распространения, где присутствуют ограничения в репродуктивном процессе, у *D. cruenta* существует дополнительное приспособление для максимальной реализации семенного возобновления – увеличение числа семян в коробочке при общем уменьшении их размеров, что увеличивает шанс семян достигнуть подходящих условий (мест) для прорастания. Присутствие достаточного количества ювенильных растений в популяциях вида в регионе указывает на благоприятные условия для семенного возобновления этого вида.

*Авторы выражают благодарность в.н.с., канд. биол. наук А.В. Бобрецову (Печоро-Ильчский заповедник) за помощь в сборе материала.*

### Литература

1. Chase M.W., Cameron K.M., Freudenstein J.V., Pridgeon A.M., Salazar G., Van den Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2015. Vol. 177. PP. 151–174. doi: [10.1111/boj.12234](https://doi.org/10.1111/boj.12234)
2. Willis K.J. State of the world's plants. Report. London (UK): Royal Botanic Gardens, Kew 2017 [Electronic resource]. Available at: [https://stateoftheworldsplants.com/2017/report/SOTWP\\_2017.pdf](https://stateoftheworldsplants.com/2017/report/SOTWP_2017.pdf) (access: 20.01.2019).
3. Swarts N.D., Dixon K.W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // *Annals of botany*. 2009. Vol. 104, № 3. PP. 543–556. doi: [10.1093/aob/mcp025](https://doi.org/10.1093/aob/mcp025)
4. Rasmussen H.N. Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant. Cambridge : Cambridge University Press, 1995. 444 p.
5. Micheneau C., Johnson S.D., Fay M.F. Orchid pollination: from Darwin to the present day // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 161, № 1. PP. 1–19. doi: [10.1111/j.1095-8339.2009.00995.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00995.x)
6. Fay M.F., Pailler T., Dixon K.W. Orchid conservation: making the links // *Annals of Botany*. 2015. Vol. 116. PP. 377–379. doi: [10.1093/aob/mcv142](https://doi.org/10.1093/aob/mcv142)
7. Gale S.W., Fischer G.A., Cribb P.J., Fay M.F. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice // *Botanical Journal of the Linnenian Society*. 2018. Vol. 186. PP. 425–434. doi: [10.1093/botlinnean/boy003](https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy003)
8. Kull T., Hutchings M.J. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom // *Biological Conservation*. 2006. Vol. 129. PP. 31–39. doi: [10.1016/j.biocon.2005.09.046](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.046)
9. Ghorbani A., Gravendeel B., Naghibi F., de Boer H. Wild orchid tuber collection in Iran: a wake-up call for conservation // *Biodiversity and conservation*. 2014. Vol. 23, № 11. PP. 2749–2760. doi: [10.1007/s10531-014-0746-y](https://doi.org/10.1007/s10531-014-0746-y)
10. Liu Q., Chen J., Corlett R.T., Fan X., Yu D., Yang H., Gao J. Orchid conservation in the biodiversity hotspot of southwestern China // *Conservation Biology*. 2015. Vol. 29, № 6. PP. 1563–1572. doi: [10.1111/cobi.12584](https://doi.org/10.1111/cobi.12584)
11. Fay M.F. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? // *Botanical studies*. 2018. Vol. 59, № 1. PP. 16. doi: [10.1186/s40529-018-0232-z](https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z)
12. Блинова И.В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*. 2008. Т. 113, №1. С. 39–47.



13. Proctor H.C., Harder L.D. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species // Canadian Journal of Botany. 1994. Vol. 72, № 2. PP. 249–255. doi: [10.1139/b94-033](https://doi.org/10.1139/b94-033)
14. Arditti J., Ghani A.K.A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. Vol. 145. PP. 367–421. doi: [10.1111/nph.12500](https://doi.org/10.1111/nph.12500)
15. Sonkoly J.E., Vojtkó A., Török P., Illyés Z., Sramkó G., Tökölyi J., Molnár V.A. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids // Journal of Ecology. 2016. Vol. 104. PP. 343–351. doi: [10.1111/1365-2745.12511](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511)
16. Блинова И.В. Оценка репродуктивного успеха орхидных за Полярным кругом // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2009. Вып. 12. С. 76–83.
17. Vallius E., Salonen V., Kull T. Pollen flow and post-pollination barriers in two varieties of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) // Plant systematics and evolution. 2008. Vol. 274, № 3–4. PP. 171–178. doi: [10.1007/s00606-008-0045-8](https://doi.org/10.1007/s00606-008-0045-8)
18. Hedrén M., Nordström S. Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: morphology, habitat preference and genetic differentiation // Annals of Botany. 2009. Vol. 104. PP. 527–542. doi: [10.1093/aob/mcp102](https://doi.org/10.1093/aob/mcp102)
19. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
20. Kull T., Selgis U., Pecina M.V., Metsare M., Ilves A., Tali K., Shefferson R.P. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists // Ecology and Evolution. 2016. Vol. 6, № 17. PP. 6245–6265. doi: [10.1002/ece3.2363](https://doi.org/10.1002/ece3.2363)
21. Кириллова И.А., Кириллов Д.В., Шадрин Д.М. Морфологический и молекулярно-генетический подходы к изучению рода *Dactylorhiza* в Республике Коми // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 43. С. 44–65. doi: [10.17223/19988591/43/3](https://doi.org/10.17223/19988591/43/3)
22. Lammi A., Kuitunen M. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: an experimental test of the magnet species hypothesis // Oecologia. 1995. Vol. 101, № 4. PP. 500–503. doi: [10.1007/BF00329430](https://doi.org/10.1007/BF00329430)
23. Nilsson L.A. Pollination ecology and evolutionary process in six species of orchids // Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology. 1981. Vol. 593. PP. 1–40.
24. Mattila E., Kuitunen M.T. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae) // Oikos. 2000. Vol. 89, № 2. PP. 360–366. doi: [10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x)
25. Кириллова И.А. *Dactylorhiza cruenta* (O. F. Muell) Soó (Orchidaceae) в Республике Коми // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы XVIII Всероссийской молодежной научной конференции. Сыктывкар, 2011. С. 30–32.
26. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // American Journal of Botany. 1979. Vol. 66, № 10. PP. 1128–1137. doi: [10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x)
27. Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // American Journal of Botany. 1980. Vol. 67, № 4. PP. 508–518. doi: [10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x)
28. Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border // Contemporary problems of ecology. 2015. Vol. 8, № 4. PP. 512–522. doi: [10.1134/S1995425515040095](https://doi.org/10.1134/S1995425515040095)
29. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивная биология *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 38. С. 68–88. doi: [10.17223/19988591/38/4](https://doi.org/10.17223/19988591/38/4)

30. Ходачек Е.А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 7. С. 995–1009.
31. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
32. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1960. Т. II. С. 20–40.
33. Kindlmann P., Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids // Folia Geobotanica. 2006. Vol. 41, № 1. PP. 47–60. doi: [10.1007/BF02805261](https://doi.org/10.1007/BF02805261)
34. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. 314 p.
35. Averyanov L.V. A review of the genus *Dactylorhiza* // Orchid biology. Reviews and perspectives. 1990. Vol. 5. PP. 159–206.
36. Gamarra R., Galán P., Pedersen H.A., Ortúñez E., Sanz E. Seed micromorphology in *Dactylorhiza* Necker ex Nevski (Orchidaceae) and allied genera // Turkish Journal of Botany. 2015. Vol. 39, № 2. PP. 298–309. doi: [10.3906/bot-1401-66](https://doi.org/10.3906/bot-1401-66)
37. Виноградова Т.Н., Пегова А.Н., Осипьянц А.И., Пугачева П.В., Савченко А.С. Потенциальная всхожесть, индивидуальная и географическая изменчивость семян пальчатокоренника мясо-красного – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó // Биологический вестник Харьковского нац. университета. 2003. Т. 7, № 1. С. 64–66.
38. Никишина Т.В., Попов А.С., Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Широков А.И., Коломейцева Г.Л. Криоконсервация семян орхидей // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2007. № 8 (36). С. 38–43.
39. Vojnanský V., Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora: the Carpathian Mountains region. Springer Science & Business Media, 2007. 1046 p.
40. Хомутовский М.И. Эффективность опыления некоторых видов орхидных Валдайской возвышенности // Охрана и культивирование орхидей: материалы IX Междунар. науч. конф. М.: Тов. научн. изд. КМК, 2011. С. 456–461.
41. Nazarov V.V. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl // Journal Europäischer Orchideen. 1998. Vol. 30, № 3. PP. 591–602.
42. Кривошеев М.М., Ишмурагова М.М., Суюндуков И.В. Показатели семенной продуктивности некоторых видов орхидей (Orchidaceae Juss.) Южного Урала, рассчитанные с применением программы ImageJ // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2014. № 3, ч. 3. С. 49–57.
43. Jersáková J., Johnson S.D., Kindlmann P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids // Biological reviews. 2006. Vol. 81, № 2. PP. 219–235. doi: [10.1017/S1464793105006986](https://doi.org/10.1017/S1464793105006986)
44. Renner S.S. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution // Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization / eds. N.M. Waser, J. Ollerton. Chicago: University of Chicago Press, 2006. PP. 123–144.
45. Neiland M.R.M., Wilcock C.C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // American Journal of Botany. 1998. Vol. 85. PP. 1657–1671. doi: [10.2307/2446499](https://doi.org/10.2307/2446499)
46. Tremblay R.L., Ackerman J.D., Zimmerman J.K., Calvo R.N. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification // Biological Journal of the Linnean Society. 2004. Vol. 84, № 1. PP. 1–54. doi: [10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x)
47. Biernaskie J.M., Walker S.C., Gegeer R.J. Bumblebees learn to forage like Bayesians // The American Naturalist. 2009. Vol. 174. PP. 413–423. doi: [10.1086/603629](https://doi.org/10.1086/603629)
48. Sletvold N., Grindeland J.M., Ågren J. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica* // New Phytologist. 2010. Vol. 188, № 2. PP. 385–392. doi: [10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x)

49. Sletvold N., Ågren J. Nonadditive effects of floral display and spur length on reproductive success in a deceptive orchid // Ecology. 2011. Vol. 92, № 12. PP. 2167–2174. doi: [10.1890/11-0791.1](https://doi.org/10.1890/11-0791.1)
50. Internicola A.I., Harder L.D. Bumble-bee learning selects for both early and long flowering in food-deceptive plants // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2011. Vol. 279, № 1733. PP. 1538–1543. doi: [10.1098/rspb.2011.1849](https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1849)
51. Makino T.T., Sakai S. Experience changes pollinator responses to floral display size: from size-based to reward-based foraging // Functional Ecology. 2007. Vol. 21, № 5. PP. 854–863. doi: [10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x)
52. Cole F.R., Firmage D.H. The floral ecology of *Platanthera blephariglottis* // American Journal of Botany. 1984. Vol. 71, № 5. PP. 700–710. doi: [10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x)
53. Андропова Е.В. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 7. С. 858–863.
54. Eriksson O., Kainulainen K. The evolutionary ecology of dust seeds // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2011. Vol. 13, № 2. PP. 73–87. doi: [10.1016/j.ppees.2011.02.002](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.002)
55. Leishman M.R., Wright I.J., Moles A.T., Westoby M. The evolutionary ecology of seed size // Seeds: the ecology of regeneration in plant communities / ed. M. Fenner. Vol. 2. Oxon: CABI Publishing, 2000. PP. 31–57.
56. Moles A.T., Westoby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature // Journal of Ecology. 2004. Vol. 92, № 3. PP. 372–383. doi: [10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x)
57. Eriksson O., Jakobsson A. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants // Evolutionary Ecology. 1999. Vol. 13, № 4. PP. 411–423. doi: [10.1023/A:1006729311664](https://doi.org/10.1023/A:1006729311664)
58. Jersáková J., Malinová T. Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids // New Phytologist. 2007. Vol. 176, № 2. PP. 237–241. doi: [10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x)
59. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 147–150.
60. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.

Поступила в редакцию 23.04.2019 г.; повторно 23.10.2019 г.;  
принята 19.12.2019 г.; опубликована 27.03.2020 г.

**Авторский коллектив:**

**Кириллова Ирина Анатольевна** – канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).  
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7774-7709>  
E-mail: [kirillova\\_orchid@mail.ru](mailto:kirillova_orchid@mail.ru)

**Кириллов Дмитрий Валерьевич** – канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).  
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X>  
E-mail: [kirdimka@mail.ru](mailto:kirdimka@mail.ru)

**Для цитирования:** Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Репродуктивный успех *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) на северном пределе ареала // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 25–49. doi: [10.17223/19988591/49/2](https://doi.org/10.17223/19988591/49/2)

**For citation:** Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution area. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:25-49. doi: 10.17223/19988591/49/2 In Russian, English Summary

**Irina A. Kirillova, Dmitry V. Kirillov**

*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation*

### **Reproductive success of *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* (Orchidaceae) on the northern border of its distribution area**

Due to specific biology, high decorative properties and poor resistance against anthropogenic factors, the orchids are among highly vulnerable plants in the flora of the world. Their protection cannot be efficient without the knowledge on their reproductive biology. These data are especially important for species on the borders of their distribution area with additional reproduction limiting factors. Our study object is a rare orchid species *Dactylorhiza incarnata* subsp. *cruenta* (Orchidaceae). Its biology is practically not studied.

We carried out investigations during 2000-2018 on the territory of the Komi Republic. We studied 5 coenopopulations (CP) of this species within the Vychegda-Mezen Plain (N61°38'59.01" E50°40'14.32") and the Northern Urals (N62°04'14.48" E58°29'27.97") (See Fig. 1 and Table 1). Some of them have been observed for a number of years. The average daily air temperatures in summer in these habitats in different years of the study are shown in Table 2. Morphometric characteristics of flowers and fruit in different populations of this species in the region were investigated (See Tables 3 and 4). A light microscope LOMO MSP-2 (4.5 × zoom) with a digital camcorder LOMO TC-500 was used to study seed morphometry. ToupView software was used in the research. We analyzed the average length and width of the seed, the ratio of these parameters, seed and embryo volume and the percentage of empty air space in the seed. In order to estimate seed quality, we took seed mixture from capsules from different plants throughout one CP (at least 600 seeds from each CP). Seeds without embryo were considered invalid. Seed number in capsules was determined using our original approach developed on the basis of the ImageJ 1.5 software (Kirillova and Kirillov, 2015 and 2017). We studied fruit set (See Fig. 2), seed morphometry and seed productivity of the species (See Tables 5-7). The data were processed by statistical methods using Microsoft Office Excel 2010; statistical calculations were performed using the R (ver.3.3.2). The data in the text and the tables are given as arithmetic mean with standard deviation ( $M \pm SD$ ), as well as minimal and maximal values.

Our studies showed that within the Komi Republic, in more northern coenopopulations, a significantly smaller number of flowers are formed than in the south of the region. Probably, the formation of a small but steady inflorescence is optimal in less favorable conditions. A change in the size of the flower (lip and spur) indicates adaptation to various pollinators in different parts of the Komi Republic (in the Vychegda-Mezen Plain and the Northern Urals) (See Table 3). We established that the effectiveness of pollination of the species in the Komi Republic was 59%; it is not related to the number of flowers. We revealed that the reproductive characteristics of the species are influenced by the temperature of the second decade of June (the time of flowering of the species in the region), as well as the sum of active temperatures ( $> 10^{\circ}\text{C}$ ) for the entire summer period. Seeds (0.57 mm long and 0.18 mm wide) and

embryos (0.16×0.10 mm) of *D. cruenta* were smaller in the model region than in other parts of the species distribution area. Reproduction limiting at the European North of Russia is compensated by the formation of a larger number of seeds in a fruit, with a general decrease in their size which increases the chance of seeds to reach suitable conditions (places) for germination. Seed productivity is high, one fruit contains 9.7 thousand seeds and real seed productivity of the generative individual is 131.3 thousand seeds (See Table 7). The final indicator of reproductive success of the species at the population level is the number of young plants. The presence of juvenile individuals in all the studied coenopopulations of *D. cruenta* in different years of the study testifies to the successful seed reproduction of this species on the Northern border of its distribution area.

*The paper contains 4 Figures, 7 Tables and 60 References.*

**Key words:** Orchidaceae; morphometry of orchid seeds; seed quality; fruit set; seed productivity.

**Funding:** The research was carried out within the framework of the State Task (Project No AAAA-A19-119011790022-1).

**Acknowledgments:** The Authors express their deep gratitude to AV Bobretsov, Cand. Sci. (Biol.), a Researcher of the Pechora-Ilych Nature Reserve, for help in collecting material.

*The Authors declare no conflict of interest.*

### References

1. Chase MW, Cameron KM, Freudenstein JV, Pridgeon AM, Salazar G, Van den Berg C, Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical J the Linnean Society*. 2015;177:151-174. doi: 10.1111/boj.12234
2. Willis KJ. State of the world's plants. Report. London (UK): Royal Botanic Gardens, Kew 2017 [Electronic resource]. Available at: [https://stateoftheworldsplants.com/2017/report/SOTWP\\_2017.pdf](https://stateoftheworldsplants.com/2017/report/SOTWP_2017.pdf) (access 20.01.2019)
3. Swarts ND, Dixon KW. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*. 2009;104(3):543-556. doi: 10.1093/aob/mcp025
4. Rasmussen HN. Terrestrial orchids: From seed to mycotrophic plant. Cambridge: Cambridge University Press; 1995. 444 p.
5. Micheneau C, Johnson SD, Fay MF. Orchid pollination: From Darwin to the present day. *Botanical J the Linnean Society*. 2009;161(1):1-19. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00995.x
6. Fay MF, Pailler T, Dixon KW. Orchid conservation: Making the links. *Annals of Botany*. 2015;116:377-379. doi: 10.1093/aob/mcv142
7. Gale SW, Fischer GA, Cribb PJ, Fay MF. Orchid conservation: Bridging the gap between science and practice. *Botanical J the Linnenian Society*. 2018;186:425-434. doi: 10.1093/botlinnean/boy003
8. Kull T, Hutchings MJ. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom. *Biological Conservation*. 2006;129:31-39. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.046
9. Ghorbani A, Gravendeel B, Naghibi F, de Boer H. Wild orchid tuber collection in Iran: A wake-up call for conservation. *Biodiversity and Conservation*. 2014;23(11):2749-2760. doi: 10.1007/s10531-014-0746-y
10. Liu Q, Chen J, Corlett RT, Fan X, Yu D, Yang H, Gao J. Orchid conservation in the biodiversity hotspot of southwestern China. *Conservation Biology*. 2015;29(6):1563-1572. doi: 10.1111/cobi.12584
11. Fay MF. Orchid conservation: How can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*. 2018;59(1):16. doi: 10.1186/s40529-018-0232-z

12. Blinova IV. Orchid pollination in northern latitudes. *Byulleten "Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskii = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2008;113(1):39-47. In Russian
13. Proctor HC, Harder LD. Pollen load, capsule weight, and seed production in three orchid species. *Canadian J Botany*. 1994;72(2):249-255. doi: [10.1139/b94-033](https://doi.org/10.1139/b94-033)
14. Arditti J, Ghani AKA. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist*. 2000;145:367-421. doi: [10.1111/nph.12500](https://doi.org/10.1111/nph.12500)
15. Sonkoly JE, Vojtkó A, Török P, Illyés Z, Sramkó G, Tökölyi J, Molnár VA. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids. *J Ecology*. 2016;104:343-351. doi: [10.1111/1365-2745.12511](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511)
16. Blinova IV. The estimation of reproductive success in orchid species north of the Arctic circle in Europe. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya I ekologiya = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2009;12:76-83. In Russian
17. Vallius E, Salonen V, Kull T. Pollen flow and post-pollination barriers in two varieties of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2008;274(3-4):171-178. doi: [10.1007/s00606-008-0045-8](https://doi.org/10.1007/s00606-008-0045-8)
18. Hedrén M, Nordström S. Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: Morphology, habitat preference and genetic differentiation. *Annals of Botany*. 2009;104:527-542. doi: [10.1093/aob/mcp102](https://doi.org/10.1093/aob/mcp102)
19. Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Tatarenko IV. Orkhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana) [Orchids of Russia (Biology, Ecology and Protection)]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2014. 437 p. In Russian
20. Kull T, Selgis U, Peciņa MV, Metsare M, Ilves A, Tali K, Shefferson RP. Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists. *Ecology and Evolution*. 2016;6(17):6245-6265. doi: [10.1002/ece3.2363](https://doi.org/10.1002/ece3.2363)
21. Kirillova IA, Kirillov DV, Shadrin DM. Molecular and morphological approaches to studying the *Dactylorhiza* genus in the Komi Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:44-65. doi: [10.17223/19988591/43/3](https://doi.org/10.17223/19988591/43/3) In Russian, English Summary
22. Lammi A, Kuitunen M. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: An experimental test of the magnet species hypothesis. *Oecologia*. 1995;101(4):500-503. doi: [10.1007/BF00329430](https://doi.org/10.1007/BF00329430)
23. Nilsson LA. *Pollination ecology and evolutionary process in six species of orchids. Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology*. 1981;593:1-40.
24. Mattila E, Kuitunen MT. Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos*. 2000;89(2):360-366. doi: [10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x)
25. Kirillova IA. *Dactylorhiza cruenta* (O. F. Muell) Soó (Orchidaceae) v Respublike Komi [Dactylorhiza cruenta (O. F. Muell) Soó (Orchidaceae) in the Komi Republic]. In: *Actual'nie problemi biologii I ekologii. Materiali XVIII Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii [Actual Problems of Biology and Ecology. Proc. of the XVIII All-Russian Sci. Conf. (Syktyvkar, Russia, 04-08 April, 2011)]*. Syktyvkar: Komi SC UB RAS Publ.; 2011. pp. 30-32. In Russian
26. Arditti J, Michaud JD, Healey PL. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis*. *American J Botany*. 1979;66(10):1128-1137. doi: [10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06332.x)
27. Healey PL, Michaud JD, Arditti J. Morphometry of Orchid Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes*. *American J Botany*. 1980;67(4):508-518. doi: [10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07678.x)

28. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(4):512-522. doi: [10.1134/S1995425515040095](https://doi.org/10.1134/S1995425515040095)
29. Kirillova IA, Kirillov DV. Reproductive biology of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) on its northern distribution border (The Komi Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:68-88. doi: [10.17223/19988591/38/4](https://doi.org/10.17223/19988591/38/4) In Russian, English Summary
30. Khodachek EA. Semennaya produktivnost' arkticheskikh rasteniy v fitotsenozakh Zapadnogo Taymira [Seed productivity of Arctic plants in phytocenoses of the Western Taimyr]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1970;55(7):995-1009. In Russian
31. Vaynagiy IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the methodology for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
32. Rabotnov TA. Metodi izucheniya semennogo razmnozheniya travyanistikh rasteniy v soobshestvakh [The method of herbaceous plants seed propagation in communities investigations]. In: *Polyevaya geobotanika [Field geobotany]*. Vol. 2. Lavrenko EM and Korchagin AA, editors. Moscow; St. Petersburg: Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1960. pp. 20-40. In Russian
33. Kindlmann P, Jersáková J. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*. 2006;41(1):47-60. doi: [10.1007/BF02805261](https://doi.org/10.1007/BF02805261)
34. Dressler RL. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Cambridge University Press; 1993. 314 p.
35. Averyanov LV. A review of the genus *Dactylorhiza*. *Orchid Biology. Reviews and Perspectives*. 1990;5:159-206.
36. Gamarra R, Galán P, Pedersen HÆ, Ortúñez E, Sanz E. Seed micromorphology in *Dactylorhiza* Necker ex Neeski (Orchidaceae) and allied genera. *Turkish J Botany*. 2015;39(2):298-309. doi: [10.3906/bot-1401-66](https://doi.org/10.3906/bot-1401-66)
37. Vinogradova TN, Pegova AN, Osip'yants AI, Pugacheva PV, Savchenko AS. Potentsial'naya vskhozhest', individual'naya i geograficheskaya izmenchivost' semyan pal'chatokorenika myzho-krasnogo – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó [Potential viability and individual and geographic changeability of seeds of the early marsh orchid – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó]. *Biologicheskiy vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo universiteta = The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series "Biology"*. 2003;7(1):64-66. In Russian
38. Nikishina TV, Popov AS, Vakhrameeva MG, Varlygina TI, Shirokov AI, Kolomeitseva GL. Cryoconservation of seeds of several temperature orchids. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2007;8(36):38-43. In Russian
39. Boj'nanský V, Fargašová A. Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora: The Carpathian Mountains region. Springer Science & Business Media; 2007. 1046 p.
40. Homutovskiy MI. Pollination efficiency of some orchids species in Valday Elevation. In: *Ohrana i kul'tivirovanie orhidey*. Materialy mezhd. nauch. konf. [Orchid Conservation and Cultivation. Proc. of the Int. Sci. Conf. (St. Petersburg, Russia, 26-30 May, 2011)]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2011. pp. 456-461. In Russian
41. Nazarov VV. Samenproduktivität europäischer Orchideen. I. Methoden zur Bestimmung der Samenzahl. *J Europaischer Orchideen*. 1998;30(3):591-602. In German
42. Krivosheev MM, Ishmuratova MM, Suyundukov IV. Seed productivity indicators of certain orchid species (Orchidaceae Juss.) in South Urals calculated by using the ImageJ program. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo = Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*. 2014;3(3):49-57. In Russian
43. Jersáková J, Johnson SD, Kindlmann P. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*. 2006;81(2):219-235. doi: [10.1017/S1464793105006986](https://doi.org/10.1017/S1464793105006986)

44. Renner SS. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In: *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization*. NM Waser and J Ollerton, editors. Chicago: University of Chicago Press; 2006. pp. 123-144.
45. Neiland MRM, Wilcock CC. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American J Botany*. 1998;85:1657-1671. doi: [10.2307/2446499](https://doi.org/10.2307/2446499)
46. Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: A spasmodic journey to diversification. *Biological J the Linnean Society*. 2004;84(1):1-54. doi: [10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x)
47. Biernaskie JM, Walker SC, Gegeer RJ. Bumblebees learn to forage like Bayesians. *The American Naturalist*. 2009;174:413-423. doi: [10.1086/603629](https://doi.org/10.1086/603629)
48. Sletvold N, Grindeland JM, Ågren J. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica*. *New Phytologist*. 2010;188(2):385-392. doi: [10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x)
49. Sletvold N, Ågren J. Nonadditive effects of floral display and spur length on reproductive success in a deceptive orchid. *Ecology*. 2011;92(12):2167-2174. doi: [10.1890/11-0791.1](https://doi.org/10.1890/11-0791.1)
50. Internicola AI, Harder LD. Bumble-bee learning selects for both early and long flowering in food-deceptive plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2011;279(1733):1538-1543. doi: [10.1098/rspb.2011.1849](https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1849)
51. Makino TT, Sakai S. Experience changes pollinator responses to floral display size: From size-based to reward-based foraging. *Functional Ecology*. 2007;21(5):854-863. doi: [10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01293.x)
52. Cole FR, Firmage DH. The floral ecology of *Platanthera blephariglottis*. *American J Botany*. 1984;71(5):700-710. doi: [10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x](https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14177.x)
53. Andronova EV. Lethal anomalies of the structure and development of the embryo in *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2011;96(7):858-863. In Russian
54. Eriksson O, Kainulainen K. The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2011;13(2):73-87. doi: [10.1016/j.ppees.2011.02.002](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.02.002)
55. Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M. The evolutionary ecology of seed size. In: *Seeds: The ecology of Regeneration in Plant Communities*. Fenner M, editor. 2nd ed. Oxon: CABI Publ.; 2000. pp. 31-57.
56. Moles AT, Westoby M. Seedling survival and seed size: A synthesis of the literature. *J Ecology*. 2004;92(3):372-383. doi: [10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x)
57. Eriksson O, Jakobsson A. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology*. 1999;13(4):411-423. doi: [10.1023/A:1006729311664](https://doi.org/10.1023/A:1006729311664)
58. Jersáková J, Malinová T. Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids. *New Phytologist*. 2007;176(2):237-241. doi: [10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02223.x)
59. Vakhrameeva MG, Denisova LV, Nikitina SV. Osobennosti struktury tsenopopulyatsiy vidov semeystva orkhidnykh [Features of the coenopopulation structure of the orchid family species]. In: *Populyatsionnaya ekologiya rasteniy* [Population Ecology of Plants]. Zaugol'nova LB, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1987. pp. 147-150. In Russian
60. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimentenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: Theoretical bases and methodology of study]. Sumi: Universitetskaya kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian

Received 23 April 2019; Revised 23 October 2019;  
Accepted 19 December 2019; Published 27 March 2020.



**Author info:**

**Kirillova Irina A.**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Geobotany and Comparative Floristics, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation. ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7774-7709>

E-mail: [kirillova\\_orchid@mail.ru](mailto:kirillova_orchid@mail.ru)

**Kirillov Dmitriy V.**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Computer Technologies and Models, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation. ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6577-693X>

E-mail: [kirdimka@mail.ru](mailto:kirdimka@mail.ru)

УДК 581.9 (1-925.116)  
doi: 10.17223/19988591/49/3

**А.Ю. Королюк, М.П. Тищенко**

*Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия*

## **Флористическое разнообразие луговой и степной растительности правобережной части Верхнего Приобья**

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ гос. регистрации АААА-А17-117012610052-2)

*Проведен анализ флористического разнообразия степей и лугов Верхнего Приобья с помощью формализованных методов обработки массива в объеме 505 геоботанических описаний. С применением кластерного анализа (Modified TWINSpan Classification в программе JUICE 7.0) выделено 4 обобщенных типа растительных сообществ: степи, остепненные луга, пастбищные и залежные луга, лесные луга. С использованием формальных критериев охарактеризовано 8 эколого-ценотических групп видов растений, индицирующих или дифференцирующих типы растительных сообществ. Проанализировано соотношение данных групп и синтаксонов флористической классификации растительности ранга класса и порядка. С помощью фитоиндикационных шкал по факторам увлажнения и богатства-засоления почв, пастбищной дигрессии и гемероботолерантности проведена экологическая оценка выделенных типов сообществ. Показана ведущая роль факторов увлажнения почвы и антропогенной нагрузки на дифференциацию степной и луговой растительности. Методом опосредованной ординации установлены статистически значимые различия ( $p \leq 0,05$ ) по положению сообществ на данных экологических градиентах.*

**Ключевые слова:** растительность; биоразнообразие; ординация; экологические шкалы растений; Западная Сибирь.

### **Введение**

Лесостепь в планетарном масштабе является одним из наиболее гетерогенных биомов [1, 2]. Горные и равнинные лесостепные ландшафты Сибири выделяются высоким флористическим и фитоценотическим разнообразием. Обширная и преимущественно лесостепная территория располагается в правобережье Оби между ее долиной и Салаирским кряжем. Луговые и степные сообщества в сочетании с мелколиственными лесами формируют здесь зональные комплексы растительности, а также вносят значительный вклад во флористическое разнообразие региона в целом. Травяная растительность характеризуется большим разнообразием сообществ [3], чему способствует широкий спектр занимаемых ими местообитаний. Луговые

степи и остепненные луга являются естественным зональным элементом в лесостепной зоне, в то время как в подтаежных ландшафтах луговые ценозы имеют преимущественно вторичный характер, сформировавшись на месте сведенных лесов. В сложении интересующих нас сообществ в различных соотношениях принимают участие виды растений, относящиеся к различным эколого-ценотическим группам (ЭЦГ), которые индицируют как условия местообитаний, так и характер антропогенного воздействия. Корректно выделенные группы видов, имеющих индикационное или дифференцирующее значение, могут служить основой для построения системы классификации растительности, для оценки экологических особенностей местообитаний и происхождения конкретных ценозов.

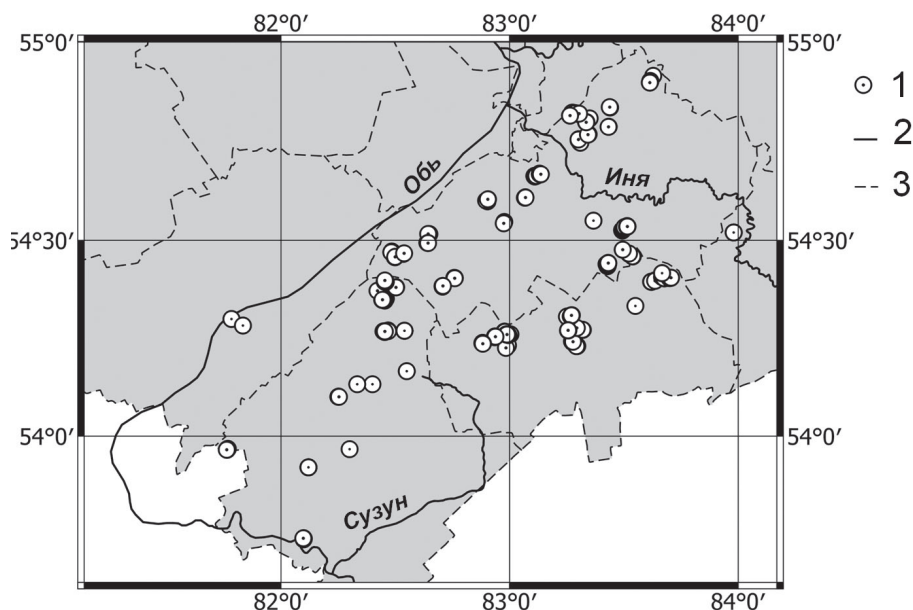
Цель работы – на основе формализованного анализа геоботанических данных выделить эколого-ценотические группы видов степной и луговой растительности правобережной части Верхнего Приобья и охарактеризовать с их использованием типы сообществ высокого синтаксономического ранга.

### Материалы и методики исследования

Исследования проведены в правобережье Оби в пределах Новосибирской области (53°30'N – 55°N, 81°30'E – 84°E) (рис. 1). Территория представляет собой слабонаклонную предгорную равнину, примыкающую к западному макросклону Салаирского кряжа. Равнина перекрыта мощным покровом лёссовидных отложений и отличается сильной расчлененностью рельефа, основу которого составляет широко развитая овражно-балочная сеть. Согласно геоботаническому районированию, район исследования полностью лежит в лесостепной зоне. Н.И. Макунина [4] относит его к северной предгорной лесостепи. Зональная растительность представлена остепненными травяными осиново-березовыми лесами, а также остепненными лугами и луговыми степями на выщелоченных среднесиловых черноземах.

В основу работы положены 352 геоботанических описания с территории правобережной части Верхнего Приобья, выполненных в 2019 г. М.П. Тищенко (193 описания) и А.Ю. Королюком (159). Также в анализ включены 153 описания из опубликованных работ других авторов [3, 5, 6], ценность которых, в том числе, в том, что каждое геоботаническое описание привязано к синтаксонам флористической классификации на уровнях от ассоциации до класса. Это позволяет интерпретировать выделяемые в ходе анализа типы растительных сообществ с различных позиций.

С использованием программы IBIS 7.2 [7] подготовлена валовая таблица, для последующего анализа из нее удалены виды, встреченные в 1–3 описаниях, а также растения, для которых указана лишь родовая принадлежность. Данная таблица обработана в JUICE 7.0 [8] с применением Modified TWINSpan Classification [9], в качестве меры сходства использовался коэффициент Сёрнсена (минимальный порог 0,3).



**Рис. 1.** Картограмма района исследований: 1 – местонахождения геоботанических описаний; 2 – реки; 3 – границы административных районов.

[Fig. 1. Map of the study area. 1 - Locations of the relevés; 2 - Rivers; 3 - Borders of administrative regions]

Уровень деления в 25 кластеров примерно в два раза превышает число ассоциаций, которые отмечены на данной территории или могут быть встречены с высокой степенью вероятности. Результаты обработки представлены в виде дерева (дендрограммы), построенного в JUICE и отражающего пошаговое разделение массива описаний, а также серии синоптических таблиц с различным числом кластеров, представляющих отличающиеся типы сообществ. Для последних созданы сводные описания – списки видов с показателями встречаемости и активности. Второй показатель высчитывался как корень квадратный из произведения встречаемости вида на его среднее проективное покрытие. Он отражает степень доминирования вида в типе сообществ.

На следующем этапе определены дифференцирующие виды. Для этого использованы два формальных критерия, предложенные и апробированные в работах европейских ботаников [10, 11], с небольшой модификацией: 1) дифференцирующий вид синтаксона должен иметь встречаемость более чем в два раза выше, чем в других синтаксонах этого ранга; 2) он должен иметь встречаемость более чем на 20% выше, чем в других синтаксонах этого ранга. Состав диагностических комбинаций классов и порядков флористической классификации определен в соответствии с опубликованными работами по району исследования [3, 6, 12], а также с обобщающей европейской сводкой [13].

Для оценки экологических особенностей местообитаний использованы фитоиндикационные шкалы: пастбищной дигрессии [14], богатства-засоления и увлажнения почвы [15], гемероботолерантности [16]. Экологические статусы описаний высчитаны по следующей формуле:

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

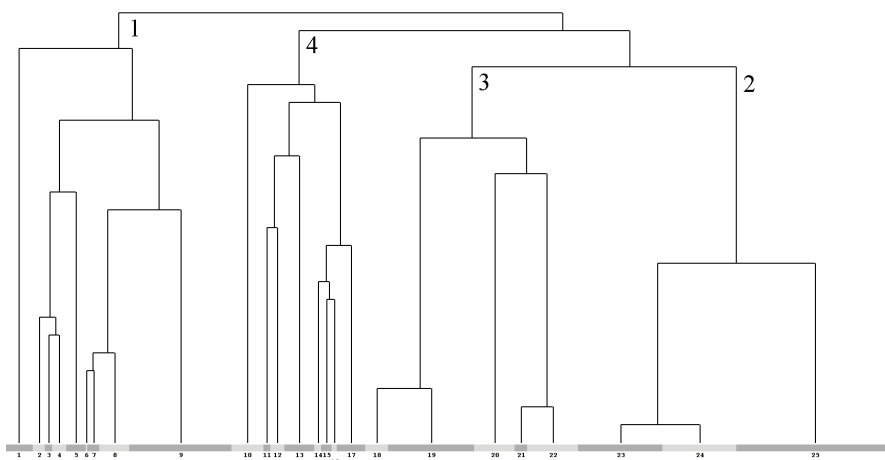
где  $Stat$  – статус описания;  $mid(i)$  – медиана  $i$ -го вида [14];  $N$  – количество видов в описании.

### Результаты исследования и обсуждение

Формализованный анализ больших массивов геоботанических описаний позволяет корректно выделять эколого-ценотические группы видов. В своем исследовании мы использовали кластерный анализ для разграничения типов растительных сообществ с последующим установлением дифференцирующих видов на основании количественных критериев.

На первом шаге кластеризации все описания разделились на два типа – степной и луговой (рис. 2). На следующем шаге в степном типе отделилась небольшая группа описаний (крайняя левая ветвь дендрограммы), представляющих флористически бедные экстразональные степные ценозы, описанные Г.Д. Дыминой [5] с единственного локалитета в окрестностях с. Шарчино Искитимского района. В последующем анализе мы включили их в первый кластер. Луговые сообщества разделились на три группы, сопоставимые по числу описаний. Таким образом, выделено 4 обобщенных типа растительных сообществ, для которых построена синоптическая таблица с учетом показателей встречаемости и активности видов (таблица). Применение к ней приведенных выше критериев дифференцирующих видов позволило определить растения, индицирующие тот или иной тип, а также их различные сочетания. В соответствии с этим выделено 8 ЭЦГ, имеющих индикационное (дифференцирующее) значение для исследованного региона. Пожалуй, наибольший интерес представляют первые четыре группы, четко связанные с выделенными типами сообществ, группы такого типа могут рассматриваться как индикационные. Группы, которые охватывают несколько типов, мы считаем дифференцирующими.

Первая ЭЦГ в составе 14 видов может быть охарактеризована как степная. Она включает в себя широко распространенные ксерофитные растения. В степной зоне они выступают характерными элементами зональной растительности. В лесостепных ландшафтах Приобья эти виды встречаются в наиболее сухих местообитаниях, преимущественно по выпуклым склонам балок световых экспозиций. Многие из представителей данной группы используются для диагноза степного класса *Festuco-Brometea* и входящих в его состав порядков.



**Рис. 2.** Кластерный анализ массива геоботанических описаний.  
 Типы растительных сообществ: 1 – степи; 2 – остепненные луга;  
 3 – пастбищные и залежные луга; 4 – лесные луга  
**[Fig. 2.** Cluster analysis of the relevés. 1 - Steppes; 2 - Xeric meadows;  
 3 - Pasture and long fallow meadows; 4 - Forest meadows]

**Синоптическая таблица (приведены виды с встречаемостью  
 выше 20%, хотя бы в одном типе сообществ)  
 [Synoptic table (species with constancy more than 20%)]**

Показатель [Feature]	Встречаемость [Constancy], %				Активность [Importance value]			
	1	4	3	2	1	4	3	2
Номер кластера [Cluster number]	1	4	3	2	1	4	3	2
Число описаний [Number of relevés]	129	179	121	76	129	179	121	76
1-я группа [First Group]								
<i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd.	83	20	13		23	2	2	
<i>Stipa capillata</i> L.	85	6	3		31	1	1	
<i>Nonea rossica</i> Steven	54	13	26		5	1	2	
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	48	12	7		4	1	1	
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	48	4	3		13	1		
<i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link	48	9	2		3	1		
<i>Seseli ledebourii</i> G. Don	40	1			7			
<i>Potentilla humifusa</i> Willd. ex Schldl.	42	1	1		4			
<i>Festuca pseudovina</i> Hack. ex Wiesb.	33	4	3		5	1	1	
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	31	2	1		8			
<i>Galatella angustissima</i> (Tausch) Novopokr.	30	3			2			
<i>Veronica incana</i> L.	24	2	1		4			
<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr.	24				4			
<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss.	24				2			
2-я группа [Second Group]								
<i>Seseli libanotis</i> (L.) W.D.J. Koch	20	76	36	12	3	11	7	1
<i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl.	34	70	11	12	5	12	2	2
<i>Lupinaster pentaphyllus</i> Moench	10	68	20	23	1	5	2	2
<i>Galium ruthenicum</i> Willd.	23	48	23	13	2	5	2	1
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	12	46	11	17	1	5	1	2
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	5	47	14	11		8	3	2
<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh.	17	42	18	3	1	3	2	

Продолжение таблицы [Table (cont.)]

Показатель [Feature]	Встречаемость [Constancy], %				Активность [Importance value]			
<i>Artemisia latifolia</i> Ledeb.	17	42	2	4	2	10		1
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	3	38	4	11		3		1
<i>Galatella biflora</i> (L.) Nees	6	39	1	6	1	4		1
<i>Filipendula stepposa</i> Juz.		30	2	4		4		1
3-я группа [Third Group]								
<i>Trifolium pratense</i> L.	8	28	79	19	1	3	12	3
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	2	20	63	12	1	2	9	1
<i>Plantago media</i> L.	13	11	47	3	2	1	8	
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	14	15	37	7	1	1	4	1
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	6	9	46	2	2	1	13	
<i>Geum aleppicum</i> Jacq.	5	15	38	13		1	3	1
<i>Plantago major</i> L.		3	28	3			6	
<i>Rumex acetosella</i> L.	6	1	28		1		2	
<i>Prunella vulgaris</i> L.		2	31				4	
4-я группа [Fourth Group]								
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Besser	6	46	37	92	1	5	4	13
<i>Vicia sepium</i> L.		33	25	75		2	2	6
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	1	13	6	87		2	1	30
<i>Heracleum dissectum</i> Ledeb.		24	9	75		3	2	18
<i>Crepis sibirica</i> L.		27	4	62		5	1	10
<i>Aegopodium podagraria</i> L.		2	4	50		1		23
<i>Geranium sylvaticum</i> L.		12	8	48		1	1	4
<i>Urtica dioica</i> L.		1	2	50				13
<i>Bupleurum longifolium</i> L.		8	2	44		1		10
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	1	9		33		4		17
<i>Angelica sylvestris</i> L.		6	6	37		1	1	5
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle		4		40				8
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.		11	1	36		1		3
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.		1	4	34				12
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	1	2	6	38			1	2
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.		2	4	36			1	5
<i>Vicia sylvatica</i> L.		4		38				3
<i>Lathyrus gmelinii</i> Fritsch		6	1	29		1		2
<i>Trollius asiaticus</i> L.		2	2	27		1		5
<i>Polemonium caeruleum</i> L.				32				4
<i>Delphinium elatum</i> L.		3		28				4
<i>Rubus idaeus</i> L.				24				6
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.		2		25				3
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.		2		24				3
5-я группа [Fifth Group]								
<i>Peucedanum morisonii</i> Besser ex Spreng.	45	73	4	13	10	18	1	2
<i>Stipa pennata</i> L.	68	48	15		21	10	3	
<i>Adonis vernalis</i> L.	49	52	17	8	7	6	2	1
<i>Poa urssulensis</i> Trin.	41	41	10	2	7	7	1	
6-я группа [Sixth Group]								
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	72	96	71	32	19	33	23	5
<i>Medicago falcata</i> L.	86	71	61	2	22	13	14	
<i>Achillea asiatica</i> Serg.	36	69	71	11	4	6	8	1
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	41	63	66	20	3	4	5	1
<i>Plantago urvillei</i> Opiz	55	61	45	4	7	5	4	
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	58	42	36	2	9	6	6	
<i>Astragalus danicus</i> Retz.	25	55	54	4	3	4	6	
<i>Dracocephalum nutans</i> L.	26	34	53	3	3	2	4	

Окончание таблицы [Table (end)]

Показатель [Feature]	Встречаемость [Constancy], %				Активность [Importance value]			
	66	55	100	5	4	2	5	
<i>Potentilla argentea</i> L. + <i>P. canescens</i> Besser	66	55	100	5	4	2	5	
7-я группа [Seventh Group]								
<i>Galium boreale</i> L.	3	71	11	83		7	1	9
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	3	63	13	70		8	1	9
<i>Inula salicina</i> L.	6	51	9	42	1	6	1	4
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.		36	1	48		14		14
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	3	49	14	34		4	1	2
<i>Viola hirta</i> L.	4	43	15	33		3	1	2
<i>Vicia unijuga</i> A. Braun	1	49	9	31		6	1	3
<i>Rubus saxatilis</i> L.	1	33	2	42		7		12
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	3	41	4	34	1	4	1	2
<i>Serratula coronata</i> L.	1	25	4	49		3		5
<i>Geranium bifolium</i> Patrín		39	5	31		3		2
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.	2	58	19	73		4	1	5
8-я группа [Ninth Group]								
<i>Dactylis glomerata</i> L.	14	85	85	92	2	24	29	27
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	8	48	76	38	1	7	20	7
<i>Vicia cracca</i> L.	10	59	56	61	1	5	5	5
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	11	58	74	45	1	4	5	3
<i>Stellaria graminea</i> L.	13	51	77	40	1	3	5	2
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	12	52	47	46	1	4	4	3
<i>Phleum pratense</i> L.	3	41	58	33	1	8	13	8
<i>Origanum vulgare</i> L.	9	63	37	38	1	7	4	4
<i>Thalictrum simplex</i> L.	4	52	32	50		8	3	8
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	4	43	28	67	1	3	3	5
Общие виды [Common species]								
<i>Poa angustifolia</i> L.	76	93	88	52	20	24	27	10
<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	77	91	56	65	13	15	8	5
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	51	96	67	29	9	24	18	3
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	64	58	72	62	9	9	13	7
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	41	76	17	56	11	31	4	13
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	25	46	35	65	3	9	10	19
<i>Thalictrum minus</i> L.	53	56	23	50	7	5	2	5
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	30	46	78	21	2	4	10	2
<i>Galium verum</i> L.	78	43	31	12	11	5	3	1
<i>Vicia amoena</i> Fisch.	30	50	38	27	7	10	7	3
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	30	64	36	15	4	10	8	2
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	13	43	51	13	3	4	8	1
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	13	32	25	38	1	2	2	2
<i>Lithospermum officinale</i> L.	30	32	23	8	2	2	1	1
<i>Veronica spicata</i> L.	51	12	27		4	1	2	
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	30	10	41		2	1	3	

Примечание. Серым выделены дифференцирующие виды.

[Note. Differential species are highlighted in gray].

Вторая ЭЦГ включает 11 видов, характерных для остепненных лугов и сухих мелколиственных лесов, индицирующийся ей кластер объединяет широко распространенные в лесостепных ландшафтах луговые сообщества. Данные растения не демонстрируют высокой активности, чаще выступая как содоминанты в богатых и полидоминантных луговых ценозах. В синтаксономии представители данной группы включены в диагностические ком-



бинации лугового класса *Molinio-Arrhenatheretea* и входящего в него порядка остепненных лугов *Galiatalia veri*, а также класса мезофильных травяных лесов *Brachypodio-Betuletea*.

Малочисленная третья ЭЦГ объединяет растения, индицирующие высокую антропогенную нагрузку. Ее представители проявляют высокую активность на пастбищных и сенокосных лугах, частыми содоминантами в таких сообществах выступают два клевера из состава группы – *Amoria repens* и *Trifolium pratense*. Представители данной группы используются для диагноза классов *Molinio-Arrhenatheretea*, *Plantaginetea majoris* и *Chenopodietea*.

Четвертая ЭЦГ включает 24 вида, среди которых преобладают лугово-лесные мезофиты. Многие из этих растений выступают доминантами и содоминантами в травяных мелколиственных лесах лесостепных и подтаежных ландшафтов, а также в луговых ценозах, возникших на месте лесов как в ходе естественной динамики, так и в результате антропогенных нарушений. Из них 9 видов имеют активность выше 10, все они являются представителями разнотравья. Многие из видов четвертой группы используются в качестве диагностических для синтаксонов флористической классификации высокого ранга: порядка лесных лугов *Carici-Crepidetalia* класса *Molinio-Arrhenatheretea* и порядка *Carici-Pinetalia* класса *Brachypodio-Betuletea*.

Пятая ЭЦГ включает 4 луговостепных растения, дифференцирующих 1-й и 2-й кластеры. Два растения – *Stipa pennata* и *Peucedanum morisonii* – часто выступают доминантами в сообществах луговых степей и остепненных лугов.

Шестая ЭЦГ состоит из 9 широко распространенных мезоксерофитных видов, ценотическая амплитуда которых отхватывает луговые степи и остепненные луга и в меньшей степени сухие луга и леса. Из состава группы своей высокой активностью выделяются *Fragaria viridis* и *Medicago falcata*. Многие виды использованы в диагнозе класса *Festuco-Brometea*.

Седьмая ЭЦГ включает 12 луговых и лугово-лесных растений, все они являются мезофитами. *Brachypodium pinnatum* и *Rubus saxatilis* часто доминируют в травостое мелколиственных лесов и опушечных лугов. 5 видов задействованы в диагностических комбинациях класса *Brachypodio-Betuletea* и входящих в него порядков.

Восьмая ЭЦГ объединяет 10 широко распространенных луговых растений, из которых своей активностью выделяется *Dactylis glomerata* – один из основных доминантов луговых сообществ Приобья. Большая часть группы задействована в диагнозе класса *Molinio-Arrhenatheretea*.

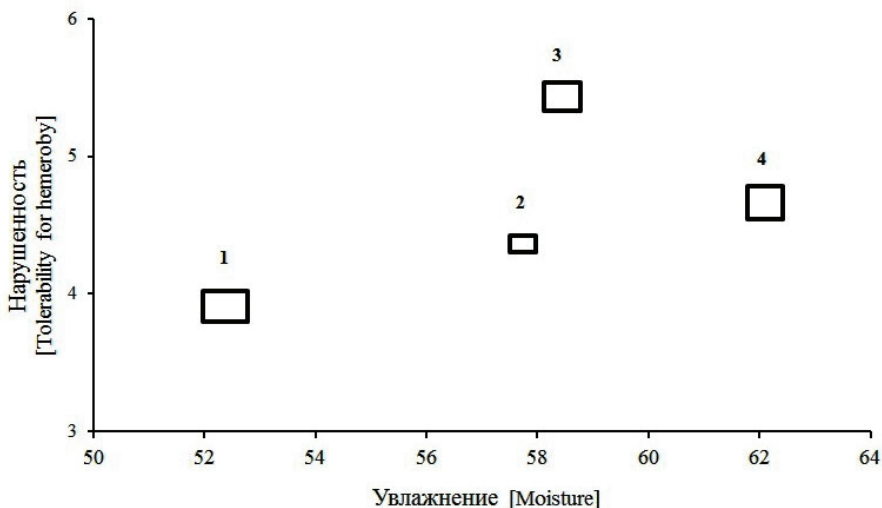
Таким образом, формализованный анализ большого массива геоботанических описаний позволил выделить 8 групп видов, имеющих индикационное или дифференцирующее значения. Данные группы включают 93 вида, что составляет большую часть активного ядра объединенной ценофлоры степной и луговой растительности Приобья. По нашим материалам в ней насчитывается 491 вид. Очевидным является тот факт, что объем совокупной ценофлоры лугов и степей Приобья должен быть значительно больше. Мы

основывались на видовом составе ценозов, представленных в обработанной базе данных геоботанических описаний. Можно с уверенностью утверждать, что при добавлении в нее новых сообществ число видов будет расти в первую очередь за счет случайных растений. В результате этого в состав ценофлоры может войти большая часть флоры региона в целом, за исключением растений, резко отличных по занимаемым ими местообитаниям – в первую очередь прибрежно-водных и болотных. В этом плане для оценки флористического разнообразия возможно исключение малоактивных видов с низкой встречаемостью. Мы использовали порог в один процент, что позволило отбраковать виды, которые условно можно рассматривать как случайные. Без них объем ценофлоры составил 347 видов, а доля индикаторных (дифференцирующих) видов – 27%. Столь высокий показатель говорит об эффективности предложенного формализованного подхода при выделении эколого-фитоценологических групп. При этом необходимо учитывать еще два обстоятельства. Значительное число видов ценофлоры не имеют дифференцирующего значения на уровне обобщенных типов растительных сообществ, мы условно можем назвать их индифферентными. Кроме того, использованные нами критерии могут быть изменены в сторону уменьшения различий во встречаемости, что увеличит число растений, имеющих индикаторное значение. В частности, перспективным видится использование формального определения верности (*fidelity*) вида – широко используемого показателя в работах по классификации растительности [17–19]. Мы полагаем, что при последовательном использовании формальных критериев возможно разделение всей анализируемой ценофлоры на индикаторные, дифференцирующие и индифферентные виды. К последней категории мы можем отнести и случайные виды, имеющие ценоценотический оптимум в других типах растительности и единично встречающиеся в составе анализируемой ценофлоры.

Анализ представленности описанных ЭЦГ в составе типов растительных сообществ позволяет охарактеризовать экологические и фитоценологические особенности последних. Для определения ведущих экологических факторов в дифференциации исследованной растительности мы использовали фитоиндикационные шкалы (опосредованная ординация) растений и DCA-ординацию (непрямая ординация). Для каждого описания определялись 4 статуса: богатства-засоления, увлажнения почвы, гемерботолерантности и пастбищной дигрессии. Подсчитывалась корреляция Пирсона между статусами описаний и их положением на первых трех осях ординации. С первой осью сильные связи проявляют факторы увлажнения (корреляция  $-0,96$ ) и богатства-увлажнения ( $+0,92$ ). Со второй осью наибольшую корреляцию проявляет фактор нарушенности местообитания, отражающийся в степени гемерботолерантности ( $+0,7$ ). С третьей осью корреляции заметно слабее, наибольшая из них с гемерботолерантностью ( $+0,58$ ). Таким образом, мы можем говорить о ведущем вкладе трех факторов в формирование разноо-

бразия изученной травяной растительности. При этом наблюдается сильная зависимость богатства почвы от ее увлажнения (отрицательная корреляция  $-0,89$ ). Это позволяет нам исключить из ординационного анализа с использованием фитоиндикационных шкал фактор богатства-засоления почвы как сильно коррелированный с фактором увлажнения.

По результатам кластерного анализа все описания разделены на 4 обобщенных типа растительных сообществ (рис. 2). Первый из них представляет степной тип растительности. Активное ядро его ценофлоры с активностью 10 и более составляют 11 видов. Из них по своему значению выделяются тырса (*Stipa capillata*) и полынь (*Artemisia glauca*), чаще других растений доминирующие в степных ценозах. Еще 4 растения выступают доминантами и содоминантами. В целом состав активных растений позволяет обобщенно назвать описываемые сообщества полынно-дерновиннозлаковыми степями. Присутствие среди обильных и высококонстантных видов луговостепных растений, таких как *Poa angustifolia*, *Phlomis tuberosa*, *Galium verum*, *Fragaria viridis*, *Stipa pennata* и др., говорит о том, что описываемые степи относятся преимущественно к подтипу луговых степей. Большинство из обильных степных видов, особенно тырса и полынь, устойчивы к выпасу, что приводит к их активному разрастанию на деградированных пастбищах в лесостепных ландшафтах. Флористический состав сообществ определяется преобладанием видов из 1, 5 и 6 ЭЦГ. Ожидаемо анализируемые сообщества заняли крайнее положение на градиенте увлажнения (рис. 3). Средний уровень составляет 52–53 степени, что соответствует переходу между лугостепным и сухолуговым увлажнением [14].



**Рис. 3.** Ординация типов растительных сообществ: 1 – степи; 2 – остепненные луга; 3 – пастбищные луга; 4 – лесные луга.

Прямоугольниками показан 95% доверительный интервал для среднего [Fig. 3. Ordination of the relevés. 1 - Steppes; 2 - Xeric meadows; 3 - Pasture and long fallow meadows; 4 - Forest meadows. The rectangles show the 95% confidence limits for the means]

Второй кластер представляет остепненные луга, в меньшей степени луговые степи, доминирующие в растительном покрове лесостепной зоны. Это богатые и преимущественно полидоминантные сообщества, что подтверждается многочисленной группой высокоактивных растений, основу которой составляют лугоостепненные и луговые растения (ранжированы по активности от 33 до 10): *Fragaria viridis*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Peucedanum morisonii*, *Phlomis tuberosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Medicago falcata*, *Iris ruthenica*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*, *Vicia amoena*, *Centaurea scabiosa*, *Artemisia latifolia*. В сложении ценофлоры данного типа активное участие принимают представители 2, 5–8 ЭЦГ. По этому показателю остепненные луга являются наиболее гетерогенными, что соответствует их различному генезису: часть сообществ являются естественными, а другие возникли на месте сухих мелколиственных лесов. Сообщества остепненных лугов значительно удалены на градиенте увлажнения как от степей, так и от лесных лугов. Средний уровень в 57–58 ступеней соответствует сухолуговому увлажнению.

Третий обобщенный тип сообществ объединяет антропогенно трансформированные варианты луговой растительности – пастбищные луга и в меньшей степени залежные сообщества. Фитоценозы характеризуются полидоминантным характером и примерно равным соотношением корневищных злаков (*Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*) и представителей разнотравья (*Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago falcata*, *Amoria repens*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale*). В видовом составе нарушенных лугов активное участие принимают представители 3, 6 и 8 ЭЦГ. Нарушенные сообщества обычны в лесостепных и подтаежных ландшафтах, преобладая вблизи населенных пунктов и стоянок скота. В зависимости от зонального положения в их составе меняется роль лугоостепненных мезоксерофитов. Данный тип сообществ хорошо отделяется от остальных кластеров на градиенте нарушенности, при этом по условиям увлажнения он соответствует остепненным лугам.

Четвертый тип представляет лесные луга, которые широко распространены в подтаежных ландшафтах, а также встречаются в лесостепной зоне. 15 видов проявляют высокую активность, что отражает полидоминантный характер ценозов. В целом преобладают представители разнотравья: *Filipendula ulmaria*, *Aegopodium podagraria*, *Heracleum dissectum*, *Pteridium aquilinum*, *Cirsium setosum*, *Urtica dioica*, *Rubus saxatilis*, *Anthriscus sylvestris*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum longifolium*, многие из которых относятся к высокоотравным видам, что определяет облик лугов. Мезофитные и мезоксерофитные корневищные злаки (*Bromopsis inermis*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*) обычно выступают содоминантами. В целом данный тип можно назвать злаково-разнотравными лесными лугами. По участию различных дифференцирующих групп данный тип является

относительно гомогенным, помимо собственно видов лесных лугов, в его сложении принимают участие растения из 7 и 8 ЭЦГ. На градиенте увлажнения лесные луга занимают крайнее положение – в среднем 62-я ступень, что соответствует свежелуговому увлажнению. На оси гемероботолерантности данный тип располагается между остепненными лугами и нарушенными сообществами (см. рис. 3). Это объясняется тем, что лесные луга в лесостепных ландшафтах сохранились в виде небольших контуров между лесами и сельскохозяйственными землями. Контакт с пашнями и залежами приводит к увеличению доли сорных растений в видовом составе лесных лугов и определяет высокие показатели их нарушенности.

Таким образом, проведенный формализованный анализ большого массива геоботанических данных по травяной растительности правобережья Верхнего Приобья позволил нам выделить эколого-ценотические группы видов, имеющих индикационное или дифференцирующее значение. Данные группы могут использоваться в различных исследованиях, в том числе при классификации растительных сообществ.

### Заключение

На изученной нами территории выделено 4 обобщенных типа растительных сообществ, которые охарактеризованы по соотношению ЭЦГ, а оценка экологических особенностей местообитаний по фитоиндикационным шкалам показала значимые различия между ними. Ведущую роль в дифференциации растительности правобережного Приобья играют фактор увлажнения почвы, на градиенте которого совокупность проанализированных описаний разделилась на степи, остепненные и лесные луга, и фактор нарушенности, отвечающий за выделение пастбищных и залежных вариантов в степной и луговой растительности. Выделенные типы сообществ могут быть использованы как в традиционной эколого-фитоценотической классификации, так и в синтаксономических построениях. Учет выделенных индикаторных и дифференцирующих групп видов важен и при выделении подразделений растительности более низкого ранга, таких как, например, ассоциации флористической классификации. Их использование позволит детализировать фитоценотическое разнообразие растительности и обобщенные эколого-фитоценотические ряды, отражающие пространственную структуру растительного покрова.

### Литература

1. Wesche K., Ambarlı D., Kamp J., Török P., Treiber J., Dengler J. The Palaearctic steppe biome: A new synthesis // *Biodiversity and Conservation*. 2016. № 25. PP. 2197–2231. doi: 10.1007/s10531-016-1214-7
2. Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O.A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M. and Naqinezhad A. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes // *Applied Vegetation Science*. 2018. № 21(3). PP. 345–362. doi: 10.1111/avsc.12382

3. Макунина Н.И., Мальцева Т.В. Растительность лесостепных и подтаежных предгорий Алтае-Саянской горной области // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. 2008. Т. 3, вып. 1–2. С. 45–156.
4. Макунина Н.И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Гео, 2016. 183 с.
5. Дымина Г.Д. Материалы к флористической классификации растительности Западной Сибири (Правобережье Оби Новосибирской области). М. : ВИНТИ, 1989. 68 с. Деп. в ВИНТИ 28.03.1989, № 2002–В89.
6. Макунина Н.И., Королюк А.Ю., Мальцева Т.В. Растительность Бийско-Чумышской возвышенности // Растительность России. 2010. № 16. С. 40–55. doi: 10.31111/vegus/2010.16.40
7. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 303 с.
8. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // Journal of Vegetation Science. 2002. Vol. 13. PP. 451–453. doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x
9. Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. Modified TWINSPLAN classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity // Journal of Vegetation Science. 2009. Vol. 20, № 4. PP. 596–602. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x
10. Dengler J., Berg C., Jansen F. New ideas for modern phytosociological monographs // Annali di botanica nuova serie. 2005. Vol. 5. PP. 49–66.
11. Michl T., Dengler J., Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (Mulgedio-Aconitetea) in central Europe: large-scale synthesis and comparison with northern Europe // Phytocoenologia. 2010. Vol. 40. PP. 117–154.
12. Королюк А.Ю., Тищенко М.П., Ямалов С.М. Лесные луга Западно-Сибирской равнины и новый взгляд на систему порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* // Растительность России. 2016. № 29. С. 67–88. doi: <https://doi.org/10.31111/vegus/2016.29.67>
13. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. Vol. 19. (Suppl. 1). PP. 3–264. doi: 10.1111/avsc.12257
14. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1974. 246 с.
15. Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–38.
16. Зверев А.А., Шереметова С.А., Шереметов Р.Т. Шкала гемероботолерантности растений как инструмент для анализа флористических данных в рамках бассейнового подхода // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов : сб. материалов докладов V Междунар. конф. (г. Кемерово, 2–3 октября 2018 г.). Кемерово : ФИЦ УУХ СО РАН, 2018. С. 20–26.
17. Lötter M.C., Mucina L., Witkowski E.T.F. The classification conundrum: species fidelity as leading criterion in search of a rigorous method to classify a complex forest data set // Community Ecology. 2013. № 14(1). PP. 121–132. doi: 10.1556/ComEc.14.2013.1.13
18. Willner W., Kuzemko A., Dengler J., Chytrý M., Bauer N., Becker T., Biřa-Nicolae C., Botta-Dukát Z., Čarni A., Csiky J., Igić R., Kački Z., Korotchenko I., Kropf M., Krstivojević-Čuk M., Krstonošić D., Rédei T., Ruprecht E., Schratt-Ehrendorfer L.,

- Semenishchenkov Yu., Stančić Z., Vashenyak Yu., Vynokurov D., Janišová M. A higher-level classification of the Pannonian and western Pontic steppe grasslands (Central and Eastern Europe) // *Applied Vegetation Science*. 2017. Vol. 20. PP. 143–158. doi: 10.1111/avsc.12265
19. Marcenò C., Guarino R., Loidi J., Herrera M., Isermann M., Knollová I., Tichý L., Tzonev R.T., Acosta A.T.R., FitzPatrick Ú., Iakushenko D., Janssen J.A.M., Jiménez-Alfaro B., Kačák Z., Keizer-Sedláková I., Kolomiychuk V.P., Rodwell J.S., Schaminée J.H.J., Šilc U., Chytrý M. Classification of European and Mediterranean coastal dune vegetation // *Applied Vegetation Science*. 2018. № 21. PP. 533–559. doi: 10.1111/avsc.12379

Поступила в редакцию 14.01.2020 г.; повторно 08.03.2020 г.;  
принята 09.03.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

**Авторский коллектив:**

**Королюк Андрей Юрьевич** – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотолинская, 101).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4646-4698>

E-mail: [akorolyuk@rambler.ru](mailto:akorolyuk@rambler.ru)

**Тищенко Марина Павловна** – канд. биол. наук, н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотолинская, 101).  
E-mail: [tishchenko-1957@mail.ru](mailto:tishchenko-1957@mail.ru)

**Для цитирования:** Королюк А.Ю., Тищенко М.П. Флористическое разнообразие луговой и степной растительности правобережной части Верхнего Приобья // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2020. № 49. С. 50–66. doi: 10.17223/19988591/49/3

**For citation:** Korolyuk AYu., Tishchenko MP. Floristic diversity of meadow and steppe vegetation to the east of the Ob River. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:50-66. doi: 10.17223/19988591/49/3 In Russian, English Summary

**Andrey Yu. Korolyuk, Marina P. Tishchenko**

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

## Floristic diversity of meadow and steppe vegetation to the east of the Ob River

Forest-steppe landscapes of Siberia are characterized by a high diversity of flora and plant communities. The zonal vegetation of piedmont forest-steppe to the east of the Ob River is represented by meadow steppes, xeric meadows and small-leaved forests. Various ecological-coenotic groups of species form these communities and indicate different ecological conditions as well as an anthropogenic impact. Correctly identified ecological-coenotic groups can be used in vegetation classification, assessment of ecological characteristics of habitats, and communities genesis. The aims of our study were: (1) a formalized analysis of geobotanical relevés of steppe and meadow vegetation and the identification of ecological-coenotic groups of species for piedmont forest-steppe landscapes to the east of the Ob River; (2) characterization of plant communities with high syntaxonomical rank using distinguished ecological-coenotic groups.

Our research was carried out in Novosibirsk region to the east of the Ob River between its valley and the Salair Ridge (53°30'N - 55°N, 81°30'E - 84°E) (*See Fig. 1*). 505 relevés were selected for further analysis, 352 were sampled by the authors of the paper, and 153 were taken from literature [Makunina and Mal'tseva 2008; Dymina 1989; Makunina et al. 2010]. Each relevé was assigned to the high rank syntaxa (class,

order, alliance). Using IBIS 7.2, a table was prepared, which was processed in JUICE 7.0 using Modified TWINSPAN Classification. For all types of communities, lists of indicator species with occurrence and importance values were compiled. To distinguish differential species, the formal criteria were used [Dengler et al., 2005; Michl et al., 2010]. To assess the environmental characteristics of habitats, indicator values for species on ecological gradients (pasture digression, soil richness-salinity and moisture, tolerability for hemeroby) were used.

Four types of plant communities were identified using cluster analysis (See Fig. 2). A synoptic table was built taking into account the constancy and importance value of species (See Table). On the basis of formal analysis of the relevés, 8 ecological-coenotic groups were identified, including 93 species in total (27% of the total flora of the steppe and meadow vegetation of the studied region). All of them have an indicator or differential significance. To determine the leading environmental factors in the differentiation of vegetation, indicator values of plants and DCA-ordination were used. For each relevé its position on four gradients was calculated: soil moisture, tolerability for hemeroby, soil richness-salinity and pasture digression. An analysis of Pearson's correlation between the position of the relevés on ecological gradients and on the first three axes of DCA-ordination showed that the first two factors play a leading role in the differentiation of vegetation. On the gradient of soil moisture, all relevés were divided into steppes, steppe meadows and forest meadows. The second factor is responsible for the difference between communities of pastures and fallows on one side and natural or slightly transformed steppes and meadows on the other. Four generalized types of plant communities were identified using cluster analysis. The first cluster represents steppe vegetation. Members of 1, 5 and 6 ecological-coenotic groups take part in the steppe coenoflora (See Table). This coenoflora includes 11 species with a high importance value, among which are the common steppe dominants *Stipa capillata* and *Artemisia glauca*. Another four plants are dominants and co-dominants: *Medicago falcata*, *Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Fragaria viridis*. The analyzed communities occupy the driest position on the moisture gradient: 52-53 gradations on average (See Fig. 3). The second cluster represents xeric meadows and meadow steppes that dominate in forest-steppe landscapes. These are rich multi-dominant communities that are characterized by a large group of plants with a high importance value. The basis coenoses are formed by common mesoxeric meadow-steppe and meadow plants: *Fragaria viridis*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Peucedanum morisonii*, *Phlomoides tuberosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Medicago falcata*, *Iris ruthenica*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*, *Vicia amoena*, *Centaurea scabiosa* and *Artemisia latifolia*. Representatives of 2, 5-8 ecological-coenotic groups actively participate in the formation of coenoflora (See Table). Steppe meadows and meadow steppes are the most heterogeneous type of communities. On the moisture gradient they are located between steppes and forest meadows (average moisture gradations are 57-58). The third community type combines transformed variants of meadow vegetation: pastures and fallows. Phytocoenoses are characterized by multi-dominance and an approximately equal ratio of rhizome grasses (*Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*) and perennial herbs (*Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago falcata*, *Amoria repens*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale*). 3, 6, and 8 ecological-coenotic groups actively participate in the species composition of transformed meadows (See Table). This type of communities is well separated on the gradient of tolerability for hemeroby, while according to moistening conditions it corresponds to xeric meadows (See Fig. 3). The fourth type represents forest meadows. Coenoses are multi-dominant with many abundant and constant species. Among them prevail



perennial herbs: *Filipendula ulmaria*, *Aegopodium podagraria*, *Heracleum dissectum*, *Pteridium aquilinum*, *Cirsium setosum*, *Urtica dioica*, *Rubus saxatilis*, *Anthriscus sylvestris*, *Crepis sibirica* and *Bupleurum longifolium*. Usually, rhizome grasses are the main codominants: *Bromopsis inermis*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios* and *Poa angustifolia*. Species from 4, 7, and 8 ecological-coenotic groups form this type of communities (See Table). On the moisture gradient, forest meadows occupy wet parts: 62 gradations on average.

The described types of communities can be used both in the dominant classification and in syntaxonomy. The indicator and differential species allow to detail the phytocoenotic diversity of vegetation, its spatial patterns and dynamics.

*The paper contains 3 Figures, 1 Table and 19 References.*

**Key words:** vegetation; biodiversity; ordination; ecological indicator values of plants; Western Siberia.

**Funding:** This research was carried out in the frame of the Government Project AAAA-A17-117012610052-2.

*The Authors declare no conflict of interest.*

### References

1. Wesche K, Ambarlı D, Kamp J, Török P, Treiber J, Dengler J. The Palearctic steppe biome: A new synthesis. *Biodiversity and Conservation*. 2016;25:2197-2231. doi: [10.1007/s10531-016-1214-7](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1214-7)
2. Erdős L, Ambarlı D, Anenkhonov O.A, Bátorı Z, Cserhalmi D, Kiss M, Naqinezhad A. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science*. 2018;21(3):345-362. doi: [10.1111/avsc.12382](https://doi.org/10.1111/avsc.12382)
3. Makunina NI, Mal'tseva TV. Rastitel'nost' lesostepnykh i podtayezhnykh predgoriy Altaye-Sayanskoy gornoy oblasti [Vegetation of forest-steppe and subtaiga foothills of the Altai-Sayan mountain region]. *Sibirskiy botanicheskiy vestnik: elektronnyy zhurnal = Siberian Botanical Bulletin: Electronic Journal*. 2008;3(1-2):45-156. In Russian
4. Makunina NI. Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoy ravniny i Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [Forest-steppe vegetation of the West Siberian plain and the Altai-Sayan mountain system]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2016. 184 p. In Russian
5. Dymina GD. Materialy k floristicheskoy klassifikatsii rastitel'nosti Zapadnoy Sibiri (Pravoberezh'ye Obi Novosibirskoy oblasti) [Materials for the floristic classification of vegetation in Western Siberia (the right bank of the Ob River of Novosibirsk Region)]. Moscow: VINITI Publ.; 1989. 68 p. In Russian
6. Makunina NI, Korolyuk AY, Mal'tseva TV. The vegetation of Bya-Chumysh upland. *Vegetation of Russia*. 2010;16:40-55. doi: [10.31111/vegrus/2010.16.40](https://doi.org/10.31111/vegrus/2010.16.40). In Russian
7. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Text-book]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
8. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification. *J Vegetation Science*. 2002;13:451-453. doi: [10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x)
9. Roleček J, Tichý L, Zelený D, Chytrý M. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *J Vegetation Science*. 2009;20(4):596-602. doi: [10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x)
10. Dengler J, Berg C, Jansen F. New ideas for modern phytosociological monographs. *Annali di botanica nuova serie*. 2005;5:49-66.
11. Michl T, Dengler J, Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (Mulgedio-Aconitetea) in central Europe: Large-scale synthesis and comparison with northern Europe. *Phytocoenologia*. 2010;40:117-154.

12. Korolyuk AY, Tishchenko MP, Yamalov SM. Forest meadows of the West Siberian Plain and revision of the order *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae*. *Vegetation of Russia*. 2016;29: 67-88. doi: [10.31111/vegus/2016.29.67](https://doi.org/10.31111/vegus/2016.29.67) In Russian
13. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat J-P, Raus T, Čarni A, Šumberová K, Willner W, Dengler J, Gavilán García R, Chytrý M, Hájek M, Di Pietro R, Iakushenko D, Pallas J, Daniēls FJA, Bergmeier E, Santos Guerra A, Ermakov N, Valachovič M, Schaminée JHJ, Lysenko T, Didukh YaP, Pignatti S, Rodwell JS, Capelo J, Weber HE, Solomeshch A, Dimopoulos P, Aguiar C, Hennekens SM, Tichý L. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(1):3-264. doi: [10.1111/avsc.12257](https://doi.org/10.1111/avsc.12257)
14. *Metodicheskiye ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodiy lesostepnoy i stepnoy zon Sibiri po rastitel'nomu pokrovu* [Guidelines for the environmental assessment of forage lands in the forest-steppe and steppe zones of Siberia by vegetation]. Moscow: VNII kormov im. VR Vil'yamsa Publ.; 1974. 246 p. In Russian
15. Korolyuk AY. Ekologicheskkiye optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optimum of south Siberian plants]. In: *Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical Investigations of Siberia and Kazakhstan]. Vol. 12. Barnaul; Kemerovo: Irbis Publ.; 2006. pp. 3-38. In Russian
16. Zverev AA, Sheremetova SA, Sheremetov RT. Plant indicator values of tolerability for hemeroby as an analytical tool for floristic data using the basin approach. In: *Problems of industrial botany in advanced industrial regions*. Proc. of V Int. Conf. (Kemerovo, Russia, 2-3 October, 2018). Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: FITS UUKH SO RAN Publ.; 2018. pp. 20-26. In Russian
17. Lötter MC, Mucina L, Witkowski ETF. The classification conundrum: Species fidelity as leading criterion in search of a rigorous method to classify a complex forest data set. *Community Ecology*. 2013;14(1):121-132. doi: [10.1556/ComEc.14.2013.1.13](https://doi.org/10.1556/ComEc.14.2013.1.13)
18. Willner W, Kuzenko A, Dengler J, Chytrý M, Bauer N, Becker T, Biță-Nicolae C, Botta-Dukát Z, Čarni A, Csiky J, Igić R, Kački Z, Korotchenko I, Kropf M, Krstivojević-Čuk M, Krstonošić D, Rédei T, Ruprecht E, Schratt-Ehrendorfer L, Semenishchenkov Yu, Stančić Z, Vashenyak Yu, Vynokurov D, Janišová M. A higher-level classification of the Pannonian and western Pontic steppe grasslands (Central and Eastern Europe). *Applied Vegetation Science*. 2017;20:143-158. doi: [10.1111/avsc.12265](https://doi.org/10.1111/avsc.12265)
19. Marcenò C, Guarino R, Loidi J, Herrera M, Isermann M, Knollová I, Tichý L, Tzonev RT, Acosta ATR, FitzPatrick Ú, Iakushenko D, Janssen JAM, Jiménez-Alfaro B, Kački Z, Keizer-Sedláková I, Kolomyichuk VP, Rodwell JS, Schaminée JHJ, Šilc U, Chytrý M. Classification of European and Mediterranean coastal dune vegetation. *Applied Vegetation Science*. 2018;21:533-559. doi: [10.1111/avsc.12379](https://doi.org/10.1111/avsc.12379)

*Received 14 January 2020; Revised 08 March 2020;  
Accepted 09 March 2020; Published 27 March 2020.*

**Author info:**

**Korolyuk Andrey Yu**, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4646-4698>

E-mail: [akorolyuk@rambler.ru](mailto:akorolyuk@rambler.ru)

**Tishchenko Marina P**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: [tishchenko-1957@mail.ru](mailto:tishchenko-1957@mail.ru)

## ЗООЛОГИЯ

УДК 574.3:599.322

doi: 10.17223/19988591/49/4

**Б.К. Кельбешеков**

*Красноярский государственный аграрный университет, г. Красноярск, Россия*

### **Пространственно-фенотипическая структура популяций белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris*) на Алтае-Саянском участке ареала**

*Изучен окрас хвоста белки обыкновенной на 6 153 шкурках, заготовленных в Южной Сибири в 1979, 1980, 1995 гг. В пробах из 44 участков обнаружены особи с рыжими, бурыми, черными хвостами и с черными хвостами с бурыми сегментами на волосе. На формирование фенотипического состава популяции оказывает влияние состав лесной растительности. Меланисты (чернохвостки) предпочитают ель сибирскую и кедровую сосну сибирскую с темной корой, а хромисты (бурохвостки и рыжехвостки) – сосну обыкновенную с рыжей корой. Чернобурохвостки чаще встречаются в лесах из пихты сибирской, которая обладает темной корой, а хвоя ее приобретает рыжий окрас при повреждении. На фенотипическом составе популяции отражается способность зверьков выбирать древостои, обеспечивающие им мимикрию. Методом кластерного анализа выделено 11 кластеров со специфическим фенотипом. При наложении на карту контуры их приобрели форму клина с длиной до 700 км с юго-запада на северо-восток и с шириной 30–60 км. На всем протяжении кластера фенотипический состав популяции остается постоянным, несмотря на фрагментации его участками степей, не пригодными для грызуна, полноводной рекой Енисей, смену ландшафтных и лесорастительных условий. По фенотипическим признакам границы между популяциями белки не обнаружены. При объединении кластеров на более крупные общности вырисовываются контуры ареалов 4 подвидов обыкновенной белки: западносибирской, енисейской, алтайской, тувинской.*

**Ключевые слова:** фенотипический состав; кластерный анализ; покровительственный окрас; кластеры; популяции; подвиды.

### **Введение**

Белка обыкновенная (*Sciurus vulgaris* L.) – вид с обширным ареалом, охватывающий лесную зону Северной Палеарктики. Изучение внутривидовой структуры живых организмов является одной из важнейших задач биологии. Исследования позволяют глубже понять эволюцию живых организмов и особенности формирования биоразнообразия. Знания о популяционной структуре объекта охотничьего промысла необходимы для составления про-

гноза численности и экстраполяции результатов учетов численности и определения ресурсов вида [1, 2].

Для белки характерен полиморфизм по окрасу. Частота встречаемости разных морф в популяции использовалась как индикационный признак подвидов [3] и кражей меха [4]. Доказано, что по частоте встречаемости в пробах разных морф у некоторых видов можно выявлять пространственные популяционные группировки [5, 6]. По этой методике изучена внутривидовая структура соболя (*Martes zibellina* L.) [7–9] и интродуцированной американской норки (*Mustela vison* Schr.) в Восточной Европе [10].

У обыкновенной белки установлена изменчивость фенотипического состава в связи с динамикой численности и изменением условий существования вида [11–13]. В настоящее время ведутся исследования на основе генетических маркеров в целях сохранения вида в Великобритании и Франции [14, 15].

Возможности установления границ популяций по фенотипическим признакам у обыкновенной белки до сих пор не исследованы. По работам предыдущих исследователей можно заключить, что окрас хвоста зверька является надежным фенотипическим признаком для подобных исследований. Преимущество работ с данным маркером состоит в простоте сбора массового материала из разных участков тайги, так как зверьки добываются охотниками-промысловиками и шкурки их заготавливаются как пушная продукция.

Цель работы – изучение возможности применения встречаемости зверьков с разным окрасом хвоста в качестве маркера для выделения пространственных популяционных группировок вида в Южной Сибири.

### Материалы и методики исследования

Район исследования охватывает юго-западную оконечность Западно-Сибирской низменности и значительную часть Алтае-Саянской горной страны (Кузнецкий Алатау, Алтай, Восточный и Западный Саяны). Сплошной ареал грызуна на данной территории пересекается с севера на юг цепью котловин (Назаровская, Чулымо-Енисейская, Сыдо-Ербинская и Минусинская), занятых не пригодными для белки степными сообществами [16].

На 44 участках, расположенных в разных экологических условиях отобраны 6 153 шкурки белки, отстрелянной охотниками в 1979, 1980, 1995 гг. Места сбора материалов на рисунке обозначены цифрами (рис. 1). По окрасу волоса выделены следующие морфы: чернохвостки, чернобурохвостки, бурохвостки и рыжехвостки. Окрас определялся визуально по общему фону с дорзальной стороны хвоста, позднее образцы сверялись по каталогу RAL Classic [17]. К *чернохвосткам* отнесены экземпляры с волосами черно-янтарного цвета (RAL 9005) и черно-серого цвета (RAL 7021). Участок волоса с таким цветом по длине доминирует над нижележащими сегментами в цвете серая белка (RAL 7000), мышино-серый (RAL 7005), на конце и в середине остевых волос отсутствуют полосы коричневого цвета. Экземпляры с

черным хвостом, но обладающие сегментами оранжево-коричневого цвета (RAL 8023) на кончике или в середине волоса, были отнесены в категорию *чернобурхвосток*. Если оранжево-коричневые участки на волосе по длине доминировали над черным сегментом, то подобные шкурки были отнесены в категорию *бурхвостки*. Шкурки с оранжево-коричневыми и оранжево-желтыми (RAL 2000) хвостами ввиду их малочисленности включены в одну группу *рыжехвосток*. Они отличаются отсутствием темных сегментов на волосе. С дорзальной стороны хвоста волосы имеют однотонный оранжево-коричневый или оранжево-желтый окрас. В пробах обнаружены 3 шкурки с серым окрасом, которые исключены из дальнейших исследований ввиду их малочисленности.

Для установления зависимости фенотипического состава популяции от лесорастительных условий изучен характер древесной растительности по материалам Лесного регламента лесничества административного района, где собран материал. Для выявления корреляционных связей между исследуемыми признаками расчеты выполнены в прикладной программе «Корреляционный анализ» в программном пакете StatSoft STATISTICA 13.3.

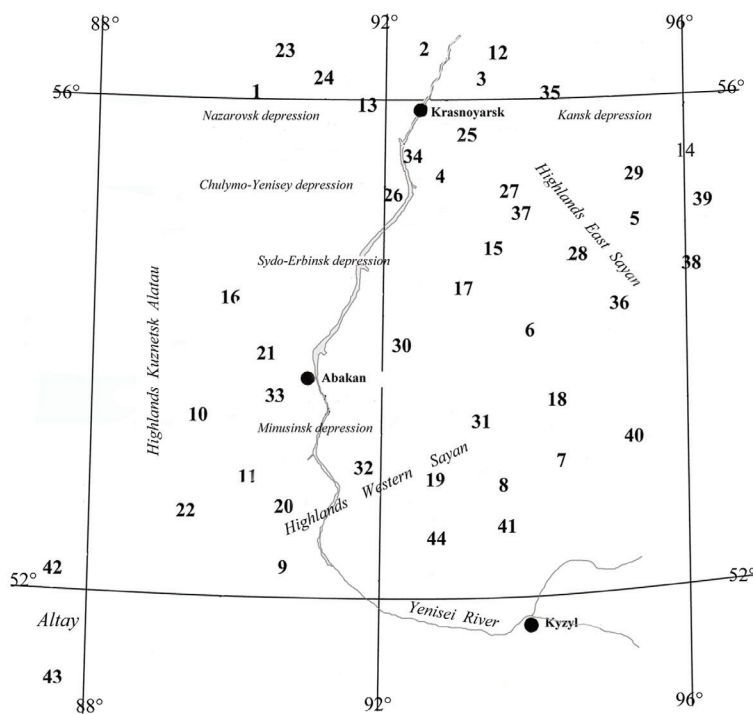


Рис. 1. Карта-схема мест сбора материалов  
 [Fig. 1. Map of collection sites]

## Результаты исследования

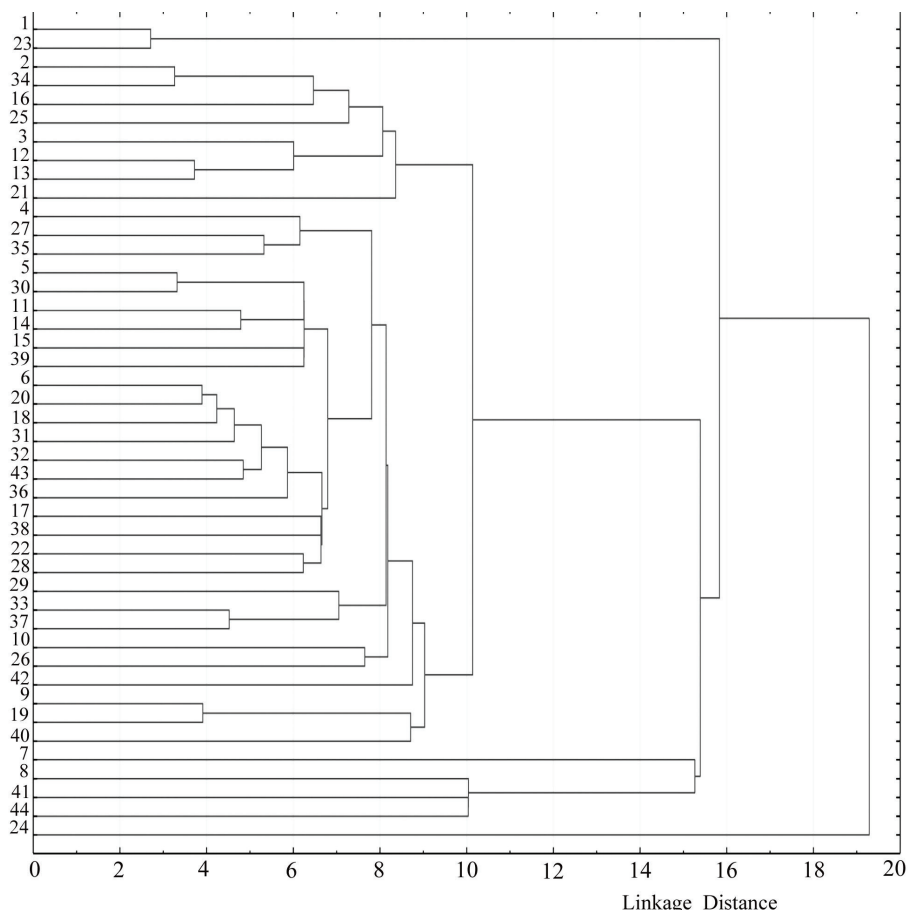
Фенотипические характеристики белок по каждому участку сведены в таблицу для кластеризации (табл. 1). Все выборки сравнивались между собой, определялось расстояние между ними в многомерном пространстве, затем группировались по индексу сходства. Цель данного анализа – нахождение групп объектов (кластеров), схожих по фенотипическому составу. По результатам этих расчетов получена дендрограмма, иллюстрирующая близость выборок между собой (рис. 2).

На рис. 2 по вертикали отложены объекты исследования (участки) по номерам, указанным на в рис. 1, по горизонтали – евклидово расстояние ( $d$ ) между ними. По значению евклидовой дистанции определялся индекс сходства районов по фенотипическому составу. Если объекты слипаются при минимальных значениях, то они больше схожи между собой, и наоборот. Как видно из рисунка, одни объекты слипаются при минимальных значениях евклидовой дистанции ( $2 < d < 4$ ), другие присоединяются к ним на более удаленной дистанции и образуют плеяды.

В один кластер обычно попадают участки из одного административного района, даже собранные в разные годы. Часто пробы, поступившие из одного места в один год, но разными партиями, также оказываются в одной совокупности. В одном кластере могут оказаться участки из соседних районов со сходными ландшафтными и лесорастительными условиями. Когда административный район занимает площадь с разными геоморфологическими условиями, то разные выборки могут существенно отличаться между собой. Поэтому определялись координаты мест сбора материала.

Обработка собранного материала указывает на постоянство частоты встречаемости белок с разноокрашенными хвостами в популяции, находящейся в определенной географической точке, и репрезентативность их для оценки пространственного размещения популяционных группировок. За критерий принадлежности объектов одному кластеру принята нулевая гипотеза об отсутствии различий в распределении разных морф белки в выборках. Вся совокупность собранного материала по этим требованиям нами разбита на 11 кластеров (см. табл. 1).

**Кластер А.** Шкурки белок из Козульского района за 1979 (№ 1) и 1995 гг. (№ 23) мало отличаются между собой ( $d < 3$ ). На более удаленных дистанциях пробы не объединяются с другими кластерами. Для партии шкурок белки, отобранных на этом участке, характерна низкая доля чернохвосток (3–4%) и высокая – бурохвосток (57–73%). Подобное соотношение по окрасу хвоста считается характерным признаком для шкурок белки Западно-Сибирского кряжа [4] и белки обыкновенной западносибирского подвида [3]. В этот же кластер можно отнести пробу из Емельяновского района за 1995 г. (№ 24), отнесенную компьютером в совершенно другое место, из-за чего мы её в дальнейшем из обработки исключили.



**Рис. 2.** Дендрограмма уровня сходства объектов (мест сбора материалов) по окрасу хвоста добытых белок  
 [Fig. 2. Dendrogram of the level of similarity of objects (collection sites) for the color of the tail of squirrels]

**Кластер В.** Шкурки белок, добытых на полосе вдоль левобережья р. Енисей от Большемуртинского района Красноярского края до Аскизского Республики Хакасия, на дендрограмме слипаются при  $d < 9$ . В данный кластер попали 8 проб из популяции подтаежных сосново-березово-осиновых лесов. Он рассекается Назаровской котловиной на две части. Одна часть находится в Красноярском крае (Большемуртинский (№ 2), Березовский (№ 34), Емельяновский (№ 13) и Рыбинский (№ 3) районы), а другая – в Республике Хакасия (Ширинский (№ 16) и Аскизский (№ 21) районы). Чернохвосток больше, чем в кластере А (7–17%), а бурохвосток меньше (35–49%). Доля рыжехвосток – самая высокая в регионе (13–27%) (рис. 3).

**Кластер С.** Выделяется по пробам из окрестностей г. Зеленогорска (№ 35) и Манского района за 1979 (№ 4), 1995 (№ 27) гг. при  $d < 7$ . Домини-

руют чернобурхвостки (33–45%), доля чернохвосток (28–33%) выше, чем в кластере В, а бурхвосток – меньше (16–28%). Территория занята подтаежными сосново-березово-осиновыми лесами предгорий Восточного Саяна.

Таблица 1 [Table 1]

**Фенотипическая характеристика популяций белки по выделенным кластерам**  
**[Phenotypic characterization of squirrel populations by selected clusters]**

Кластеры [Clusters]	№ участка [Plot numbers]	Характеристики района исследования [Characteristics of the study area]		Исследовано шкурок [Skins examined]				
		Административный район, год сбора материала [Administrative region, year of material collection]	Геогр. коорд. [Geographic coordinates]	Всего, шт. [Total, pcs]	Из них по окрасу хвоста [Tail color], %			
					чернохвостки [black tails]	чернобурхвостки [black-brown tails]	бурхвостки [brown tails]	рыжехвостки [red tails]
А	1	Козульский [Kozul'skiy], 1979	N56°28'; E92°18'	143	3,50	24,48	57,34	14,69
	23	Козульский [Kozul'skiy], 1995	N56°36'; E92°31'	138	3,62	23,91	59,42	13,04
	24	Емельяновский [Emel'yanovskiy], 1995	N56°18'; E92°14'	51	3,92	9,80	72,55	13,73
В	2	Б. Муртинский [B. Murtinskiy], 1979	N56°50'; E92°30'	155	16,77	24,52	41,94	16,77
	34	Березовский [Berezovskiy], 1995	N55°43'; E93°10'	193	16,06	26,94	39,90	17,10
	16	Ширинский [Shirinskiy], 1980	N54°24'; E89°10'	149	11,41	26,85	44,30	18,18
	25	Березовский [Berezovskiy], 1995	N56°01'; E93°40'	218	15,60	19,72	47,25	17,43
	3	Рыбинский [Rybinskiy], 1979	N56°40'; E94°18'	128	7,03	21,88	43,75	27,34
	12	Б. Муртинский [B. Murtinskiy], 1980	N56°56'; E93°28'	67	10,45	19,40	46,27	23,88
	13	Емельяновский [Emel'yanovskiy], 1980	N56°23'; E92°09'	147	10,88	17,01	48,98	23,13
	21	Аскизский [Askizskiy], 1980	N54°02'; E89°51'	146	15,07	33,56	34,93	16,44
С	4	Манский [Manskiy], 1979	N55°41'; E93°08'	135	26,67	37,78	22,96	12,59
	27	Манский [Manskiy], 1995	N55°37'; E93°09'	148	29,73	45,27	17,57	7,43
	35	Зеленогорск [Zelenogorsk], 1995	N56°08'; E94°22'	123	27,64	42,28	21,14	8,94
D	5	Ирбейский [Irbeyskiy], 1979	N55°17'; E96°24'	143	43,36	27,97	16,78	11,89
	30	Курагинский [Kuraginskiy], 1995	N54°41'; E92°42'	375	44,27	29,87	16,53	9,33



Продолжение табл. 1 [Table 1 (cont.)]

Клас- теры [Clus- ters]	№ участ- ка [Plot num- bers]	Характеристики рай- она исследования [Characteristics of the study area]		Исследовано шкурок [Skins examined]				
		Административ- ный район, год сбора материала [Administrative region, year of material collection]	Геогр. коорд. [Geographic coordinates]	Всего, шт. [Total, pcs]	Из них по окрасу хвоста [Tail color], %			
					черно- хвост- ки [black tails]	черно- буро- хвостки [black- brown tails]	буро- хвостки [brown tails]	рыже- хвост- ки [red tails]
	11	Таштыпский [Tashtypskiy], 1979	N52°40'; E90°05'	140	45,71	25,71	20,71	7,86
	14	Н. Ингашский [N. Ingashskiy], 1980	N55°52'; E96°36'	81	43,21	23,46	23,46	9,88
	15	Партизанский [Partizanskiy], 1980	N55°15'; E94°01'	109	40,37	22,94	21,10	15,60
	39	Нижнеудинск [Nizhneudensk], 1995	N55°39'; E97°22'	68	44,12	23,53	16,18	16,18
E	6	Курагинский [Kuraginskiy], 1979	N54°01' E93°52'	161	49,07	31,06	14,91	4,97
	20	Шушенский [Shushenskiy], 1980	N52°51'; E91°42'	99	48,48	34,34	13,13	4,04
	18	Каратузский [Karatuzskiy], 1980	N53°31'; E94°14'	147	45,58	35,37	12,24	6,80
	31	Каратузский [Karatuzskiy], 1995	N53°23'; E93°33'	179	42,46	36,87	15,08	5,59
	32	Ермаковский [Ermakovskiy], 1995	N52°56'; E92°10'	102	39,22	38,24	18,63	3,92
	43	Улаганский [Ulaganskiy], 1995	N51°08'; E88°01'	133	37,59	42,11	18,80	1,50
	36	Саянский [Sayanskiy], 1995	N54°50'; E95°15'	188	50,53	32,98	9,04	7,45
	17	Курагинский [Kuraginskiy], 1980	N54°19'; E93°02'	143	32,87	50,35	11,19	5,59
	38	Нижнеудинский [Nizhneudinskiy], 1995	N54°46'; E97°32'	102	35,29	45,10	10,78	8,82
	22	Таштыпский [Tashtypskiy], 1980	N52°15'; E90°05'	151	32,45	39,74	15,89	11,92
F	28	Саянский [Sayanskiy], 1995	N54°58'; E94°51'	136	37,50	39,71	13,97	8,82
	29	Ирбейский [Irbeyskiy], 1995	N55°44'; E95°50'	113	34,51	32,74	22,12	10,62
	33	Аскизский [Askizskiy], 1995	N52°41'; E89°35'	230	31,30	33,91	28,70	6,09
G	37	Манский [Manskiy], 1979	N55°37'; E93°37'	40	30,00	32,50	27,50	10,00
	10	Аскизский [Askizskiy], 1979	N53°57'; E90°27'	149	19,46	38,26	33,56	8,72
	26	Балахтинский [Balakhtinskiy], 1995	N55°27'; E91°48'	68	23,53	41,18	27,94	7,35
H	42	Турочакский [Turochakskiy], 1995	N52°01'; E87°27'	155	20,00	48,39	27,74	3,87

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Кластеры [Clusters]	№ участка [Plot numbers]	Характеристики района исследования [Characteristics of the study area]		Исследовано шкурок [Skins examined]				
		Административный район, год сбора материала [Administrative region, year of material collection]	Геогр. коорд. [Geographic coordinates]	Всего, шт. [Total, pcs]	Из них по окрасу хвоста [Tail color], %			
					чернохвостки [black tails]	чернобурохвостки [black-brown tails]	бурохвостки [brown tails]	рыжехвостки [red tails]
I	9	Шушенский [Shushenskiy], 1979	N52°15'; E91°13'	138	59,42	29,71	6,52	4,35
	19	Ермаковский [Ermakovskiy], 1980	N52°33'; E92°17'	151	57,62	27,81	9,27	5,30
	40	Сыстык-Хемский [Systyk-Khemskiy], 1995	N52°36'; E94°51'	202	59,90	36,63	2,48	0,99
J	7	Каратузский [Karatuzskiy], 1979	N53°04'; E93°41'	49	71,43	20,41	4,08	4,08
	8	Ермаковский [Ermakovskiy], 1979	N52°43'; E92°55'	145	78,62	7,59	6,21	7,59
	41	Пий-Хемский [Piy-Khemskiy], 1995	N51°45'; E92°52'	203	84,24	11,82	2,46	1,48
K	44	Ермаковский (Усинский) [Ermakovskiy (Usinskiy)], 1995	N52°13'; E93°00'	112	87,50	3,57	7,14	1,79

**Кластер D.** Выделяется по пробам, собранным в предгорьях северного мегасклона Восточного Саяна в пределах Иркутской области (Нижнеудинский район (№ 39)), Красноярского края (Нижнеингашский (№ 14), Ирбейский (№ 5), Партизанский (№ 15) районы), южного склона Восточного Саяна (часть Курагинского района (№ 30) Красноярского края), северного макросклона Западного Саяна (Таштыпский район (№ 11)). Они объединяются при  $d < 7$ . Кластер занимает зону контакта подтаежных светлохвойных и темнохвойных лесов. Протяженность их в длину 780 км, а ширина колеблется от 20 до 100 км. Отличительная особенность популяции белок этого кластера: высокая доля чернохвосток (40–46%), низкая – чернобурохвосток (23–30%) и бурохвосток (16–24%); несколько повышенный удельный вес рыжехвосток (8–16%) по сравнению с соседями.

**Кластер E.** Охватывает среднегорные районы Восточного, Западного Саяна и Алтая. На Восточном Саяне в него входят пробы из Нижнеудинского (№ 38), Саянского (№ 36), Курагинского (№ 6, № 17) районов, на Западном Саяне – из Каратузского (№ 18, № 31), Ермаковского (№ 32), Шушенского (№ 20), Таштыпского (№ 22) районов, на Алтае – из Улаганского района (№ 43). Они объединяются при  $d < 7$ . По площади это самый обширный кластер. Длина его – более тысячи километров, а ширина в самой широ-

кой части – более 400 км. Стациями белки являются горные темнохвойные леса с преобладанием кедра. Для этой группировки характерна высокая доля чернохвосток (33–49%) и чернобурохвосток (31–50%), низкая – бурохвосток (11–22%) и рыжехвосток (2–11%).

**Кластер F.** Выделяется по пробам, собранным в предгорье Восточного Саяна (Ирбейский (№ 29), Манский (№ 37) районы) и Кузнецком Алатау (Аскизский (№ 33) район). Отличительная особенность населения белок этой территории – треть населения состоит из чернохвосток (30–34%) и чернобурохвосток (32–33%), сравнительно высокая доля бурохвосток (22–28%) и мало рыжехвосток (6–11%).

**Кластер G.** Выделяется по пробам, собранным в Балахтинском районе (№ 26) Красноярского края и Аскизском (№ 10) Республики Хакасия. Они объединяются при  $d < 8$ . Более трети населения зверьков состоит из чернобурохвосток (38–41%), чуть меньше – бурохвосток (28–34%), мало чернохвосток (19–24%) и рыжехвосток (7–9%).

**Кластер H.** Выделяется по пробе, собранной в Улаганском районе (№ 42) Республики Алтай. Отличительная особенность популяции белок этого кластера – почти треть населения состоит из чернобурохвосток (28,4%) и бурохвосток (27,7%), чернохвосток (20%) меньше, а рыжехвосток (3,9%) очень мало.

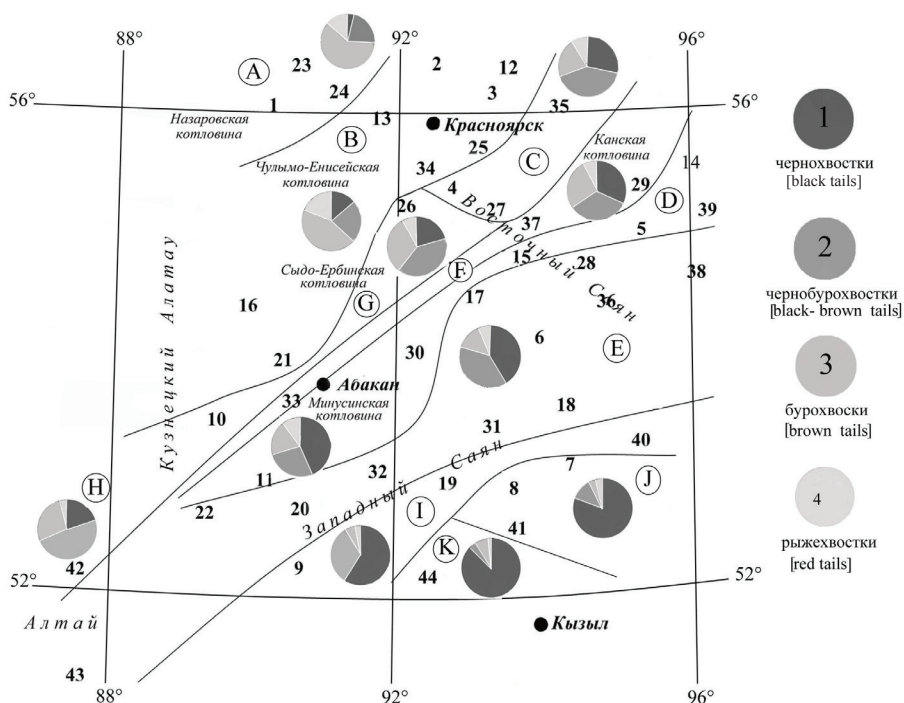
**Кластер I.** Выделен по пробам из Шушенского (№ 9) и Ермаковского (№ 19) районов Красноярского края и Сыстык-Хемского (№ 40) района Республики Тыва. Они объединяются при  $d < 9$ . Территории приурочены к осевому хребту Западного Саяна. По фенотипическому составу почти половина населения состоит из чернохвосток (58–60%), треть – чернобурохвосток (28–37%), бурохвосток (2–9%) и рыжехвосток (1–5%) очень мало.

**Кластер J.** Выделен по пробе из Каратузского (№ 7) и Ермаковского (№ 8) районов Красноярского края и Пий-Хемского (№ 41) района Республики Тыва. Треть населения грызунов приходится на долю чернохвосток (71,4%), чернобурохвосток значительно меньше (20,4%), и очень низка доля бурохвосток (4,1%) и рыжехвосток (4,1%).

**Кластер K.** Выделяется по пробам, собранным в Западном Саяне в Усинской котловине Ермаковского района (№ 44) Красноярского края. В данной группировке доминируют особи с черно-антрацитового цвета хвостами (87,5%). Удельный вес чернобурохвосток (4–12%), рыжехвосток (2–8%) и бурохвосток (2–7%) низкий.

На более удалённой дистанции кластеры слипаются и образуют новую когорту. Объединяясь, они образуют пучок. Например, кластер А при  $d < 10$  оставался без изменения. И вполне очевидно, что пробы, объединенные в данный кластер, принадлежат западносибирскому подвиду белки с характерным фенотипическим составом.

В состав кластера В вошла группа районов, находящихся между границами распространения западносибирской и алтайской белки. С.И. Огнев [3] на территории Красноярского края выделил енисейскую белку.



**Рис. 3.** Размещение кластеров, выделенных по частоте встречаемости морф на исследованной территории  
 [Fig. 3. Placement of clusters identified by the occurrence frequency of morphs in the study area]

Для нее он указал следующий фенотипический состав: темнохвостки – 36%, бурохвостки – 46%, краснохвостки – 18% и предположил, что южная граница этого подвида заканчивается на широте Красноярска. Мы сравнили опубликованные материалы с нашими данными при помощи критерия  $\chi^2$  и получили следующие результаты. По фенотипическому составу выборки из Большемуртинского района за 1979 и 1980 гг., из Березовского и Ширинского районов за 1980 г., оказалось, принадлежат енисейской белке. В трех случаях нулевая гипотеза отвергалась. Поэтому кластер В мы отнесли к ареалу енисейского подвида белки, и он вклинивается на юг до Хакасии. В пробах из енисейской белки удельный вес чернохвосток составил от 7,0 до 16,8%, чернобурохвосток – от 17,0 до 33,6%, бурохвосток – от 34,9 до 49,0%, рыжехвосток – от 16,8 до 27,3%.

При  $d \leq 9$  объединяются популяции белки предгорий Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау (кластер D), черновой тайги Западного и Восточного Саяна и Алтая (кластер E), подтаежных сосново-березово-осиновых лесов предгорий Восточного Саяна (кластер C) и единственная проба из Турочакского района Северо-Западного Алтая (H). Эту группировку можно отнести к алтайскому подвиду. В опубликованных работах для алтайской белки

указывается следующий фенотипический состав: темнохвостки – 50%; бурохвостки – 40%; краснохвостки – 10% [3, 4]. К ранее описанному алтайскому подвиду можно отнести только пробы из Аскизского района за 1979 и 1980 гг. ( $\chi^2=3,2$ ). В целом у алтайской белки удельный вес чернохвосток составляет от 19,46 до 50,53%, чернобурохвосток – 22,9–50,35%, бурохвосток – 9,04–33,56%, рыжихвосток – 1,5–16,18%.

Кластеры I, J и K занимают верхний пояс и южный макросклон Западного и Восточного Саян, покрытые каменистыми кедровниками. Фенотипический состав популяций белки сильно отличается от алтайского подвида. Удельный вес чернохвосток очень высок. Состав популяций белки данного участка статистически значимо отличается от описанных ранее алтайского ( $\chi^2=134,62$ ), енисейского ( $\chi^2=134,62$ ), якутского ( $\chi^2=269,25$ ) и забайкальского ( $\chi^2=75,85$ ) подвидов белки [3]. Только с тонгодинской популяцией белки из Иркутской области [11, 18] они оказались весьма близкими ( $\chi^2=3,3$ ). По всей вероятности, мы имеем дело с не описанным ранее подвидом. Возможно, у С.И. Огнева [3] отсутствовали материалы, характеризующие популяцию белки Республики Тыва, так как она еще не входила в состав СССР. На необычность меха белки Тывы обратили внимание товароведы [19]. Зимние шкурки отличались пышным волосяным покровом темно-голубого цвета. По хребту отмечен ремень более темного цвета с буроватым оттенком с размытым рисунком. Общая окраска хвоста черная, причем остевые волосы на хвосте окрашены зонарно: прикорневая часть стержня волоса светло-серая, а вершинная – черная. Примерно посередине длины стержня расположены два светлых кольца, разделенных темной перемычкой. Мех головы окрашен в тон ремня. Волосяной покров у тувинской белки на 25–20% гуще, чем у алтайской и енисейской белки. В связи с отмеченными различиями в морфологии волосяного покрова тувинская белка выделена в отдельный кряж [20]. Для более подробного изучения тувинского подвида требуются специальные исследования.

### **Обсуждение результатов исследования**

Исследованные шкурки, заготовленные на разных участках Алтае-Саянской горной страны, указывают на географическую изменчивость окраса хвоста. Если белки добыты на участках, расположенных поблизости, то и выборки оказываются сходными по фенотипическим признакам, что доказывается статистическими расчетами. С удалением мест сбора материалов между собой увеличивается дистанция между выборками. Для анализа пространственных закономерностей воспользуемся методикой градиентного анализа, широко применяемой в геоботанических исследованиях [21].

На топографическую основу района исследования нанесены точки сбора материала. Затем очерчивались изолинией контуры участков с определенной встречаемостью изучаемого признака. Полученный рисунок позволяет

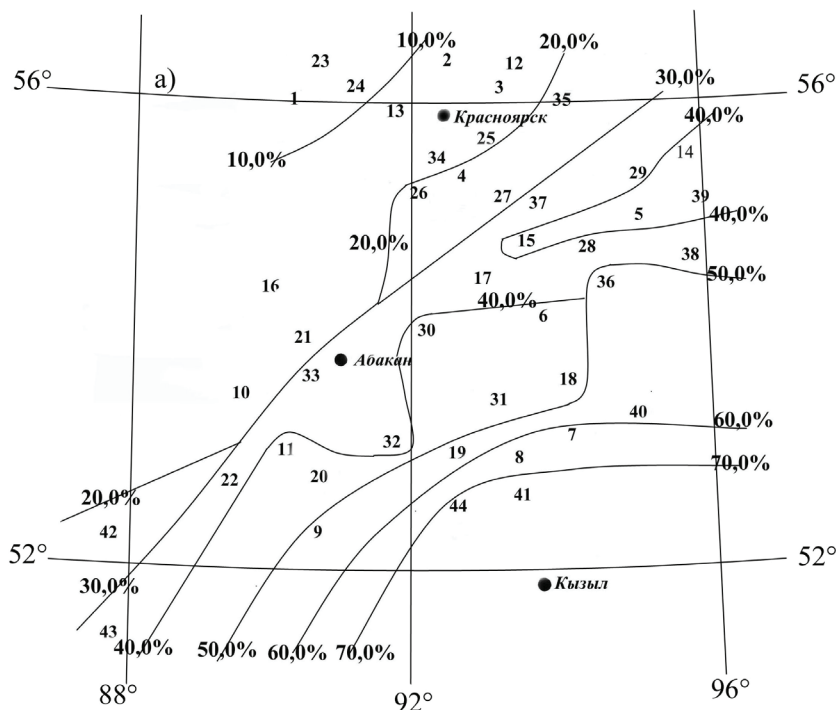
анализировать встречаемость чернохвосток, чернобурохвосток, бурохвосток и рыжихвосток на изученной территории.

Чернохвостки наибольший удельный вес (выше 70%) занимают в популяциях верхних поясов гор Западного и Восточного Саян (рис. 4). С уменьшением абсолютной высоты местности с продвижением на северо-запад встречаемость их в популяции сокращается. Напротив, бурохвосток и рыжихвосток много (выше 70%) в популяции на северо-западе района исследования – в равнинной тайге Западно-Сибирской низменности. С продвижением на юго-восток, с приближением к горам Саян и увеличением абсолютной высоты местности встречаемость бурохвосток снижается, достигая минимума (менее 10%) в пределах распространения тувинской белки.

На основании этих материалов можно заключить, что чернохвостки – горные зверьки, а особи с бурыми и рыжими хвостами – равнинные. По всей вероятности, такая дифференциация особей по окраску хвоста – продукт естественного отбора. Особи с черными хвостами менее заметны на фоне темной коры кедра сибирского. Подобная зависимость зарегистрировано у белок с елью. Зверьков с темными хвостами на Европейском Севере России называют «еловками» [3, 22]. Приуроченность животных с темным окрасом к еловым лесам отмечена в Итальянских Альпах [23]. Чем больше в лесу древесных пород с темной корой, чем выше доля зверьков с черными хвостами. Белки с рыжими и бурыми хвостами менее заметны на фоне светло-коричневой коры сосны обыкновенной. Равнинные белки (особи с хвостами коричневой окраски разной интенсивности) наиболее высокий удельный вес занимают в популяциях, обитающих в районах господства сосновых лесов. В европейской части страны подобных экземпляров называют «сосновками» [3, 22]. По исследованиям И.П. Карпухина [22], между этими двумя морфами обнаружены анатомические различия, влияющие на их приспособленность к окружающей среде.

Еловые леса в Западном Саяне занимают площадь менее 1%, в Восточном Саяне – около 6%, а в Западно-Сибирской низменности – 15–16%. Сходное распределение отмечается у мелколиственных лесов. Они составляют почти половину лесов Западно-Сибирской низменности, а в горах Саян на долю их приходится менее 10%. Противоположная картина отмечается у сибирской лиственницы. Ее почти нет в Западно-Сибирской низменности, в Саянах лиственничники занимают 1–4% лесов, только на границе с Республикой Тыва ее доля достигает от 30 до 70%. Пихтовые леса развитие получили на западном мегасклоне горной страны, где выпадает много осадков. Господствующей породой среднегорья является кедровая сосна сибирская [24].

Корреляционный анализ между составом леса и встречаемостью морфотипов белки показал наличие связей (табл. 2). Статистические расчеты подтверждают, что чернохвостки в Южной Сибири приурочены к кедровникам ( $r=0,33$ ), избегают сосняков ( $r=-0,47$ ), ельников ( $r=-0,49$ ) и мелколиственных лесов ( $r=-0,48$ ).



**Рис. 4.** Топоклины по встречаемости чернохвосток в выборках из популяций белки в районе исследования. Пояснения в тексте  
 [Fig. 4. Topoclines in the occurrence of the black tails in samples from squirrel populations. Explanations are in the text]

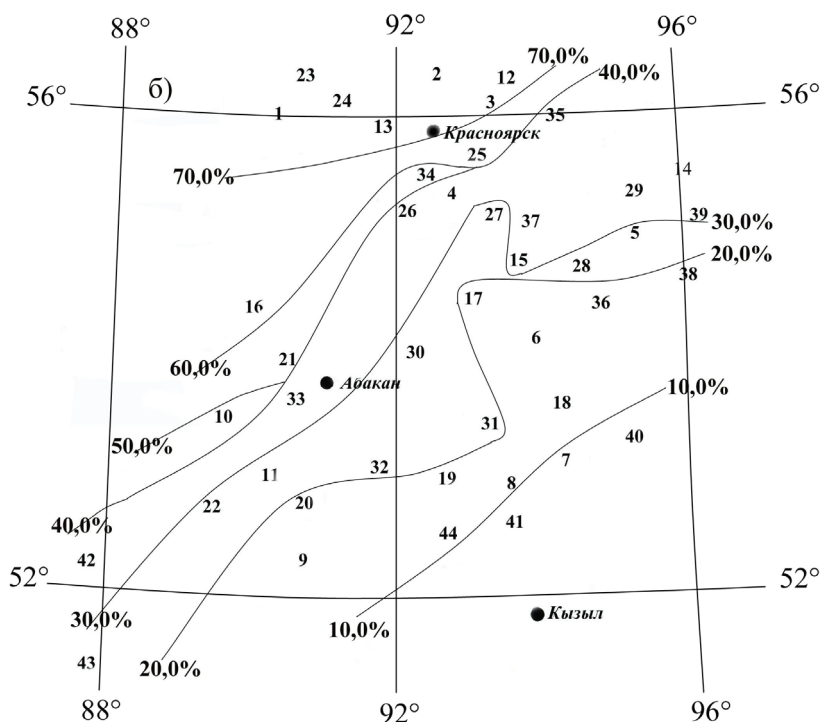
Рыжехвостки предпочитают сосняки ( $r=0,33$ ), ельники ( $r=0,59$ ) и мелколиственные леса ( $r=0,48$ ), избегают кедровников ( $r=-0,41$ ) и лиственничников ( $r=-0,42$ ). По характеру отношения к разным породам деревьев бурохвостки существенно не отличаются от рыжехвосток. Они предпочитают сосняки ( $r=0,48$ ), ельники ( $r=0,57$ ) и мелколиственные леса ( $r=0,47$ ), избегают кедровников ( $r=-0,42$ ) и лиственничников ( $r=-0,37$ ) и пихтовых лесов ( $r=-0,75$ ). Некоторая привязанность к пихтовым лесам отмечается у чернобурохвосток ( $r=0,30$ ).

Из всего сказанного можно уверенно констатировать, что чернохвостки предпочитают кедровники, а бурохвостки и рыжехвостки – сосняки. Особей с черным хвостом можно назвать меланистами, а бурохвосток и рыжехвосток – хромистами. Чернобурохвостки представляют собой гибридную форму. К пихтовым лесам проявляют привязанность чернобурохвостки и бурохвостки (см. табл. 2). Пихта обладает корой темно-серого цвета, а поврежденная хвоя приобретает ярко рыжий окрас. Подобное сочетание цветов может обеспечить покровительственную окраску вышеуказанным морфам.

Таблица 2 [Table 2]

**Корреляционная зависимость между встречаемостью разных фенотипов в популяции и породным составом древостоя изученной территории**  
**[Correlation between the occurrence of different phenotypes in a population and the species composition of the stand of the studied territory]**

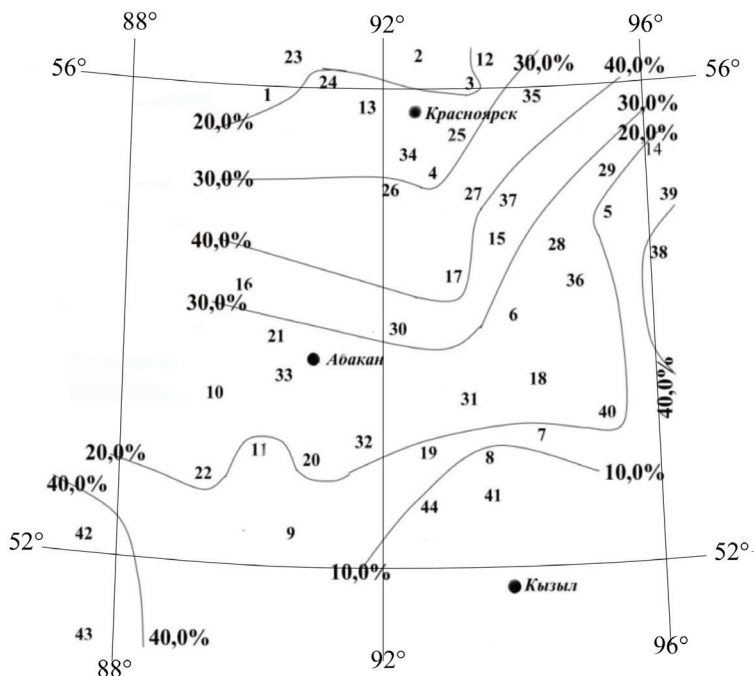
Древесные породы [Wood species]	Фенотипы [Phenotypes]			
	черно-хвостки [black tail]	чернобурох-востки [black-brown tail]	бурохвостки [brown tail]	рыжех-востки [red tail]
Темнохвойные всего [Dark coniferous total]	-0,48	-0,08	0,47	0,48
в т.ч. сосна сибирская [Siberian pine]	0,33	-0,27	-0,42	-0,31
Пихта [Fir]	-0,22	0,30	0,75	0,22
Ель [Spruce]	-0,49	-0,27	0,57	0,59
Светлохвойные всего [Light coniferous total]	-0,48	-0,18	0,47	0,49
в т.ч. сосна [Pine]	-0,47	-0,16	0,48	0,58
Мелколиственные [Small-leaved]	-0,48	-0,08	0,47	0,48



**Рис. 5.** Топоклины по встречаемости бурохвосток и рыжехвосток в выборках из популяций белки в районе исследования. Пояснения в тексте  
**[Fig. 5.** Topoclines in the occurrence of the brown tails and red tails in samples from squirrel populations in the study area. Explanations are in the text]



Самый высокий удельный вес чернобурхвосток в пробах отмечен на окраине ареала алтайской белки (рис. 6). Их более 40% в пробах из Нижнеудинского района Иркутской области (№ 38) и Алтай (№ 42, 43) и приграничных участков с енисейской белкой (№ 17, 26, 27, 35). В Алтае-Саянской горной стране в поясе черневой тайги они встречаются с вероятностью 20–30%. Чернобурхвосток мало (менее 10%) в Туве с резко континентальным климатом, неблагоприятным для развития пихтовых лесов.



**Рис. 6.** Топоклины по встречаемости чернобурхвосток в выборках из популяций белки в районе исследования. Пояснения в тексте  
 [Fig. 6. Topoclines by the occurrence of the black-brown tails in samples from squirrel populations in the study area. Explanations are in the text]

Конфигурации кластеров местами копируют ландшафтные особенности территории. Кластер Б приурочен к денудационной равнине, где господствуют сосново-березовые леса. В силу господства сосновых лесов в популяции белки доминируют бурхвостки (43,3%) и рыжехвостки (19,3%). В кластерах С, G, F с низкорослыми светлохвойными и темнохвойными лесами довольно много чернобурхвостки (34–48%). В кластере D, где стыкуются светлохвойные и темнохвойные леса, в популяции доминируют чернохвостки (40–46%). В пределах горных темнохвойных лесов с доминированием кедра (кластер Е) преобладают чернохвостки (41,8%) и чернобурхвостки

(37,8%). Самая высокая доля чернохвосток (79–84%) в кластере I, приуроченном к каменистым кедровникам гольцового пояса. На юго-восточной части Западного Саяна доля чернохвосток снижается до 60% (кластер J). Если судить по окрасу хвоста, у популяции белки формируется адаптивный полиморфизм к конкретным природным условиям. Но если бы пространственное размещение популяций определялось только адаптивными способностями популяции, то конфигурации кластеров копировали бы формы границ ландшафтов, лесорастительных условий. Полученные материалы свидетельствуют, что природные условия не полностью определяют формирование фенотипического состава популяции белки. По всей вероятности, между популяциями идет постоянный обмен особями. В результате фенотипический состав между соседними группировками выравнивается. Континуум может быть прерванным, когда в природе существуют естественные преграды для вида или участки сильно отличаются между собой по экологическим условиям. В таких случаях между кластерами должен отмечаться резкий переход. На собранном материале проверялось, какие объекты могут представлять преграду для белки и что может быть границей между популяциями (табл. 3).

Таблица 3 [Table 3]

**Евклидово расстояние между выборками, изолированными  
между собой ландшафтными преградами  
[Euclidean distance between samples isolated by landscape barriers]**

Сравниваемые объекты по районам сбора [Compared sites by collection area]		Изолирующие объекты [Isolating objects]	Евклидова дистанция [Euclidean distance]
Емельяновский [Emel'yanovskiy] (№ 13)	Березовский [Berezovskiy] (№ 34)	Река Енисей [Yenisei River]	15,6
Шушенский [Shushenskiy] (№ 20)	Ермаковский [Ermakovskiy] (№ 32)	Река Енисей [Yenisei River]	11,4
Ермаковский [Ermakovskiy] (№ 8)	Ермаковский-Усинский [Ermakovskiy-Usinskiy] (№ 44)	Основной хребет Западного Саяна [The main ridge of the Western Sayan]	43,6
Каратузский [Karatuzskiy] (№ 18)	Сыстык-Хемский [Systyk-Khemskiy] (№ 40)	Основной хребет Западного Саяна [The main ridge of the Western Sayan]	18,3
Балахтинский [Balakhtinskiy] (№ 26)	Аскизский [Askizskiy] (№ 10)	Сыдо-Ербинская степь [Syda-Yerba steppe]	10,7
Березовский [Berezovskiy] (№ 34)	Ширинский [Shirinskiy] (№ 16)	Чулымо-Енисейская степь [Chulym-Yenisei steppe]	8,8
Курагинский [Kuraginskiy] (№ 30)	Таштыпский [Tashtypskiy] (№ 11)	Минусинская лесостепь [Minusinsk forest-steppe]	6,2

Евклидово расстояние ( $d$ ) между пробами из Емельяновского (№ 13) и Березовского (№ 34) районов, рассеченных р. Енисей, составляет 15,6. Между Шушенским (№ 20) и Ермаковским (№ 20) районами, расположенными на разных берегах Енисея, эта величина составляет 11,4 (см. табл. 3). Резких различий по фенотипу белок между популяциями левобережья и правобережья Енисея не отмечается как в равнинной части около города Красноярска, так и даже в Западном Саяне. Основной Саянский хребет делит Ермаковский район на северную и южную части. Евклидово расстояние между популяциями на этой территории составляет 43,6. Сыстык-Хемский район от Каратузского тоже отделен основным Саянским хребтом, но между ними перевал покрыт кедровниками, поэтому евклидово расстояние между этими участками составляет всего 18,3. Наличие лесного коридора сглаживает фенотипический состав между популяциями белки.

Другую картину мы наблюдаем на Ачинско-Минусинском прогибе, занятом степями. Они тянутся с севера на юг на 560 км, а ширина их участками колеблется от 15 до 20 км [25]. Степи являются непреодолимым препятствием для белки. Евклидово расстояние между Березовским и Ширинским районами составляет всего 8,8, хотя они разделены Чулымо-Енисейской степью. Между Балахтинским и Аскизским районами этот показатель составляет 10,7, хотя они рассекаются Сыдо-Ербинской степью. Кластеры В, G, F, D рассекаются степями на две половины, но воздействия данного изолята на фенотипическую структуру популяции мы не наблюдаем. Эти степи не оказывают влияния на формирование фенотипического состава популяции белки.

Фенотипическая структура популяции белки частично определяется экологическими условиями. Зверьки выбирают леса, где окрас коры древостоя совпадает с окрасом меха зверька, что обеспечивает им хорошие защитные условия. Покровительственный окрас белки определяет выживаемость разных морф, а породный состав лесов территории – направление отбора в популяции белки. В силу этих условий нам не удалось установить границы между популяциями белки по фенотипическим признакам. Выделенные кластеры никак не подходят под определение популяций. Зато хорошо определяются границы подвидов (табл. 4).

В районе наших исследований обитает 4 подвида обыкновенной белки. На северо-западе (кластер А) обитает белка западносибирского подвида (*Sciurus vulgaris martensi* Matschie, 1901) с характерным фенотипическим составом. Он характеризуется малочисленностью чернохвосток, доминированием бурохвосток и низкой долей рыжихвосток в пробах. В центральной части Красноярского края, по левобережью Енисея, обитает белка енисейского подвида (*Sciurus vulgaris jenissejensis* Ogn, 1935). Хотя он граничит с западносибирской белкой, доля чернохвосток несколько выше, и в популяции преобладают рыжихвостки. В горной части района исследования обитает белка алтайского подвида (*Sciurus vulgaris altaicus* Serebren), в популяции которого преобладают чернохвостки. Южнее основного Саянского хребта

обитает белка тувинского подвида (*Sciurus vulgaris tuvnicus*, описанная в настоящей работе) в котором доминируют чернохвостки. Фенотипический состав подвидов довольно постоянен, только на окраинах, в связи с изменением характеристик среды обитания, наблюдаются некоторые отклонения.

Описанные кластеры на всем протяжении имеют стабильный фенотипический состав. Он не нарушается естественными рубежами для белки в виде обширных степей. Кроме того, кластер может пересекать участки с разными геоморфологическими и лесорастительными условиями, при этом фенотипический состав остается неизменным. Привлекает внимание пространственное размещение кластеров. Все они имеют вытянутую форму с юго-запада на северо-восток. Ограничивающими барьерами для популяции могут быть только отдельные природные образования вдоль границ кластера. К ним можно отнести хребет Западный Саян, лесорастительные пояса, имеющие вытянутую форму вдоль основного горного хребта. Природные образования, расположенные поперек этих линий, не могут влиять на формирование фенотипической структуры популяции.

Таблица 4 [Table 4]

**Фенотипический состав подвидов обыкновенной белки**  
**[The phenotypic composition of the subspecies of red squirrels], %**

Подвиды [Subspecies]	Показатели [Indicators]	Фенотипы [Phenotypes]			
		черно- хвостки [black tail]	чернобу- рохвостки [black-brown tail]	буро- хвостки [brown tail]	рыжех- востки [red tail]
Западно- сибирский [West Siberian] <i>S. v. martensi</i>	Доля в пробе, % [Percentage in the sample]	3,6	24,2	58,4	13,8
	Колебание [Fluctuation], %	3–4	23–25	57–60	13–15
Енисейский [Yenisei] <i>S. v. jen- issejensis</i>	Доля в пробе, % [Percentage in the sample]	12,9	23,7	43,4	20,0
	Колебание [Fluctuation], %	7–17	17–34	35–49	16–28
Алтайский [Altai] <i>S. v. altaicus</i>	Доля в пробе, % [Percentage in the sample]	37,4	35,3	18,8	8,5
	Колебание [Fluctuation], %	26–51	23–42	9–28	1,5–16
Тувинский [Tuva] <i>S. v. tuvnicus</i>	Доля в пробе, % [Percentage in the sample]	71,2	19,6	5,5	3,7
	Колебание [Fluctuation], %	58–88	4–37	2–9	1–5

Это мы наблюдаем на Восточном Саяне, вытянутом с северо-запада на юго-восток, Кузнецком Алатау и котловине, занятой степями, протянувшись с севера на юг, и р. Енисей, текущей с юга на север. По-видимому,

обмен между группировками идет в строго определенном направлении. Такие последовательные синхронные изменения возможны, когда существует постоянная миграция белок из кластера А в юго-восточном направлении через наш исследуемый участок. Только в этих условиях фенотипическая структура популяции на двух изолированных участках, между которыми для белки нет среды обитания, будут совершенно одинаковыми. Следовательно, фенотипический состав популяции белки формируется не только в результате адаптации вида к конкретным условиям, но также в результате обмена особями между популяциями. Подобный обмен идет не хаотично, а в определенном направлении. Раскрытие этого феномена лежит за пределами данного сообщения.

### Выводы

1. В Южной Сибири встречаются белки с черными, бурыми, рыжими хвостами, а также экземпляры с черными волосами на хвосте, но с бурыми сегментами. Встречаемость морфотипов по окрасу изменчива в пространстве и во времени. На границе с Западно-Сибирской низменностью доминируют хромисты (бурохвостки и рыжехвостки), а на южном макросклоне Западного Саяна – меланисты (чернохвостки). Меланисты преобладают в кедровых лесах, где у деревьев кора темная, а хромисты – в сосновых лесах с древостоями с рыжей корой. Чернобурохвостки преобладают в пихтовых лесах, где деревья имеют темную кору, а хвоя приобретает ярко-рыжий цвет в результате поврежденная.

2. На изученном участке по индексу сходства выделены 11 кластеров, обладающих специфическим соотношением фенотипов. Естественные преграды для белки, такие как степи Хакасии, горы Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау, полноводная р. Енисей, не влияют на размещение границ выделенных кластеров. Кластеры обладают специфическим фенотипическим составом, характерным для популяции, но они имеют узкую вытянутую форму. Таким образом, хотя популяционную структуру вида на данном участке ареала выявить не удалось, подвидовая структура вырисовывается четко. Уточнены границы 3 подвидов, описанных ранее (западно-сибирского; енисейского; алтайского), описан новый подвид обыкновенной белки (тувинский (*Sciurus vulgaris tuvonicus*)).

3. Анализ встречаемости разных фенотипов по окрасу хвоста позволяет изучать внутривидовую структуру обыкновенной белки, раскрыть адаптационные механизмы приспособления вида к среде, что, несомненно, имеет теоретический и практический интерес.

*Автор благодарит д-ра биол. наук Шишикина А.С. и канд. биол. наук Андрееву Е.Б. за ценные замечания и помощь в оформлении и редактировании статьи.*

## Литература

1. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М. : Наука, 1977. 297 с.
2. Павлов Б.К. Управление популяциями охотничьих животных. М. : Агропромиздат, 1989. 144 с.
3. Огнев С.И. *Sciurus vulgaris* L. Белка, или векша // Звери СССР и прилежащих стран. Т. IV: Грызуны. М.; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1940. С. 329–422.
4. Кузнецов Б.А. Белка (*Sciurus vulgaris* L.) // Основы товароведения пушно-мехового сырья / под ред. Д.А. Соловьева. М. : Международная книга, 1941. С. 286–300.
5. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М. : Наука, 1973. 277 с.
6. Яблоков А.В. Популяционная биология: учеб. пособие для студентов биологических специальностей вузов. М. : Высшая школа, 1987. 303 с.
7. Дубинин Е.А., Валенцев А.С. К популяционной структуре камчатского соболя // Экология. 2003. № 5. С. 382–386.
8. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург : НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
9. Монахов В.Г. Географическая изменчивость соболя в ареале и филогеография // Экология. 2015. № 3. С. 219–228. doi: [10.7868/S0367059715030075](https://doi.org/10.7868/S0367059715030075)
10. Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н., Туманов И.Л. Эпигенетическая изменчивость американской норки (*Neovison vison*) Восточной Европы: Поиск факторов полиморфизма // Экология. 2016. № 3. С. 221–228. doi: [10.7868/S0367059716030069](https://doi.org/10.7868/S0367059716030069)
11. Павлов Б.К. Изменчивость фенотипической структуры популяций белок Восточной Сибири // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, № 3. С. 131.
12. Смышляев М.И. Динамика полиморфизма по окрасу и движению численности в популяциях белки обыкновенной в Прибайкалье // Экология. 1972. № 5. С. 18–22.
13. Карпунин И.П. Стационное распределение белки при неурожае семян ели // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 20–29.
14. Ogden R., Shuttleworth C., McEwing R., Cesarini S. Genetic management of the red squirrel, *Sciurus vulgaris*: A practical approach to regional conservation // Conservation Genetics. 2005. Vol. 6. PP. 511–525. doi: [10.1007/s10592-005-9006-8](https://doi.org/10.1007/s10592-005-9006-8)
15. Dozières A., Chapuis J.L., Thibault S., Baudry E. Genetic structure of the french red squirrel populations: Implication for Conservation // PLOS ONE. 2012. № 7 (10). e47607. [https://DOI.org/10.1371/journal.pone.0047607](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047607)
16. Кушев Б.Н., Леонов С.Л. Рельеф и геологическое строение // Средняя Сибирь: Природные условия и естественные ресурсы СССР. М. : Наука, 1964. С. 23–118.
17. Официальные названия и номера классических цветов RAL на русском языке RAL Classic. URL: [https://ral.ru/classic\\_colours](https://ral.ru/classic_colours) (дата обращения: 12.06.2008).
18. Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса // Труды Института экологии растений и животных. 1969. Вып. 65. 198 с.
19. Дикалова В.В. Характеристика волосяного покрова тувинской белки // Сборник НТИ ВНИИОЗ: Охота, пушнина, дичь. Киров : Волго-Вятское книжн. изд-во, Кировское отд., 1974. Вып. 44–45. С. 111–114.
20. ГОСТ 6374–66. Шкурки белки невыделанные. Технические условия. Введен 1967-07-01. Ограничение срока действия снято по решению Межгосударственного совета по стандартизации, метрологии и сертификации (протокол 3-93 от 17.02.93). URL: <http://docs.cntd.ru> (дата обращения: 20.05.2018).
21. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Градиентный анализ растительности // Успехи современной биологии. 1983. Т. 95, № 2. С. 304–318.

22. Карпухин И.П. Анализ экологического механизма регуляции численности белки // Промысловая териология. М. : Наука, 1982. С. 84–98.
23. Wauters L.A., Zaninetti M., Tosi G., Bertolino S. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? // Mammalia. 2004. № 68(1). PP. 37–48. doi: 10.1515/mamm.2004.005
24. Назимова Д.И., Речан С.П., Савин Е.Н., Жуков А.Б., Коротков И.А., Кутафьев В.П., Чередникова В.С. Леса Красноярского края // Леса СССР. М. : Наука, 1969. Т. IV. С. 248–320.
25. Любимова Е.А. Растительный покров // Средняя Сибирь: Природные условия и естественные ресурсы СССР / под ред. И.П. Герасимова. М. : Наука, 1964. С. 226–276.

Поступила в редакцию 12.12.2018 г.; повторно 14.08.2019 г.;  
принята 13.02.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

**Авторский коллектив:**

**Кельбешев Борис Кудачинович** – канд. биол. наук, доцент кафедры разведения, генетики, биологии и водных биоресурсов, Институт прикладной биотехнологии и ветеринарной медицины, Красноярский государственный аграрный университет (Россия, 660130, г. Красноярск, ул. Е. Стасовой, 44\*). E-mail: Kelbbor@mail.ru

**Для цитирования:** Кельбешев Б.К. Пространственно-фенотипическая структура популяций белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris*) на Алтае-Саянском участке ареала // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 67–90. doi: 10.17223/19988591/49/4

**For citation:** Kelbeshekov B.K. Spatial phenotypic structure of Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) populations in the Altai-Sayan part of the area. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:67-90. doi: 10.17223/19988591/49/4 In Russian, English Summary

**Boris K. Kelbeshekov**

*Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russian Federation*

### **Spatial phenotypic structure of Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) populations in the Altai-Sayan part of the area**

The study of the intraspecific structure allows a deeper understanding of the evolution of living organisms and the features of the formation of biodiversity. Knowledge of the population structure of the hunting object is necessary to make a prediction of the abundance and to extrapolate the results of the abundance counts and to determine the species resources. The possibility of establishing the boundaries of populations by phenotypic traits in the red squirrel has not yet been studied. The aim of the research was to study the possibility of using the occurrence of animals with different tail colors as a marker for identifying spatial population groups of the species in Southern Siberia.

The study area covered the southwestern extremity of the West Siberian lowland and a significant part of the Altai-Sayan mountain country (Kuznetsk Alatau, Altai, East and West Sayans). At 44 sites located in different environmental conditions, 6153 squirrel skins, shot by hunters in 1979, 1980 and 1995, were selected. The places of material collection are indicated by numbers (See Fig. 1). The following morphs were identified by hair color: black tail, black-brown tail, brown tail and red tail. The color was determined visually by the general background from the dorsal side of the tail; later, samples were checked according to the RAL Classic catalog. The phenotypic composition of squirrels at 43 sites is presented in Table 1. By the method of cluster analysis, the samples were compared with each other, the distance between them in a

multidimensional space was determined, and then they were grouped by the similarity index. The calculations were performed in the StatSoft STATISTICA 13.3. The analysis was used to find groups of objects (clusters) that are similar in phenotypic composition. Based on the results of these calculations, a dendrogram was obtained illustrating the closeness of the samples to each other (See Fig. 2). To establish the dependence of the phenotypic composition of the population on forest conditions, the nature of woody vegetation was studied according to the materials of the Forestry Regulation of the forestry of the administrative region where the material was collected. The correlation between the studied traits was studied according to the above program.

By the method of cluster analysis according to the similarity index of squirrel populations by phenotypic composition, 11 clusters were identified in the studied area (See Table 1). Clusters have a specific phenotypic composition. The samples included in one cluster statistically reliably belong to one population. Each cluster in the phenotypic composition is statistically significantly different from the others. On the geographic map, by delineating the places where the material was collected in the same aggregate, the boundaries between the clusters were determined (See Fig. 3). The resulting formations had a narrow elongated shape. In some cases, their length reached 780 km, and the width ranged from 20 to 100 km. According to the phenotypic composition, the selected clusters can be considered as populations, but in form they do not fit into the prevailing idea of the population. The method of correlation analysis established the preference for melanists (black tail) of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) and Siberian cedar pine (*Pinus sibirica* Du Tour.) with dark bark, and for chromists (brown tail and red tail) pine ordinary (*Pinus sylvestris* L.) with red bark. The black-brown tail are more common in Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) forests, whose stands have a dark bark and needles that acquire a red color when damaged (See Table 2). Consequently, the phenotypic composition of the group is formed not only by the genotype, but also by the ability of the animals to select stands that provide them with mimicry. It has been established that in southern Siberia the occurrence of squirrel of different morphs is variable in space. On the southern macro slope of the Western Sayan Mountains, melanists dominate, where black tails account for more than 70% of animals (See Fig. 4). Melanists prevail in cedar forests. With the advance to the north-west, their specific gravity in the samples decreases. On the border with the West Siberian Lowland, chromists (brown and red tail) dominate. Their share in the population is estimated at about 70% (See Fig. 5). Chromists clearly prefer pine stands with red bark. The black- brown tail predominate in fir forests. Fir plantations occupy a niche between pine and cedar forests. In the black taiga with fir forests, the proportion of the black-tail is about 40% (See Fig. 6). The established close relationship between the structure of forest stands and the phenotypic composition of the population reveals yet another mechanism for the adaptation of the species to the environment and partially reveals the nature of the formation of boundaries between clusters. Natural barriers for squirrels, such as the steppes of Khakasia, the mountains of the East Sayan and the Kuznetsk Alatau and the full-flowing Yenisei River, do not affect the location of the boundaries of the selected clusters (See Table 3). Cluster configurations do not copy the boundaries of landscapes and forest vegetation. Although the population structure of the species could not be clearly established, the technique allowed us to determine the contours of the subspecies. The boundaries of 3 subspecies described earlier (West Siberian; Yenisei, Altai) were specified, a new subspecies of the common squirrel (*Sciurus vulgaris tuvunicus*) was described (See Table 4).

Thus, the analysis of the occurrence of different phenotypes according to the color of the tail allows to reveal the mechanisms of adaptation of the species to the environment and to study the intraspecific structure of the red squirrel, which, of course, is of theoretical and practical interest.



*The paper contains 4 Tables, 6 Figures and 25 References.*

**Key words:** phenotypic composition; correlation and cluster analysis; protective color; cluster populations; subspecies.

*The Author declares no conflict of interest.*

*No animal was caught for the purposes of this study. Animals were hunted by legal hunters using humane methods of catching.*

### References

1. Timofeev-Resovskiy NV, Vorontsov NN, Yablokov AV. Kratkiy ocherk teorii evolyutsii [A brief outline of the evolution theory]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 297 p. In Russian
2. Pavlov BK. Upravlenie populyatsiyami okhotnich'ikh zhivotnykh [Management of game animal population]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1989. 144 p. In Russian
3. Ognev SI. *Sciurus vulgaris* L. Belka, ili veksha [*Sciurus vulgaris* L. Red squirrel]. In: *Zveri SSSR i prilozhashchikh stran*. T. IV. Gryzuny [Animals of the USSR and adjacent countries. Vol. IV. Rodents]. Ognev SI, editor. Moscow-Leningrad: Akad. nauk SSSR Publ.; 1940. pp. 329-422. In Russian
4. Kuznetsov BA. Belka (*Sciurus vulgaris* L.) [(*Sciurus vulgaris* L.)]. In: *Osnovy tovarovedeniya pushno-mekhovogo syr'ya* [Fundamentals of commodity science of fur raw materials]. Solov'eva DA, editor. Moscow: Mezhdunarodnaya kniga Publ.; 1941. pp. 286-300. In Russian
5. Timofeev-Resovskiy NV, Yablokov AV, Glotov NV. Ocherk ucheniya o populyatsii [Essay of the population doctrine]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 277 p. In Russian
6. Yablokov AV. Populyatsionnaya biologiya: uchebnoe posobie dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostey vuzov [Population biology: Study guide for students of biological specialties of universities]. Moscow: Vysshaya Shkola Publ.; 1987. 303 p. In Russian
7. Dubinin EA, Valentsev AS. K populyatsionnoy strukture kamchatskogo sobolya [On the population structure of the Kamchatka sable]. *Ekologiya = Russian J Ecology*. 2003;5:382-386. In Russian
8. Monakhov VG. Dinamika razmernoy i feneticheskoy struktury sobolya v areale [Dynamics of the size and phenetic structure of the sable in the area]. Yekaterinburg: NISO UrO RAN, Bank kul'turnoy informatsii Publ.; 2006. 202 p. In Russian
9. Monakhov VG. Geographic variation of the sable (*Martes zibellina* L., 1758) within the range, and phylogeography. *Russian J Ecology*. 2015;46(3):279-288. doi: [10.1134/S1067413615030078](https://doi.org/10.1134/S1067413615030078)
10. Korablev NP, Korablev MP, Korablev PN, Tumanov IL. Epigenetic variation in the American mink, *Neovison vison*, from eastern Europe: A search for factors of polymorphism. *Russian J Ecology*. 2016;47(3):289-295. doi: [10.7868/S0367059716030069](https://doi.org/10.7868/S0367059716030069)
11. Pavlov BK. Izmenchivost' fenotipicheskoy struktury populyatsiy belok Vostochnoy Sibiri [Variability of the phenotypic structure of the squirrel population in Eastern Siberia]. *Byul. MOIP. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1965;70(3):131. In Russian
12. Smyshlyaev MI. Dinamika polimorfizma po okrasu i dvizhenie chislennosti v populyatsiyakh belki obyknovennoy v Pribaykal'e [Dynamics of color polymorphism and population movement in red squirrel populations in the Baikal region]. *Ekologiya = Russian J Ecology*. 1972;5:18-22. In Russian
13. Karpukhin IP. Statsial'noe raspredelenie belki pri neurozhae semyan eli [Station distribution of squirrels with spruce seed failure]. *Byul. MOIP. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1979;84(1):20-29. In Russian
14. Ogden R, Shuttleworth C, McEwing R, Cesarini S. Genetic management of the red squirrel, *Sciurus vulgaris*: A practical approach to regional conservation. *Conservation Genetics*. 2005;6:511-525. doi: [10.1007/s10592-005-9006-8](https://doi.org/10.1007/s10592-005-9006-8)

15. Dozières A, Chapuis JL, Thibault S, Baudry E. Genetic structure of the French red squirrel populations: Implication for Conservation. *PLOS ONE*. 2012;7(10):e47607. doi: [10.1371/journal.pone.0047607](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047607)
16. Kushev BN, Leonov SL. Rel'ef i geologicheskoe stroenie [Relief and geological structure]. In: *Srednyaya Sibir': Prirodnye usloviya i estestvennye resursy SSSR* [Central Siberia: Natural conditions and natural resources of the USSR]. Moscow: Nauka Publ.; 1964. pp. 23-118. In Russian
17. *Ofitsial'nye nazvaniya i nomera klassicheskikh tsvetov RAL na russkom yazyke RAL Classic* [Official names and numbers of classic flowers RAL in Russian] [Electronic resource]. Available at: [https://ral.ru/classic\\_colours](https://ral.ru/classic_colours) (access 12.06.2008).
18. Shvarts SS. Evolyutsionnaya ekologiya zivotnykh. Ekologicheskie mekhanizmy evolyutsionnogo protsessa [Evolutionary ecology of animals. Ecological mechanisms of the evolutionary process]. In: *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zivotnykh* [Proceedings of the Institute of ecology of plants and animals]. Vol. 65. Sverdlovsk: Ural'skiy rabochiy Publ.; 1969. 198 p. In Russian
19. Dikalova VV. Kharakteristika volosyanogo pokrova tuvinskoy belki [Characteristics of Tuva squirrel hair]. In: *Sbornik NTI VNIIOZ: Okhota, pushnina, dich'* [Hunting, fur, game]. Vol. 44-45. Kirov: Volgo-Vyatskoe knizhn. izd-vo Publ.; 1974. pp. 111-114. In Russian
20. *GOST 6374-66*. Shkurki belki nevydelannye. Tekhnicheskie usloviya. Vveden 1967-07-01. Ogranichenie sroka deystviya snyato po resheniyu Mezhgosudarstvennogo soveta po standartizatsii, metrologii i sertifikatsii (protokol 3-93 ot 17.02.93) [GOST 6374-66. Undressed squirrel skins. Specifications. Introduced 1967-07-01. Limitation validity was lifted by the decision of the Interstate Council for Standardisation, Metrology and Certification (protocol 3-93 as of 17.02.93)]. [Electronic resource]. Moscow: Izdatel'stvo standartov Publ.; 1993. Available at: <http://docs.cntd.ru/document/1200025506> (access 20.05.2018).
21. Mirkin BM, Naumova LG. Gradientnyy analiz rastitel'nosti [Gradient analysis of vegetation]. *Uspekhi sovremennoy biologii = Advances of Modern Biology*. 1983;95(2):304-318. In Russian
22. Karpukhin IP. Analiz ekologicheskogo mekhanizma regulyatsii chislennosti belki [Analysis of the ecological mechanism of squirrel number regulation]. In: *Promyslovaya teriologiya. Ser. Voprosy teriologii* [Commercial Theriology. Iss. Theriology Questions]. Bibikov DI and Grakov NN, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1982. pp. 84-98. In Russian
23. Wauters LA, Zanineti M, Tosi G, Bertolino S. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? *Mammalia*. 2004;68(1):37-48. doi: [10.1515/mamm.2004.005](https://doi.org/10.1515/mamm.2004.005)
24. Nazimova DI, Rechan SP, Savin EN, Zhukov AB, Korotkov IA, Kutaf'ev VP, Cherednikova VS. Lesa Krasnoyarskogo kraya [Forests of Krasnoyarsk Kray]. In: *Lesa SSSR* [Forests of the USSR]. Vol. IV. Zhukov AB, editor-in-chief. Moscow: Nauka Publ.; 1969. pp. 248-320. In Russian
25. Lyubimova EA. Rastitel'nyy pokrov [Vegetation cover]. In: *Srednyaya Sibir': Prirodnye usloviya i estestvennye resursy SSSR* [Central Siberia: Natural conditions and natural resources of the USSR]. Gerasimov IP, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1964. pp. 226-276. In Russian

*Received 12 December 2018; Revised 14 August 2019;  
Accepted 13 February 2020; Published 27 March 2020.*

**Author info:**

**Kelbeshkov Boris K**, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Breeding, Genetics, Biology and Aquatic Biological Resources, Institute of Applied Biotechnology and Veterinary Medicine, Krasnoyarsk State Agrarian University, 44a E. Stasovoy Str., Krasnoyarsk 660130, Russian Federation.  
E-mail: [Kelbbor@mail.ru](mailto:Kelbbor@mail.ru)

УДК 599.742.4

doi: 10.17223/19988591/49/5

**В.Г. Монахов<sup>1</sup>, А.Я. Бондарев<sup>2</sup>, О.Ю. Тютеньков<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

<sup>2</sup> Федеральный центр развития охотничьего хозяйства, г. Москва, Россия

<sup>3</sup> Национальный исследовательский  
Томский государственный университет, г. Томск, Россия

## **О морфологии лесной куницы (*Martes martes*) Верхнего Приобья**

Работа выполнена в рамках госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН.

*Впервые изучена репрезентативная выборка лесной куницы из популяции Барнаульского ленточного бора и прилегающих лесостепных стаций. Данная группировка вида образована путём естественного расселения куниц с сопредельных территорий Новосибирской области либо Казахстана. Получены средневыворочные параметры: длины тела, хвоста, бакулюма, 17 краниометрических признаков самцов и самок, которые сравнили с показателями других популяций. Куницы Барнаульского ленточного бора по размерным показателям превосходят почти все популяции Восточной Европы и приближаются к кавказским, самым крупным по размерам в стране, но уступают в размерах тела и черепа западноевропейским. Индекс полового диморфизма в изученной популяции по краниометрическим признакам имеет среднее значение 8,18%. Нарастание численности куницы в изученном районе ареала позволяет прогнозировать дальнейшее укрепление группировки, что создаст предпосылки для образования новых участков гибридизации, где соболь и куница будут обитать совместно.*

**Ключевые слова:** *Martes martes*; ареал; морфология; краниометрия; ленточный бор; Алтайский край.

### **Введение**

Хищные млекопитающие Евразии часто имеют широкий географический ареал и демонстрируют в нём значительный морфологический полиморфизм. К таким видам, несомненно, относится и лесная куница *Martes martes* – типичный лесной вид рода *Martes*, обитающий главным образом в лиственных и хвойных лесах Европы. Это один из фоновых видов многих европейских экосистем, имеющий практическое значение как охотничий вид. Поэтому изучение данного вида актуально, особенно в аспектах расширения ареала и размерной структуры популяций.

Урало-Западносибирский регион является особенным для видов рода *Martes*, потому что здесь происходит наложение восточной части ареала куницы, которая больше тяготеет к южным лесам, на западную часть ареала

соболя *M. zibellina*. На значительной части данного региона эти два вида обитают в одних или близких стациях, где при скрещивании образуют гибриды – кидасы.

В последние десятилетия происходят изменения в распространении видов *Martes* на Урале и в Зауралье, наиболее существенные – продвижение куницы на восток в подзону южной тайги и лесостепь. Имеются сведения о появлении и дальнейшем продвижении куницы в Омской и Новосибирской областях [1]. По данным Российского пушно-мехового союза, в 2010–2015 гг. рост численности куницы продолжился как в Омской (с 2,3 до 2,67 тыс. особей), так и Новосибирской (2,0–2,9 тыс.) областях [2]. В Тюменской области, по данным областной схемы [3], в 2010–2013 гг. произошла стабилизация поголовья вида на уровне 3,6 тыс. экз.

Не так давно куница заселила сначала алтайские ленточные сосновые боры [4, 5], а затем и вплотную подошла к местам обитания соболя на правом берегу Оби в Чарышском районе Алтайского края [6]. О быстром заселении этих территорий сообщает О.Я. Гармс [7]. По его данным, численность вида в 15 районах края 6 лет назад составляла 383 особи. В отловы куница начала попадать с 1988 г. в Угловском районе [4]. Повторно она добыта в 2003 г. у с. Гришанское Мамонтовского района в центре Кулундинской равнины [5]. В дальнейшем, уже в 2004–2006 гг., её добывали не только в Барнаульском, но и в Касмалинском бору [4]. В официальных заготовках вид появился в 2014 г., а в 2017 г. добыто 40 экз.; численность вида в 2015 г. превысила 800 голов, а в 2017 г. приблизилась к 2 тыс. [8]. Сейчас куница встречается на территории 27 районов Алтайского края, а поголовье весной 2019 г. оценивается в 2 249 особей [9]. В 2013 г. куница встречалась в трёх ленточных борах, а в 2017 г. заселила все боровые ленты и прилегающие биотопы лесостепи [8].

С определённой долей уверенности можно утверждать, что в ленточных борах Кулундинской лесостепи образовалась новая популяция лесной куницы. Зверёк заселил необычные для него станции – сосновые боры и прилегающие берёзово-осиновые колки и согры в равнинной лесостепной юго-восточной части Алтайского края. Сосновые леса Барнаульской и Касмалинской лент начинаются на востоке от р. Обь и простираются на юго-запад через Кулундинскую лесостепь в Восточно-Казахстанскую область, поэтому можно предполагать, что куница обитает и в сопредельных районах Казахстана. Практически все крупные массивы сосновых лесов в соседнем государстве находятся под охраной, и к охотничьим угодьям отнесены лишь прилегающие к лесам остепнённые участки. По личному сообщению директора государственного лесного природного резервата «Семей орманы» Р.Х. Амирханова, куница на данной территории обитает и охраняется. Есть она и на территории охотничьего хозяйства «Бескарагайское» в одноименном районе Восточно-Казахстанской области. Как и в Алтайском крае, куница в Казахстане обитает и в массивах сосновых лесов, и по берёзово-осиновым колкам.

По данным О.Я. Гармса [7], куница проникла в равнинную часть Алтайского края из Новосибирской области в 1980-х гг. По личному сообщению охотинспектора А.А. Котлова (2019 г.), куница пришла в Угловский район из Казахстана, из припойменных лесов р. Иртыша. В середине 1980-х гг. редкие следы куниц встречались в окрестностях с. Шадруха, а первый зверёк пойман в 1988 г. в 10 км к северо-востоку от с. Угловское, в окрестностях с. Ново-Угловское. В последующие годы шло нарастание численности вида. В правобережной части первую куницу обнаружили, по сведениям охотоведа В.Н. Скворцова, в 2014 г. вблизи с. Думчево Залесовского района. В настоящее время она с невысокой плотностью заселила Салаирский кряж, где соболь не встречается.

Цель данного исследования – изучение морфологии новой группировки лесной куницы, образованной путём естественного расселения на свободные территории, пригодные для обитания вида.

### Материалы и методики исследования

В течение 2016–2019 гг. от охотников, имеющих разрешения на право охоты, нами получены промысловые выборки лесной куницы в количестве 63 экз. (данный вид, согласно приказу Министерства природных ресурсов и экологии РФ № 554 от 20.12.2010 г., не является лицензионным лимитируемым охотничьим ресурсом), в том числе тушки без шкурки 30 животных. Животных добывали охотники гуманными методами отлова. Эти данные позволяют дать морфологическую характеристику популяции, населяющей Барнаульскую ленту ленточного бора (Алейский район Алтайского края, 52°42'N, 82°10'E, рис. 1). Для характеристики экстерьерных признаков в 2019 г. изучили 20 куниц, краниометрическая характеристика дана по черепам 29 самцов и 22 самок (животные старше 1 года). Выборка из 22 экз. (2016–2017 гг.) хранится в зоологическом музее Томского государственного университета (г. Томск), а выборка из 41 черепа (2017–2019 гг.) – в музее Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

Измерения экстерьерных признаков (табл. 1) сделаны с помощью измерительной ленты, а измерения черепа (табл. 2) проведены В.Г. Монаховым с использованием электронного штангенциркуля. Возраст животных определяли по методике В.В. Тимофеева и В.Н. Надеева [10] – по развитию сагиттального и затылочного гребней на лобной и теменной костях черепа. Краниометрическая характеристика популяционной группировки дается по 17 признакам [10–12].

Данные в работе представлены в виде выборочной средней ( $\bar{X}$ ) изученного признака со стандартной ошибкой ( $m_x$ ) и коэффициентом вариации ( $CV$ ) с указанием лимитов изменчивости каждого из признаков. Статистическую значимость различий средних величин оценивали с помощью модуля тестов различий в пакете StatSoft STATISTICA 8.0, в котором также проведена про-

цедура кластерного анализа краниометрических данных (метод UPGMA – невзвешенного попарного среднего). Различия принимали статистически значимыми при уровне 5% ( $p < 0,05$ ).

Для оценки величины полового диморфизма применяли показатель  $I_{SD}$ , предложенный О.Л. Россолимо и И.Я. Павлиновым [13]:

$$I_{SD} = 100 (X_{\sigma} - X_{\varphi}) / X_{\varphi},$$

где  $I_{SD}$  – величина (индекс ИПД) полового диморфизма, выраженная в процентах;  $X_{\sigma}$  и  $X_{\varphi}$  – средние величины признаков для самцов и самок соответственно.

### Результаты исследования

Для оценки морфологического статуса лесной куницы Алтайского края необходимо наличие морфометрических данных по основным параметрам, принятым в классической зоологии (см. табл. 1, 2). Эти сведения получены нами путём измерений животных из промысловых выборок 2016–2019 гг. Основные метрические экстерьерные показатели 20 изученных животных (сборы 2018–2019 гг.) приведены в табл. 1.



**Рис. 1.** Изученный район (точка 13) на карте восточной части ареала *Martes martes* (фрагмент из: Herrero et al. [6]). Нумерация локалитетов, как в табл. 4.

**Fig. 1.** The studied region (location 13) on the map of the eastern part of the *Martes martes* range (fragment from: Herrero et al. [6]). Enumeration of samples as in Table 4

Краниометрическая характеристика объединённой выборки лесной куницы из музеев г. Томска и г. Екатеринбурга (29 самцов и 22 самки, сборы 2016–2019 гг.) дана в табл. 2.

Таблица 1 [Table 1]

**Средневыборочные характеристики экстерьерных признаков  
взрослых *Martes martes* из ленточного бора Алтайского края**  
[Mean values of the exterior traits of adult *Martes martes* from Altai ribbon pine forest]

Признак [Trait]	N (♂/♀)	♂		♀	
		$X \pm m_x$	Min-Max	$X \pm m_x$	Min-Max
Длина тела, см [Body length, cm]	10/10	43,95±0,17	43,5–45,0	40,20±0,31	39,0–42,0
Длина хвоста, см [Tail length, cm]	10/10	22,35±0,40	21,0–24,5	20,12±0,50	16,5–22,2
Длина бакулюма, мм [Baculum length, mm]	8	43,04±0,72	39,7–46,0	–	–

Таблица 2 [Table 2]

**Средние значения краниометрических признаков взрослых  
*Martes martes* из ленточного бора Алтайского края, мм**  
[Mean values of craniometric traits of adult *Martes martes* from Altai ribbon pine forest, mm]

Признак [Trait]	♂		♀	
	$X \pm m_x$ (Min-Max)	CV	$X \pm m_x$ (Min-Max)	CV
Основная длина [Basal length]	76,74±0,31 (74,1–79,9)	2,16	70,75±0,29 (68,4–73,3)	1,91
Кондилобазальная длина, КБД [Condylobasal length, CBL]	84,51±0,30 (81,9–87,7)	1,89	77,70±0,33 (75,0–80,9)	2,01
Общая длина [Profile length]	86,95±0,33 (83,9–90,4)	2,06	79,80±0,37 (76,4–83,8)	2,17
Длина мозговой части [Braincase length]	55,00±0,20 (52,5–56,7)	1,94	50,57±0,24 (48,8–53,9)	2,20
Длина лицевой части [Facial length]	38,08±0,18 (35,2–40,0)	2,58	34,78±0,25 (32,7–37,3)	3,31
Длина зубного ряда верхней челюсти [Teeth row length]	33,64±0,19 (30,6–35,6)	3,02	30,45±0,14 (29,2–31,7)	2,13
Длина ряда коренных зубов [Molar row length]	26,05±0,14 (24,4–27,5)	2,95	23,47±0,12 (22,3–24,4)	2,40
Длина слуховых барабанов [Length of auditory bulla]	18,77±0,11 (17,9–19,8)	3,06	17,93±0,14 (16,7–19,2)	3,67
Ширина мозговой капсулы [Braincase width]	36,13±0,15 (34,9–38,6)	2,20	33,60±0,13 (32,4–34,5)	1,80
Наибольшая ширина черепа [Greatest width]	38,84±0,18 (37,1–41,4)	2,44	35,92±0,20 (34,5–38,3)	2,64
Ширина затылочных мыщелков [Width of the occipital condyles]	19,91±0,11 (18,6–21,0)	2,74	18,66±0,10 (17,6–19,8)	2,49
Ширина хоан [Choanal width]	9,08±0,08 (8,2–10,1)	4,64	8,51±0,08 (7,6–9,4)	4,48

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Признак [Trait]	♂		♀	
	$X \pm m_x$ (Min-Max)	CV	$X \pm m_x$ (Min-Max)	CV
Ширина между скуловыми отверстиями [Width between zygomatic foramina]	20,90±0,13 (19,8–22,8)	3,47	19,18±0,12 (18,6–20,7)	2,81
Ширина ряда резцов верхней челюсти [Width of upper incisors row]	8,54±0,08 (7,7–9,6)	4,78	7,95±0,06 (7,4–8,5)	3,49
Ширина слуховых барабанов [Width of auditory bulla]	10,91±0,05 (10,2–11,3)	2,40	10,36±0,06 (9,7–10,8)	2,77
Высота в области слуховых барабанов, ВН [Height in the area of auditory bullae]	32,35±0,13 (31,2–34,2)	2,23	30,08±0,13 (29,1–31,4)	2,10
Высота в области межглазничного сужения [Height in the area of interorbital narrowing]	25,63±0,13 (24,1–26,5)	2,75	23,28±0,12 (22,1–24,3)	2,38

Произвели оценку межполовых различий по изученным признакам. Индекс полового диморфизма по длине тела равен 9,33%, а по длине хвоста – 11,08%. По 17 краниометрическим признакам средний показатель ИПД оказался равен 8,18% при колебаниях от 4,68 до 11,01 (для кондиллобазальной длины – 8,77%).

Результаты работы обеспечивают решение поставленной цели – дать морфологическую характеристику новой популяции лесной куницы, которая образована путём естественной экспансии вида с сопредельных территорий.

### Обсуждение результатов исследования

Первые сведения о морфологии куницы из равнинной части Алтайского края привели А.Г. Иноземцев и Д.В. Рыжков [5]. Длина тела у самца (добыт у оз. Кулундинское) оказалась 46,8 см, хвоста – 24,0 см. Кондиллобазальная длина его черепа – 87,9 мм, высота в области слуховых барабанов – 31,5 мм. Промеры черепа самки, добытой в 2003 г. у с. Гришанское: 78,4 и 29,6 мм [5, с. 76]. Колебания этих признаков для выборки, изученной нами: КБД 81,9–87,7 мм у самцов и 75,0–80,9 мм у самок, а высота в области слуховых барабанов – 31,2–34,2 и 29,1–31,4 мм соответственно.

Полученные нами сведения позволяют провести сравнения морфологических параметров алтайской популяции с показателями куниц из других районов ареала вида, которые имеются в отечественной и зарубежной литературе. В табл. 3 и 4 мы приводим морфометрические показатели взрослых животных из различных частей видового ареала по данным разных авторов.

Изучение экстерьерных признаков показало, что алтайская куница близка к зверькам о. Сардиния, но немного уступает им в длине хвоста. По длине тела алтайские зверьки также похожи на куниц Мелеузовского района Башкортостана, но превосходят их в длине хвоста (см. табл. 3). По экстерьерным признакам наибольшие размеры свойственны куницам Западной Европы.



Таблица 3 [Table 3]

**Некоторые морфологические признаки *Martes martes* в разных частях  
видового ареала, см**  
[Some morphological measurements of *Martes martes* in different parts of the species range, cm]

Район исследования [Geographic location]	Автор [Author]	Длина тела [Body length] (n)		Длина хвоста [Tail length] (n)	
		♂	♀	♂	♀
Шалинский р-н, Свердловская обл. [Shalinskiy r-n, Sverdlovskaya obl.]	Павлинин [Pavlinin] [14]	42,6 (16)	39,2 (12)	20,9 (16)	19,2 (12)
Мелеузовский р-н, Башкортостан [Meleuzovskiy r-n, Bashkortostan]	Павлинин [Pavlinin] [14]	43,7 (17)	40,5 (15)	20,7 (17)	19,5 (15)
Тобольский р-н, Тюменская обл. [Tobol'skiy r-n, Tyumenskaya obl.]	Павлинин [Pavlinin] [15]	43,2 (5)	40,0 (10)	19,8 (5)	19,6 (10)
Республика Коми (запад) [Komi Rep. (West)]	Полежаев [Polezhaev] [16]	41,8 (30)	39,4 (13)	21,7 (30)	20,0 (13)
Украина (Зап.) [Ukraine (West)]	Абеленцев [Abelencev] [17]	44,7 (38)	41,1 (17)	23,1 (38)	20,3 (17)
Германия (юго-восток) [Germany (SE)]	Ansorge [18]	47,13 (22)	43,56 (10)	25,19 (21)	24,12 (10)
Остров Сардиния [Sardinia Island]	Murgia et al. [19]	43,9 (10)	39,7 (3)	23,0 (10)	21,3 (3)
Алейский р-н, Алтайский край [Aleyskiy r-n, Altayskiy kray ]	Наши данные [Our data]	43,95 (10)	40,20 (10)	22,35 (10)	20,12 (10)

Таблица 4 [Table 4]

**Размеры черепа *Martes martes* в разных частях видового ареала, мм**  
[The skull dimensions of the *Martes martes* in different parts of the species range, mm]

Район исследования [Geographic location]	Координаты [Coordinates]	Автор [Author]	Кондилобазальная длина [Condylbasal length]		Высота в области слуховых барабанов [Height in the area of auditory bullae]	
			♂	♀	♂	♀
1. Шалинский р-н, Свердловская обл. [Shalinskiy rayon, Sverdlovskaya obl.]	N57°, E59°	Павлинин [Pavlinin] [14]	80,8 (23)	76,4 (13)	31,5 (23)	28,9 (13)
2. Мелеузовский р-н, Башкортостан [Meleuzovskiy rayon, Bashkortostan]	N54°, E57°	Monakhov and Monakhova [20]	81,99 (52)	75,34 (36)	31,58 (52)	29,14 (36)
3. Тобольский р-н, Тюменская обл. [Tobol'skiy rayon, Tyumenskaya obl.]	N58°, E68°	Павлинин [Pavlinin] [15]	83,3 (36)	76,5 (39)	32,8 (36)	29,3 (39)

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Район исследования [Geographic location]	Координаты [Coordinates]	Автор [Author]	Кондилобазальная длина [Condylbasal length]		Высота в области слуховых барабанов [Height in the area of auditory bullae]	
			♂	♀	♂	♀
4. Республика Коми (запад) [Komi Rep. (west)]	N62°, E53°	Полежаев [Polezhaev] [16]	82,55 (23)	76,31 (26)	31,20 (23)	29,03 (26)
5. Кировская обл. [Kirovskaya obl.]	N59°, E50°	Monakhov and Monakhova [20]	80,80 (32)	73,58 (31)	30,640 (32)	28,15 (31)
6. Московская обл. [Moskovskaya obl.]	N57°, E38°	Monakhov and Monakhova [20]	82,16 (21)	75,98 (16)	31,71 (21)	29,63 (16)
7. Республика Карелия [Kareliya Rep.]	N66°, E32°	Данилов, Туманов [Danilov, Tumanov] [21]	83,0 (72)	76,8 (30)	31,6 (32)	29,3 (17)
8. Ленинградская обл. [Leningradskaya obl.]	N59°, E32°	Данилов, Туманов [Danilov, Tumanov] [21]	83,0 (54)	76,1 (24)	31,5 (34)	29,3 (14)
9. Литва [Lithuania]	N54°, E27°	Monakhov and Monakhova [20]	84,54 (68)	79,36 (32)	31,67 (68)	30,66 (32)
10. Украина (Запад) [Ukraine (West)]	N49°, E24°	Абеленцев [Abelencev] [17]	83,28 (38)	76,31 (17)	31,20 (38)	29,03 (17)
11. Кавказ [Caucasus Mts.]	N44°, E40°	Рябов [Rjabov] [22]	85,47 (53)	78,30 (73)	32,10 (53)	29,50 (73)
12. Болгария [Bulgaria]	N42°, E24°	Gerasimov [Gerasimov] [23]	82,67 (17)	76,66 (10)	31,57 (17)	29,75 (10)
Германия (юго-восток) [Germany (South-East)]	N51°, E14°	Monakhov and Monakhova [20]	86,21 (38)	79,91 (15)	33,08 (38)	30,76 (15)
Дания [Denmark]	N56°, E09°	Anderson [24]	87,1 (23)	79,2 (18)	34,2 (23)	31,3 (18)
Горы Кантабрии, Испания [Cantabria Mts, Spain]	N43°, E-06°	Reig [25]	86,5 (113)	78,8 (46)	33,2 (113)	30,4 (46)
Остров Менорка [Menorca Island]	N39°, E04°	Lopez-Martin [26]	87,8 (21)	79,9 (17)	32,35 (21)	30,01 (17)
13. Алейский р-н, Алтайский край [Aleyskiy r-n, Altayskiy kray]	N53°, E82°	Наши данные [Own data]	84,57 (29)	77,70 (22)	32,35 (29)	30,08 (22)

*Примечание.* В скобках количество животных в выборке. Нумерация районов исследования соответствует рис. 1.

[Note. In brackets, the number of animals in the sample. Enumeration of geographic locations as in Fig. 1].

Сравнение алтайских куниц с животными из других районов ареала по краниометрическим признакам (КБД и ВН, табл. 4) по итогам кластерного анализа показало, что они классифицируются в кластер В (рис. 2) крупных зверьков вместе с куницами Литвы и Кавказа. Анализ краниометрических данных свидетельствует, что алтайские куницы имеют размерные показатели, превышающие параметры ряда восточноевропейских популяций, отнесённых к кластеру С на дендрограмме рис. 2 (КБД меньше 83,5 мм у самцов и 76,5 мм у самок). Тем не менее они не достигают величины зверьков из Западной Европы, входящих в кластер А, КБД которых превышает 85 мм у самцов и 78 мм у самок (см. табл. 4, рис. 2). Наиболее крупными в ареале являются куницы Дании (на континенте) и о. Менорка.

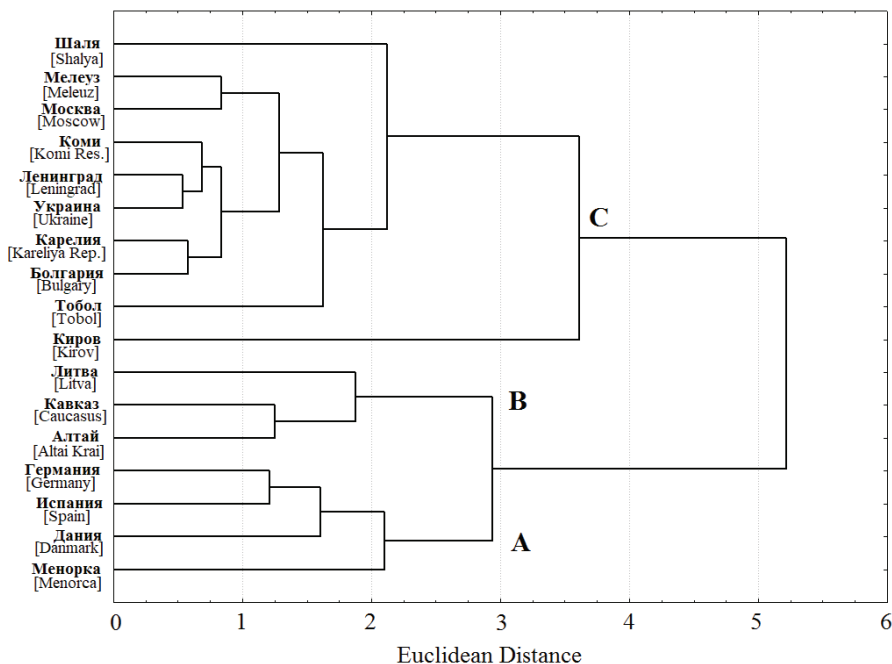
Поскольку размеры зверей являются одним из основных признаков при выявлении внутривидовой таксономической структуры, встаёт вопрос о подвидовом статусе алтайской куницы. Согласно последней отечественной сводке [27], на территории страны описано 5 подвидов лесной куницы. Из них территориально наиболее близок к алтайской популяции уральский подвид *M. m. uralensis* Kuznetsov, 1941 (распространение: Заволжье, Средний и Южный Урал, юг Западной Сибири). Расстояние до места описания подвида (окрестности г. Миасс) – 1 500 км. До ближайших очагов лесной куницы в Омской области – 500 км, Новосибирской – 250 км. Однако их подвидовой статус тоже не ясен.

Более того, Б.А. Кузнецов [28] при описании подвида указывал (с. 126), что «...уральская куница – крупная, почти не уступающая по своей величине западно-европейской кунице». Во всех более поздних таксономических сводках их авторы исправно повторяли этот тезис [11, 27, 29], характеризуя уральскую лесную куницу как имеющую крупные размеры. Новых данных по размерным характеристикам никто из них не приводил, пользуясь сведениями первоисточника, которые получены при измерениях 7 самцов и 2 самок (85 мм у самцов и 78,4 мм у самок [28, с. 127]).

На самом деле ни одна из изученных нами выборок из популяций, территориально относящихся к ареалу уральского подвида в редакции А.А. Аристова и Г.Ф. Барышникова [27] (Башкортостан, Татарстан, запад Свердловской области; общим объёмом 297 экз., в т.ч. 173 самца), не может быть отнесена к «крупным» по размерам черепа как имеющие КБД не выше 82 мм у самцов и 75,5 мм у самок [20, С. 243]. Следовательно, утверждения Б.А. Кузнецова [28] о крупных размерах лесной куницы уральского подвида, основанные на малочисленном материале, надо признать ошибочными. Считаем, что без привлечения материалов по окраске и другим свойствам мехового покрова судить о подвидовом статусе алтайской лесной куницы преждевременно.

По данным табл. 3 и 4 вычислили индексы полового диморфизма, которые имели средние значения: по длине тела – 8,31% с колебаниями от 6,09% (Коми) до 10,58% (о. Сардиния), по длине хвоста – 7,25% (от 1,02%

в Тобольском районе Тюменской области до 13,79% в Западной Украине). Показатель ИПД для алтайской куницы по обоим признакам оказался более высоким: 9,33 и 11,08% соответственно.



**Рис. 2.** Результат кластерного анализа средних значений краниометрических признаков *Martes martes* в разных частях ареала (табл. 4; метод UPGMA)

**Fig. 2.** The results of cluster analysis of mean values of craniometric traits of *Martes martes* in different parts of the species range (Tab. 4; UPGMA clustering)

Средний ИПД по признаку кондилобазальной длины для алтайской куницы также выше, чем для других популяций (по данным табл. 4): 8,77% против 8,56% соответственно. Однако во всех случаях разности статистически незначимы ( $p > 0,05$ ). Ранее О.Л. Россолимо и И.Я. Павлинов [13] изучали половой диморфизм краниометрических признаков печорских куниц. Для основной массы признаков ими получены ИПД в диапазоне 6,5–13,6%, однако наибольшие значения были отмечены для признаков зубо-челюстного аппарата – в пределах 7,4–45,1%, в среднем – 15,4% [13]. В нашем случае наибольшие значения ИПД также отмечены для длины ряда коренных зубов (11,01%), длины зубного ряда (10,49%) и длины лицевой части черепа (9,49%), а наименьшие – для длины и ширины слухового барабана (4,68 и 5,31% соответственно). Изучение индексов полового диморфизма экстерьерных и краниометрических признаков позволяет заключить, что животные новой популяции по этим свойствам не проявляют заметных отличий от других группировок видового ареала.

Основываясь на фактах недавнего продвижения вида на восток и динамике численности, мы можем предположить, что с укреплением поголовья в новых участках ареала эта тенденция продолжится и в ближайшем будущем. В связи с этим следует ожидать формирования новых очагов симпатрии, где соболь и куница будут обитать совместно (Алтайский край, Кузнецкий Ала-тау, Северо-Восточный Казахстан, Западный Китай).

### Заключение

Изучение впервые полученной репрезентативной промысловой выборки из недавно образованной путём естественного расселения популяции лесной куницы Алтайского ленточного бора показало, что она состоит из животных преимущественно крупного размера. Самцы имеют длину тела 43,5–45,0 см, хвоста – 21,0–24,5 см, кондилобазальную длину черепа – 84,51±0,30 мм, самки – 39,0–42,0 см, 16,5–22,2 см и 77,70±0,33 мм соответственно. Морфологические характеристики животных данной группировки сравнимы с характеристиками куниц Кавказа, самых крупных в восточно-европейской части ареала вида.

### Литература

1. Кассал Б.Ю., Сидоров Г.Н. Расселение соболя (*Martes zibellina*) и куницы лесной (*Martes martes*) в Омской области и биогеографические последствия их гибридизации // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 1. С. 51–65.
2. Обзор состояния популяций основных видов пушных зверей на территории Российской Федерации (по состоянию с 2005 г. по 2015 г.) / под ред. С.Г. Столбова. М. : НО «Российский пушно-меховой союз», 2016. 104 с. URL: <https://drive.google.com/file/d/1Cn5JE7LxcFuQRfqBF5-qewaPHurINgN/view> (дата обращения: 23.10.2019).
3. Схема размещения, использования и охраны охотничьих угодий Тюменской области. Ч. 1 / под ред. В.В. Якушева. Тюмень : Госохотуправление Тюменской области, 2014. 214 с. URL: <http://docs.cntd.ru/document/430584059> (дата обращения: 23.10.2019).
4. Котлов А.А. Ресурсы охотничьих животных семейства куньих и их использование // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства / под ред. В.В. Ширяева. Киров : ВНИИОЗ. 2007. С. 224–225.
5. Иноземцев А.Г., Рыжков Д.В. Лесная куница на юге Западной Сибири // Алтайский зоологический журнал. 2007. Вып. 1. С. 76–77.
6. Herrero J., Kranz A., Skumatov D., Abramov A.V., Maran T., Monakhov V.G. *Martes martes*. The IUCN Red List of Threatened Species, 2016: e.T12848A45199169. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T12848A45199169.en>
7. Гармс О.Я. Материалы к распространению лесной куницы в Алтайском крае // Алтайский зоологический журнал. 2013. Вып. 7. С. 45–47.
8. Схема размещения, использования и охраны охотничьих угодий на территории Алтайского края / под ред. В.П. Томенко. Барнаул : УОХ, 2019. 465 с. URL: <http://docs.cntd.ru/document/550348394> (дата обращения: 23.10.2019).
9. Учет животного мира / Министерство природных ресурсов и экологии Алтайского края. URL: [http://altaipriroda.ru/directions/oxot\\_xozjajstvo/uchyot\\_zhiv/](http://altaipriroda.ru/directions/oxot_xozjajstvo/uchyot_zhiv/) (дата обращения: 06.12.2019).

10. Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболь. М. : Заготиздат, 1955. 404 с.
11. Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР. М., Л. : Изд. АН СССР, 1963. Ч. 1. 640 с.
12. Driess A., von den. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Cambridge, Massachusetts : Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University, 1976. 136 p.
13. Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 23–35.
14. Павлинин В.Н. Заметки по морфологии уральских лесных куниц // Тр. Уральского отделения МОИП. Свердловск, 1959. Вып. 2. С. 23–42.
15. Павлинин В.Н. Об ареале и морфологии лесных куниц Тюменской области // Экология позвоночных Крайнего Севера / под ред. С.С. Шварца, Г.П. Померанцева. Свердловск, 1965. С. 41–52.
16. Полежаев Н.М. *Martes (Martes) martes*, лесная куница // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие / под ред. А.А. Естафьева. СПб. : Наука, 1998. Т. 2 (2). С. 104–123.
17. Абеленцев В.И. Куница лісова *Martes martes* L. // Фауна України / под ред. І.Г. Підоплічко. Київ : Наукова думка, 1968. Т. 1, в. 3. С. 91–128.
18. Ansoerge H. Biologische Daten des Baummarters, *Martes martes* (L., 1758) aus der Oberlausitz // Schriftenreihe Museen Däutzen Natura lusatica Bautzen, 1988. № 10. PP. 3–14.
19. Murgia C., Secci E., Deiana A.M. Preliminary research on some ecological and biometric aspects of the Sardinian pine marten (*Martes martes*) // Hystrix. 1995. № 7 (1–2). PP. 151–154.
20. Monakhov V.G., Monakhova G. Diversifikation der Schädelgrößen des Baummarters (*Martes martes*) im seinem Areal // Beitrage zur Jagd- und Wildforschung. 2014. Vol. 39. PP. 241–248.
21. Данилов П.И., Туманов И.Л. Куницы Северо-Запада СССР. Л. : Наука, 1976. 256 с.
22. Рябов Л.С. Некоторые возрастные особенности морфологии кавказских лесных куниц // Зоологический журнал. 1962. Т. 41, вып. 1. С. 1731–1737.
23. Gerasimov S. Species-specific Peculiarities and Sexual Dimorphism of the Cranial Meristics of *Martes martes* L. and *Martes foina* Erxl. (Mammalia, Mustelidae) from Bulgaria // Acta Zoologica Bulgarica. 1983. № 22. PP. 9–25.
24. Anderson E. Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae) // Acta Zoologica Fennica. 1970. № 130. PP. 1–132.
25. Reig S. Morphological variability of *Martes martes* and *Martes foina* in Europe : Ph D. Thesis. Bialowieza, Poland : Mammal Research Institute, 1989. 128 p.
26. Lopez-Martin J.M., Ruiz-Olmo J., Padro I. Comparison of skull measurements and sexual dimorphism between the Minorcan pine marten (*Martes martes minoricensis*) and the Iberian pine marten (*M. m. martes*): A case of insularity // Mamm. biol. 2006. № 71 (1). PP. 13–24.
27. Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб. : ЗИН РАН, 2001. 560 с.
28. Кузнецов Б.А. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР // Тр. Московского зоотехнического института. М.: Международная книга, 1941. Т. 1. С. 113–133.
29. Гептнер В.Г., Наумов Н.Н., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. II, ч. 1. М. : Высшая школа, 1967. 1004 с.

Поступила в редакцию 22.08.2019 г.; повторно 14.11.2019 г.;  
принята 13.02.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

**Авторский коллектив:**

**Монахов Владимир Генрихович** – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории экологии охотничьих животных, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-3021-0116>

E-mail: [monv@mail.ru](mailto:monv@mail.ru)

**Бондарев Александр Яковлевич** – канд. биол. наук, ведущий специалист, ФГБУ «Федеральный центр развития охотничьего хозяйства» (Россия, 105118, г. Москва, Вольная улица, 13).

E-mail: [altcanis@mail.ru](mailto:altcanis@mail.ru)

**Тютеньков Олег Юрьевич** – научный сотрудник, Биологический институт, Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: [tutenkov@mail.ru](mailto:tutenkov@mail.ru)

**Для цитирования:** Монахов В.Г., Бондарев А.Я., Тютеньков О.Ю. О морфологии лесной куницы (*Martes martes*) Верхнего Приобья // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 91–106. doi: 10.17223/19988591/49/5

**For citation:** Monakhov VG, Bondarev AY, Tyuten'kov OYu. On the Pine marten (*Martes martes*) morphology in the Upper Ob River basin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:91-106. doi: 10.17223/19988591/49/5 In Russian, English Summary

**Vladimir G. Monakhov<sup>1</sup>, Aleksander Ya. Bondarev<sup>2</sup>, Oleg Yu. Tyuten'kov<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation*

<sup>2</sup> *Federal Center for the Development of Hunting, Moscow, Russian Federation*

<sup>3</sup> *Tomsk State University, Russian Federation*

## **On the Pine marten (*Martes martes*) morphology in the Upper Ob River basin**

Over a period of about 30 years, a new population has appeared in the area of the pine marten. This grouping of species is formed by a natural expansion of animals from the adjacent territories of Novosibirsk region or Kazakhstan. The animal inhabited areas unusual for it: pine forests and adjacent birch-aspens woods in the plain forest-steppe of the south-eastern part of Altai Krai (See Fig. 1). The first marten traces were recorded in the mid-1980s near Shadrukha village in Uglovskiy district. The first animal was caught in 1988 in the vicinity of Novo-Uglovskoe village. In 2013, the first population counts were carried out revealing 383 martens. 2249 martens lived in the region in the spring 2019. The newly formed group is poorly studied in zoological terms, and we make an attempt to eliminate this omission.

We studied the first representative pine marten hunting sample obtained in 2016–2019 from the Altai ribbon pine forest population (Barnaul band, 52°42'N and 82°10'E). We applied the classical zoological techniques used during collecting the biological materials (incomplete anatomical autopsy, measuring animal body and its parts, preparation of craniological collection samples). The average population parameters of the marten grouping were obtained and studied: body length, tail length, baculum length, 17 craniometric traits for males and females (See Tables 1 and 2). The age of animals was determined by the method of Timofeev-Nadeev (1955) on the development of sagittal and occipital crests on the frontal and parietal bones of the skull. For all mean values, basic statistics was calculated ( $X \pm m_x$  and  $CV$ ). Differences were taken as statistically significant at the level of 5% ( $p < 0.05$ ). Difference testing and cluster analysis of craniometric data (UPGMA, unweighted method of pairwise average) were

carried out in Stat Soft STATISTICA 8.0 package. To assess sexual dimorphism, we used the ISD indicator proposed by Rossolimo and Pavlinov (1974):  $I_{SD} = 100(X_{\delta} - X_{\text{♀}}) / X_{\text{♀}}$ , where:  $I_{SD}$  is the value (ISD index) of sexual dimorphism, expressed as a percentage;  $X_{\delta}$  and  $X_{\text{♀}}$  are the mean values of traits for males and females, respectively.

As a result of our research we established that the mean values of the studied morphological traits of adult martens from the Altai ribbon pine forest population are as follows: body length 43.95 mm, tail length 22.35 mm in males and 40.2 and 20.12 in females, respectively; the length of the baculum (8 males) 43.04 mm; condylobasal skull length 84.5 mm in males and 77.7 mm in females. The obtained data were compared with the characteristics of some of East and West European populations of the species, information about which was found in literary sources (See Tables 3 and 4). A cluster analysis of 17 populations by skull size showed (See Fig. 2) that Altai pine martens are classified into same cluster with large martens from the Caucasus and Lithuania, exceeding in size many of East European populations with a condylobasal skull length of less than 83.5 mm in males and 76.5 mm in females. At the same time, Altai pine martens are smaller in body and skull sizes than West European martens which have a condylobasal skull length of more than 85 mm in males and 78 mm in females, making up cluster A in the dendrogram of Fig. 2.

We consider the question of the intraspecific taxonomic status of the new population without analyzing data on the color and other properties of the fur coat to be premature. The study of the indices of sexual dimorphism of the exterior (7.25-8.31%) and craniometric characteristics (8.11% on average for 17 traits and 8.77% for the condylobasal length of the skull) allows us to conclude that the animals of the new population do not show noticeable differences in this parameter from other groupings of the species range. A thirty-year old history and a continuous increasing in the number of the newly formed pine marten population in the east of the range allows to expect a further strengthening of this grouping. This will create the preconditions for the formation of new foci of sympatry in Altai Krai and in adjacent territories where the sable and pine marten will inhabit.

*The paper contains 2 Figures, 4 Tables and 29 References.*

**Key words:** *Martes martes*; species range; morphology; craniometry; ribbon pine forest; Altai Krai.

**Funding:** The research was financed by the state contract of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg, Russian Federation).

*The Authors declare no conflict of interest.*

*No animal was caught for the purposes of this study. Animals were hunted by legal hunters using humane methods of catching.*

## References

1. Kassal BYu, Sidorov GN. Rasselenie sobolya (*Martes zibellina*) i kunitsy lesnoy (*Martes martes*) v Omskoy oblasti i biogeograficheskie posledstviya ikh gibrizitatsii [Settling the sable (*Martes zibellina*) and the pine marten (*Martes martes*) in the Omsk region and biogeographic implications of their hybridization]. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy = Russian Journal of Biological Invasions*. 2013;1:51-65. In Russian, English Summary
2. *Review the status of populations of the main species of fur-bearing animals in the territory of the Russian Federation*. Stolbov SG, editor. Moscow: NO «Rossiyskiy pushno-mekhovoy soyuz»; 2016. 104 p. [Electronic resource]. Available at: <https://drive.google.com/file/d/1Cn5JE7LlxcFuQRfqBF5-qewaPHurINgN/view> (assess 23.20.2019). In Russian
3. *Scheme of allocation, use and protection of hunting grounds of Tyumen region*. Yakushev VV, editor. Tyumen': Gosokhotupravlenie Tyumenskoy oblasti Publ.; 2014. 214 p. [Electronic



- resource]. Available at: <http://docs.cntd.ru/document/430584059> (access 23.10.2019). In Russian
4. Kotlov AA. Resursy okhotnich'ikh zhivotnykh semeystva kun'ikh i ikh ispol'zovanie [Resources of game mustelids and their use]. In: *Sovremennye problemy prirodnopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva* [Recent problems of nature use, game biology and fur farming. Proc. of Int. Sci. and Prac. Conf. (Kirov, Russia, May 22-25, 2007)]. Shiryayev VV, editor. Kirov: VNIIOZ, RAAS Publ.; 2007. pp. 224-225. In Russian
  5. Inozemtsev AG, Ryzhkov DV. Lesnaya kunitsa na yuge Zapadnoy Sibiri [Pine marten in the south of Western Siberia]. *Altayskiy zoologicheskii zhurnal = Altai Zoological Journal*. 2007;1:76-77. In Russian
  6. Herrero J, Kranz A, Skumatov D, Abramov AV, Maran T, Monakhov VG. *Martes martes*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2016:e.T12848A45199169. doi: [10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T12848A45199169.en](https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T12848A45199169.en)
  7. Harms OYa. Materialy k rasprostraneniyu lesnoy kunitsy v Altayskom krae [Materials to distribution of marten (*Martes martes*) in Altay territory]. *Altayskiy zoologicheskii zhurnal = Altai Zoological Journal*. 2013;7:45-47. In Russian
  8. *Scheme of allocation, use and protection of hunting grounds in Altai region*. Tomenko VP, editor. Barnaul: UOKh Publ.; 2019. 465 p. [Electronic resource]. Available at: <http://docs.cntd.ru/document/550348394> (access 23.10.2019). In Russian
  9. *Accounting for wildlife*. Ministerstvo prirodnnykh resursov i ekologii Altayskogo kraya [Electronic resource]. Available at: [http://altaipriroda.ru/directions/oxot\\_xozjajstvo/uchyot\\_zhiv/](http://altaipriroda.ru/directions/oxot_xozjajstvo/uchyot_zhiv/) (access 06.12.2019). In Russian
  10. Timofeev VV, Nadeev VN. Sable. Moscow: Zagotizdat Publ.; 1955. 404 p. In Russian
  11. Gromov IM, Gureev AA, Novikov GA, Sokolov II, Strelkov PP, Chapskiy KK. Mammalian fauna of the USSR. Pt. 2. Pavlovskiy EN, issue editor, Sokolov II, editor. Moscow, Leningrad: AN SSSR Publ.; 1963. 640 p. In Russian
  12. Driess A, von den. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Cambridge, Massachusetts: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University Publ.; 1976. 136 p.
  13. Rossolimo OL, Pavlinov IYa. Polovye razlichiya v razvitii, razmerakh i proporsiyakh cherepa lesnoy kunitsy *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae) [Sexual differences in the development, size and proportions of the skull of pine marten *Martes martes* (Mammalia, Mustelidae)]. *Byul. MOIP. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1974;79(6):23-35. In Russian
  14. Pavlinin VN. Zаметки по морфологии урал'sких лесных кунитов [Notes on the morphology of the Ural pine martens]. *Byulleten' Ural'skogo otdeleniya MOIP = Bulletin of Ural Division of Moscow Society of Naturalists*. Iss. 2. Turaev NS, editor-in-chief. Sverdlovsk: Institute of Plant and Animal Ecology UD RAS; 1959. pp. 23-42. In Russian
  15. Pavlinin VN. Ob areale i morfologii lesnykh kunitov Tyumenskoy oblasti [On the range and morphology of pine martens in Tyumen region]. In: *Ekologiya pozvonochnykh Kraynego Severa* [Ecology of vertebrates of the Far North]. Shvarts SS and Pomerantsev GP, editors. Sverdlovsk: UF ANSSR Publ.; 1965:41-52. In Russian
  16. Polezhaev NM. *Martes (Martes) martes*, lesnaya kunitsa [*Martes (Martes) martes*, pine marten]. In: *Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie* [Fauna of the European Northeast of Russia. Mammals]. Vol. 2, Pt. 2. Estaf'ev AA, editor. Saint Petersburg: Nauka Publ.; 1998. pp. 104-123. In Russian
  17. Abelentsev VI. Kunitsya lisova *Martes martes* L. [Pine marten *Martes martes* L.]. In: *Fauna Ukraini* [Fauna of Ukraine]. Vol., Iss. 3. Pidoplichko IG, editor. Kiiv: Naukova dumka Publ.; 1968. pp. 91-128. In Ukrainian
  18. Ansorge H. Biologische Daten des Baummarters, *Martes martes* (L., 1758) aus der Oberlausitz. *Schriftenreihe Museen Dautzen Natura lusatica Bautzen*. 1988;10:3-14. In German

19. Murgia C, Secci E, Deiana AM. Preliminary research on some ecological and biometric aspects of the Sardinian pine marten (*Martes martes*). *Hystrix*. 1995;7(1-2):151-154. In Germany
20. Monakhov VG, Monakhova G. Diversifikation der Schädelgrößen des Baummarters (*Martes martes*) im seinem Areal. *Beitraege zur Jagd- und Wildforschung*. 2014;39:241-248. In Germany
21. Danilov PI, Tumanov IL. Mustelids of the North-West of the USSR. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 256 p. In Russian
22. Ryabov LS. Nekotorye vozrastnye osobennosti morfologii kavkazskikh lesnykh kunits [Some age-related features of the morphology of Caucasian martens]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1962;41(1):1731-1737. In Russian
23. Gerasimov S. Species-specific peculiarities and sexual dimorphism of the cranial meristics of *Martes martes* L. and *Martes foina* Erxl. (Mammalia, Mustelidae) from Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*. 1983;22:9-25.
24. Anderson E. Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae). *Acta Zoologica Fennica*. 1970;130:1-132.
25. Reig S. Morphological variability of *Martes martes* and *Martes foina* in Europe. Ph D. Thesis. Bialowieza, Poland: Mammal Research Institute; 1989. 128 p.
26. Lopez-Martin JM, Ruiz-Olmo J, Padro I. Comparison of skull measurements and sexual dimorphism between the Minorcan pine marten (*Martes martes minoricensis*) and the Iberian pine marten (*M. m. martes*): A case of insularity. *Mamm. Biol.* 2006;71(1):13-24.
27. Aristov AA, Baryshnikov GF. Mammals of Russia and adjacent territories. Carnivores and pinnipeds. Saint Petersburg: ZIN RAN Publ.; 2001. 560 p. In Russian
28. Kuznetsov BA. Geograficheskaya izmenchivost' soboley i kunits fauny SSSR [Geographical variability of sables and martens of the fauna of the USSR]. In: *Trudy Moskovskogo zootekhnicheskogo instituta* [Proceedings of Moscow Zootechnical Institute]. Vol. 1. Moscow: Mezhdunarodnaya kniga Publ.; 1941. pp. 113-133. In Russian
29. Geptner VG, Naumov NN, Yurgenson PB, Sludskiy AA, Chirkova AF, Bannikov AG. Mammals of the Soviet Union. Vol. 2, Pt. 2. Naumov NP and Geptner VG, editors. Moscow: Vysshaya Shkola Publ.; 1967. 1004 p.

*Received 22 August 2019; Revised 14 November 2019;  
Accepted 13 February 2020; Published 27 March 2020.*

**Author info:**

**Monakhov Vladimir G**, Dr Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Ecology of Hunting Animals, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-3021-0116>

E-mail: [mon@ipae.uran.ru](mailto:mon@ipae.uran.ru)

**Bondarev Aleksander Ya**, Cand Sci., Leading Specialist, Federal State Budgetary Institution Federal Center for the Development of Hunting, 13 Volnaya Str., Moscow 105118, Russian Federation.

E-mail: [altcanis@mail.ru](mailto:altcanis@mail.ru)

**Tyuten'kov Oleg Yu**, Researcher, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [tutenkov@mail.ru](mailto:tutenkov@mail.ru)

УДК 599.742.21:591.52  
doi: 10.17223/19988591/49/6

**И.В. Серёдкин**

*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия*

## **Суточные перемещения бурых медведей (*Ursus arctos*) на Камчатке и Сахалине**

*Использование пространства – один из основных вопросов экологии диких животных, применимых для практики управления их популяциями. Протяженность и характер суточных перемещений, выраженные в векторных смещениях между двумя локациями животных с интервалом в сутки и в показателях, приближенных к суточному ходу, изучены с помощью спутникового слежения у четырех бурых медведей на Камчатке в 2005–2006 гг. и трех – на Сахалине в 2011–2012 гг. Установлено, что средние суточные смещения взрослых самок за год составили 1 812 и 967 м для Камчатки и Сахалина соответственно. Весной суточные смещения самок в обоих регионах оказались меньше, чем летом и осенью. Самец на Камчатке имел максимальную дальность перемещений среди всех медведей, его среднесуточное смещение осенью составило 3 425 м. Суточные перемещения медведей с июня по сентябрь оказались относительно больше, чем в другие месяцы внеберложного периода. Показана возможность применения линейной модели для расчета аппроксимированного суточного хода медведей при известном суточном смещении. Выделены три типа суточных перемещений, отличающихся дальностью и извилистостью пути. Характер перемещений зависел от распределения кормов, в частности лососей.*

**Ключевые слова:** *Ursus arctos; суточный ход; суточное смещение; GPS-телеметрия; Кроноцкий заповедник; о. Сахалин.*

### **Введение**

Бурый медведь (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) играет важную роль в экосистемах Дальнего Востока, являясь ключевым звеном многих трофических цепей. Он имеет большое практическое значение для человека, являясь охотничьим видом и объектом туризма [1, 2]. На Камчатке и Сахалине популяции медведя относительно благополучны, тем не менее они нуждаются в грамотном управлении, гарантирующем их сохранение.

Одной из важнейших экологических характеристик популяции является использование животными пространства [3–5]. Интенсивное освоение человеком медвежьих местообитаний ведет к изменению условий существования животных, что влечет за собой перераспределение медведей, изменение их перемещений и активности [6–8]. Знание экологических параметров популяции, связанных, в частности, с использованием животными пространства, важно для разработки плана сохранения и рационального использования бу-

рого медведя. Суточный ход является также параметром, применяемым в расчетах численности животных [5, 9, 10].

Использование телеметрии позволяет определить многие показатели перемещений животных [11]. В России ранее радиотелеметрия применялась только на Сихотэ-Алине, где удалось оценить протяженность суточных и сезонных перемещений бурых медведей [12]. Для Камчатки и Сахалина данный вопрос рассматривается впервые.

Цель данной работы – оценка и характеристика суточных перемещений бурых медведей на Камчатке и Сахалине.

### **Материалы и методики исследования**

Работа осуществлена в рамках программ по изучению и сохранению бурого медведя на Камчатке [13] и на Сахалине [14] с участием Тихоокеанского института географии ДВО РАН (г. Владивосток), Общества сохранения диких животных (г. Владивосток), Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника (г. Петропавловск-Камчатский) и РОО «Экологическая вахта Сахалина» (г. Южно-Сахалинск).

Исследования проведены в Камчатском крае (Кроноцкий заповедник и бассейн р. Камчатка) и в Сахалинской области (заказник «Восточный») в 2005–2012 гг. (рис. 1). Как на Камчатке, так и на Сахалине на территории исследования преобладает горный рельеф. Местообитания медведей на Камчатке представлены березовыми, пойменными и елово-лиственничными лесами, приморскими лугами, стланиковыми зарослями, равнинными и горными тундрами [1]. На Сахалине основным типом растительности является темнохвойная тайга. Бореальному облику растительности особый колорит придают фрагментарно участвующие в соответствующих фитоценозах японо-маньчжурские элементы [15, 16].

Семь бурых медведей (табл. 1) оснастили ошейниками LOTEK GPS 4400 (Lotek Wireless, Inc., Ontario, Canada). Работу с животными проводили щадящими методами с соблюдением этических требований, предъявляемых к подобным исследованиям. Отлов животных проведен двумя способами: обездвиживанием при подходе и с использованием лапозахватывающих ловушек Олдрича. Подходили к медведю, не боящемуся и подпускающему человека на близкую дистанцию, после чего иммобилизовали его дистанционно с помощью шприцев. Ловушки Олдрича для отлова медведей широко распространены в мире [17] и успешно применялись в России [18]. Они представляют собой трос, затягивающийся на лапе животного при помощи пружины. Другой конец троса свободно вращается на вертлюге, что минимизирует травмирование медведей. Ловушки устанавливали у приманки и на тропах, проверяли их не менее двух раз в сутки.

Медведей обездвижили при помощи ружья системы Pneu-Dart, стреляющего шприцами. В качестве анестезирующего препарата использована

смесь золетила (Zoletil, 50% тилетамина гидрохлорида и 50% золазепам гидрохлорида) с ксилазином (Хулазине, ксилазина гидрохлорид). При одновременном использовании двух препаратов концентрация золетила в растворе соответствовала 135 мг/мл, а ксилазина – 89 мг/мл. Дозу препарата рассчитывали с учетом оценочной массы животного. Расчетная доза принята для золетила – 3 мг/кг, для ксилазина – 2 мг/кг. В качестве антидота к ксилазину использован антиседан (Antisedan, атипамезола гидрохлорид) в концентрации 5 мг/мл.

В июне 2005 г. в Кроноцком заповеднике (Долина гейзеров) с подхода обездвижены и оснащены ошейниками два медведя (№ 1 и № 2, табл. 1). Два медведя (№ 3 и № 4) отловлены в ловушки Олдрича в июне 2005 г. в бассейне р. Камчатка (окрестности оз. Двухюрточное). В июне–июле 2011 г. в заказнике Восточный (бассейн р. Венгери) на Сахалине оснащены ошейниками три медведя: № 5 и № 6 обездвижены с подхода и № 7 отловлен с помощью ловушки.

Ошейники для животных № 1–4 запрограммировали на определение своего местонахождения GPS-приемником один раз каждые три часа, для медведей № 5–7 – каждый час. Координаты местоположения животных получены после возвращения карт памяти ошейников наблюдателям.



**Рис. 1.** Районы исследований суточных перемещений бурых медведей на Камчатке и Сахалине: 1 – Кроноцкий заповедник (54°25'50"N, 160°08'22"E); 2 – бассейн р. Камчатка (56°49'35"N, 159°59'08"E); 3 – заказник «Восточный» (50°36'18"N, 143°41'48"E)

[Fig. 1. Study areas of daily movements of brown bears in Kamchatka and Sakhalin: 1 - Kronotsky Reserve (54°25'50"N, 160°08'22"E); 2 - Basin of the Kamchatka River (56°49'35"N, 159°59'08"E); 3 - Vostochny Zakaznik (50°36'18"N, 143°41'48"E)]

Таблица 1 [Table 1]

**Характеристика меченных GPS-ошейниками бурых медведей  
и данные о наблюдениях за ними**  
[Characteristics of brown bears marked with GPS collars and data on their observations]

№ медведя [Bear No]	Место наблюдения [Observation place]	Пол, возраст на момент мечения, год [Sex, age at time of marking, year]	Период наблюдения [Observation period]	Количество замеров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
1	Камчатка, Кроноцкий заповедник [Kamchatka, Kronotsky Reserve]	♀*, 8–10	05.06.2005– 05.06.2006	173
2	Камчатка, Кроноцкий заповедник [Kamchatka, Kronotsky Reserve]	♀, > 12	05.06.2005– 05.06.2006	151
3	Камчатка, бассейн р. Камчатка [Kamchatka, Kamchatka River basin]	♂, 5	24.06.2005– 29.10.2005	125
4	Камчатка, бассейн р. Камчатка [Kamchatka, Kamchatka River basin]	♀, 4	24.06.2005– 22.07.2005	28
5	Сахалин, заказник «Восточный» [Sakhalin, Vostochny Zakaznik]	♀, 3–4	22.06.2011– 24.08.2012	276
6	Сахалин, заказник «Восточный» [Sakhalin, Vostochny Zakaznik]	♀**, 6–7	27.06.2011– 26.08.2012	256
7	Сахалин, заказник «Восточный» [Sakhalin, Vostochny Zakaznik]	♂, 8–10	04.07.2011– 26.07.2011	22

*Примечание.* \* – самку сопровождали два медвежонка второго года жизни; \*\* – до августа 2011 г. медведица ходила вместе с медвежонком третьего года жизни, в 2012 г. она имела два медвежонка первого года жизни.

[Note. \* Two second-year cubs accompanied the female; \*\* Until August 2011, the bear went along with a cub of the third year of life; in 2012, she had two cubs of the first year of life].

Ошейники медведей № 1 и № 2 возвращены с помощью механизма, позволяющего радиосигналом дистанционно разомкнуть крепление ремня. Медведей № 5 и № 6 для процедуры снятия оборудования обездвигивали. Три ошейника сброшены животными (№ 3, № 4 и № 7) самостоятельно.

Для характеристики перемещений определяли суточное смещение – расстояние между парами GPS-позиций каждого медведя, временной интервал между которыми составлял около суток (20–28 ч). Всего суточные смещения медведей определены 1 031 раз (см. табл. 1). Данные, полученные методом телеметрии, неточно отражают пройденное животными расстояние за сутки, так как не регистрируют весь путь, а оценивают дистанцию между двумя точками пеленгации. Суточные смещения меньше фактических расстояний, пройденных животным за сутки, тем не менее они позволяют оценить интенсивность перемещений и закономерности использования пространства животными.

Оценить истинный суточный ход медведя с учетом извилистости пути с помощью телеметрии сложно, поскольку частота определения местополо-

жения животного ограничена техническими возможностями оборудования. В нашем исследовании наименьшая запрограммированная частота локаций (одна в час) была у животных на Сахалине. Сумма 24 линейных часовых отрезков пути может характеризоваться как аппроксимированный суточный ход животного, приближающийся к истинному суточному ходу. Тем не менее GPS-приемник ошейника определяет координаты в запланированное время не каждый раз. Полный набор локаций получен нами только для 70 суток (самки № 5 и № 6), для которых и рассчитаны два значения: сумма 24 отрезков пути (аппроксимированный суточный ход) и расстояние между первой и последней позициями (суточное смещение). Учитывали отношение этих двух показателей, которое отражает, во сколько раз приближенное к пройденному за сутки животным расстояние превышает его суточное смещение в пространстве.

Использование показателей аппроксимированного суточного хода и линейного смещения, полученных для 70 суток, позволили построить линейную модель [19] для предсказания первого параметра для тех суток, когда был известен только второй, с помощью формулы:  $Y = a + bX$ , где  $Y$  – аппроксимированный суточный ход (зависимая переменная),  $X$  – суточное смещение (независимая переменная или предиктор),  $a$  – свободный коэффициент, которому равна зависимая переменная, если предиктор равен нулю,  $b$  – угол наклона прямой, который показывает, насколько изменяется зависимая переменная при изменении предиктора. Это позволило предсказывать аппроксимированный суточный ход, учитывающий в какой-то мере извилистость пути, для тех суток, когда было известно только суточное смещение.

Для сравнения выборок с показателями суточных перемещений медведей было обосновано применение непараметрического статистического критерия. Критерий Шапиро – Уилка ( $W = 0,40-0,90$ ;  $p \leq 0,001$ ) и построение гистограмм не показали нормального распределения выборок, а критерий Бартлетта (Bartlett's  $K^2 = 1532,6$ ;  $df = 22$ ;  $p < 0,001$ ) не выявил равенство их дисперсий. Сравнение выборок, требующих парного сравнения, провели U-критерием Манна – Уитни. Различия в длине суточных смещений медведей для трех сезонов между двумя регионами и внутри каждого из регионов выявили критерием Краскела – Уоллиса ( $\chi^2 = 90,5$ ;  $df = 5$ ;  $p < 0,001$ ), а дальнейшее попарное сравнение выполнили U-критерием Манна – Уитни с поправкой Бонферрони.

Для понимания кормовых предпочтений меченых животных и определения наличия у самок медвежат проведены визуальные наблюдения с 5 по 20 июня 2005 г. и с 1 по 20 июня 2006 г. на Камчатке за медведями № 1 и № 2 (12 ч наблюдений) и на Сахалине – с 21 июня по 20 октября 2011 г. и с 15 мая по 26 августа 2012 г. за медведями № 5 и № 6 (76 ч наблюдений).

Участки обитания всех семи наблюдавшихся медведей проанализированы ранее [20]. Благодаря этому стало возможным оценить взаимосвязь размеров участков обитания со средней длиной суточных смещений. Рассчитан

коэффициент корреляции ( $r$ ) между месячными значениями этих двух показателей. Доверительный 95%-ный интервал получен с помощью бутстрэпа с 10000 повторениями.

Построение линейной модели, расчеты статистических критериев и коэффициентов корреляции проведены в программе R (ver. 3.5.2), а графическая обработка – в программе QGIS (v. 3.4.1).

Анализ данных проводили для внеберложного периода. В качестве сезонов выделены обычные календарные сроки: весна, лето, осень и отдельные месяцы этих сезонов.

### Результаты исследования

Данные о суточных перемещениях в течение целого года получены для двух самок с Камчатки (№ 1 и № 2) и двух – с Сахалина (№ 5 и № 6). На Камчатке среднесуточные смещения самок за год оказались достоверно больше, чем на Сахалине ( $p < 0,001$ ) и составили в среднем 1812 и 967 м соответственно (табл. 2). В отдельные сутки величина смещений варьировала в широких пределах – от 4 до 24 292 м.

Весной суточные смещения самок были меньше, чем в летний период в обоих регионах ( $p < 0,001$ ), и меньше, чем осенью на Камчатке ( $p < 0,001$ ) (см. табл. 2). На Сахалине средние суточные смещения двух особей весной отличались между собой: 899 и 355 м у самок № 5 и № 6 соответственно. Максимальный переход за сутки в этот сезон совершила самка № 2 на Камчатке, он составил 4 847 м.

Летом наибольшее среднее суточное смещение наблюдалось у самки № 4, обитавшей в бассейне р. Камчатка (см. табл. 2). В среднем перемещения самца № 3 в этот сезон оказались меньше, чем у самок № 2 ( $p = 0,001$ ) и № 4 ( $p = 0,002$ ), несмотря на то, что у него зафиксировано максимальное смещение за сутки среди всех медведей – 19 078 м. Самки на Камчатке летом в среднем смещались за сутки больше, чем на Сахалине ( $p = 0,003$ ; 2 239 и 1 147 м соответственно). Для двух самок на Сахалине, участки которых перекрывались [20], получены результаты за два летних сезона. У самки № 5 среднее суточное смещение было значимо больше ( $p < 0,001$ ) летом 2012 г. по сравнению с летом 2011 г., тогда как у самки № 6, наоборот, было больше в 2011 г. ( $p < 0,001$ ).

Осенью среднесуточные смещения самок на Камчатке оказались больше, чем на Сахалине ( $p < 0,001$ ) (см. табл. 2). Наибольшего значения данный средний показатель имел у самца № 3 (3 425 м), ему же принадлежало и максимальное смещение за сутки в осенний период (23 085 м). У двух животных средние суточные смещения были больше осенью, чем летом (№ 1, № 3), у других они уступали летним (№ 2, № 5, № 6).

Менее всего самки медведей на исследуемых территориях перемещались в апреле–мае и октябре–ноябре (табл. 3, 4, рис. 2).



Таблица 2 [Table 2]

**Суточные смещения бурых медведей на Камчатке  
и Сахалине в течение года и за сезоны**

**[Daily linear distances of brown bears in Kamchatka and Sakhalin during a year and for seasons]**

Особь [Individuals]	Период [Period]	Суточное смещение, м [Daily linear distances, m]				Количество за- меров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
		Среднее [Mean]	SD	Min	Max	
<i>Камчатка [Kamchatka]</i>						
Самки вместе [Females together]	Год [Year]	1 812	2 926	4	24 292	323
	Весна [Spring]	474	670	15	4 847	58
	Лето [Summer]	2 239	3 331	16	17 619	209
	Осень [Autumn]	1 872	1 940	4	8 896	80
♀ No 1	Год [Year]	1 313	1 438	4	8 037	172
	Весна [Spring]	423	395	15	2 030	34
	Лето [Summer]	1 353	1 214	31	4 525	91
	Осень [Autumn]	1 932	1 970	4	8 037	45
♀ No 2	Год [Year]	2 381	3 926	16	24 292	151
	Весна [Spring]	547	938	47	4 847	24
	Лето [Summer]	2 877	4 194	16	17 002	90
	Осень [Autumn]	1 796	1 927	36	8 896	35
♂ No 3	Лето [Summer]	1 442	2 720	26	19 078	68
	Осень [Autumn]	3 425	3 649	37	23 085	56
♀ No 4	Лето [Summer]	3 066	4 230	52	17 619	28
<i>Сахалин [Sakhalin]</i>						
Самки вместе [Females together]	Год [Year]	967	1 106	5	9 338	407
	Весна [Spring]	624	659	5	2 662	89
	Лето [Summer]	1 147	1 242	5	9 338	304
	Осень [Autumn]	844	793	12	4 394	135
♀ No 5	Год [Year]	949	884	5	5 451	212
	Весна [Spring]	899	680	73	2 662	44
	Лето (2 года вместе) [Summer (2 years together)]	1 189	1 072	5	5 982	154
	2011, лето [Summer]	772	840	5	5 451	70
	2012, лето [Summer]	1 537	1 124	29	5 982	84
	Осень [Autumn]	916	805	26	4 394	76
♀ No 6	Год [Year]	987	1 307	5	9 338	195
	Весна [Spring]	355	516	5	2 654	45
	Лето (2 года вместе) [Summer (2 years together)]	1 105	1 398	6	9 338	150
	2011, лето [Summer]	1 693	1 836	21	9 338	64
	2012, лето [Summer]	667	687	6	3 348	86
	Осень [Autumn]	750	774	12	3 912	59

Относительно больше их суточные перемещения были с июня по сентябрь, при этом у разных животных они достигали максимума в разные месяцы, например, у самки № 5 – в июне, самок № 2 и № 6 – в августе, самки № 1 – в сентябре. На Камчатке в июне среднее суточное смещение у самок оказалось невысоким. В целом максимальная подвижность самок приходилась на август (см. рис. 2).

Таблица 3 [Table 3]

**Суточные смещения бурых медведей на Камчатке в разные месяцы  
внеберложного периода**  
[Daily linear distances of brown bears in Kamchatka in different months  
of the non-hibernating period]

Особи [Individuals]	Суточное смещение, м [Daily linear distances, m]				Количество замеров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
	Среднее [Mean]	SD	Min	Max	
Май [May]					
Самки вместе [Females together]	448	656	15	4 847	54
♀ No 1	369	272	15	994	30
♀ No 2	547	938	47	4 847	24
Июнь [June]					
Самки вместе [Females together]	841	1 463	65	9 745	64
♀ No 1	384	270	65	1 123	29
♀ No 2	739	492	105	2 301	29
Июль [July]					
Самки вместе [Females together]	2173	3 300	16	17 619	80
♀ No 1	1575	1 433	71	4 525	30
♀ No 2	2174	3 650	16	16 541	29
♂ No 3	828	702	75	2 503	30
♀ No 4	3026	4 482	52	17 619	21
Август [August]					
Самки вместе [Females together]	3 925	4 124	231	17 002	60
♀ No 1	2 135	869	605	3 685	30
♀ No 2	5 716	5 217	231	17 002	30
♂ No 3	2 214	3 918	53	19 078	30
Сентябрь [September]					
Самки вместе [Females together]	2 277	2 083	36	8 896	58
♀ No 1	2 688	2 079	143	8 037	29
♀ No 2	1 866	2 040	36	8 896	29
♂ No 3	3 671	2 270	213	9 647	29
Октябрь [October]					
Самки вместе [Females together]	797	901	4	3 421	20
♀ No 1	534	451	4	1 357	15
♂ No 3	3 072	4 812	37	23 085	26

На Сахалине за двумя самками имеются наблюдения в июле и августе за два года. Суточные смещения каждой из самок варьировали в разные годы одного месяца. Так, у самки № 6 в 2011 г. они были больше, чем в 2012 г. как в июле, так и в августе, тогда как у самки № 5 в июле 2011 г. перемещения были достоверно меньше, чем в аналогичном месяце следующего года ( $p < 0,001$ ) (табл. 4).

Данных по суточным перемещениям самцов недостаточно для сравнительного анализа по всем месяцам внеберложного периода. У самца № 3 с Камчатки средние суточные смещения увеличивались с июля по сентябрь и

в октябре также оказались на относительно высоком уровне. При этом в сентябре и октябре они были больше, чем у самок в данном регионе ( $p = 0,001$  и  $p = 0,03$  соответственно) (см. табл. 3). В октябре самец № 3 за сутки сместился на максимальную дистанцию – 23 085 м. На Сахалине у самца № 7 суточные смещения определены только для июля, и в этот месяц их среднее значение было больше, чем у самок (см. табл. 4) ( $p = 0,01$ ).

Протяженность суточных смещений медведей имела положительную корреляцию ( $r = 0,79$ ; доверительный интервал 0,61–0,88;  $t = 7,2$ ;  $df = 32$ ;  $p < 0,001$ ) с размерами участков их обитания. Таким образом, в периоды с относительно высоким средним суточным смещением медведя следует ожидать и относительно большие по площади участки его обитания.

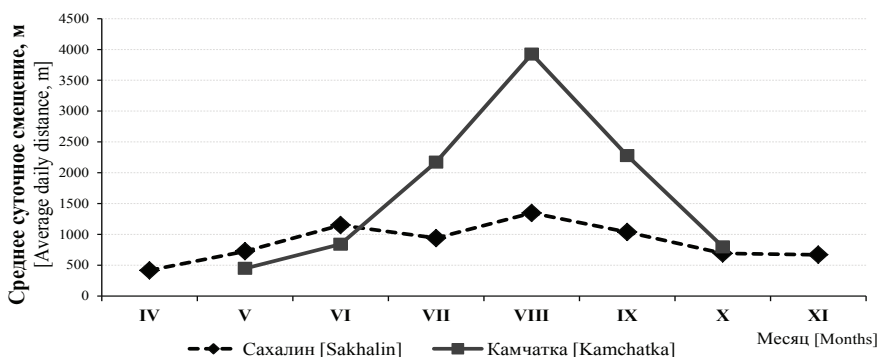
Таблица 4 [Table 4]

**Суточные смещения бурых медведей на Сахалине в разные месяцы  
внеберложного периода**  
[Daily linear distances of brown bears in Sakhalin in different months  
of the non-hibernating period]

Особи [Individuals]	Суточное смещение, м [Daily linear distances, m]				Количество замеров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
	Среднее [Mean]	SD	Min	Max	
<i>Апрель [April]</i>					
Самки вместе [Females together]	416	627	5	2 306	27
♀ No 5	747	749	73	2 306	13
♀ No 6	109	238	5	866	14
<i>Май [May]</i>					
Самки вместе [Females together]	726	664	14	2 662	60
♀ No 5	983	651	84	2 662	30
♀ No 6	469	580	14	2 654	30
<i>Июнь [June]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 150	1 050	29	5 070	69
♀ No 5	1 399	1 120	29	5 070	37
♀ No 6	862	897	30	3 351	32
<i>Июль [July]</i>					
Самки вместе [Females together]	939	1 473	5	9 338	119
♀ No 5	988	1 157	5	5 982	60
♀ No 6	889	1 746	6	9 338	59
♂ No 7	2021	2 121	22	6 490	22
<i>2011, Июль [July]</i>					
Самки вместе [Females together]	894	1 721	5	9 338	59
♀ No 5	430	367	5	1 162	30
♀ No 6	1 375	2 351	21	9 338	29
<i>2012, Июль [July]</i>					
Самки вместе [Females together]	983	1 193	6	5 982	60
♀ No 5	1 546	1 395	65	5 982	30
♀ No 6	419	543	6	2 048	30

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Особи [Individuals]	Суточное смещение, м [Daily linear distances, m]				Количество замеров суточного смещения [Number of registrations of daily linear distances]
	Среднее [Mean]	SD	Min	Max	
<i>Август [August]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 346	996	89	5 898	108
♀ No 5	1 281	926	111	5 451	53
♀ No 6	1 409	1 063	89	5 898	55
<i>2011, Август [August]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 549	1 133	111	5 898	60
♀ No 5	1 214	1 072	111	5 451	30
♀ No 6	1 885	1 109	458	5 898	30
<i>2012, Август [August]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 093	726	89	2 534	48
♀ No 5	1 370	707	255	2 453	23
♀ No 6	838	658	89	2 534	25
<i>Сентябрь [September]</i>					
Самки вместе [Females together]	1 037	866	49	4 394	58
♀ No 5	1 121	1 047	162	4 394	29
♀ No 6	953	645	49	2480	29
<i>Октябрь [October]</i>					
Самки вместе [Females together]	691	740	12	3 912	
♀ No 5	814	593	30	2 005	
♀ No 6	564	858	12	3 912	
<i>Ноябрь [November]</i>					
♀ No 5	669	582	26	1 952	



**Рис. 2.** Изменение среднесуточных смещений самок бурого медведя на Сахалине и Камчатке по месяцам

[Fig. 2. Change in average daily linear distances of brown bear females in Sakhalin and Kamchatka by months]

Линейная модель показала наличие взаимосвязи между аппроксимированным суточным ходом и суточным смещением животного ( $p < 0,001$ ) и значимый уровень для рассматриваемых параметров (табл. 5). Модель по-

зволила рассчитать параметры  $a$  и  $b$ , которые применимы при определении аппроксимированного суточного хода медведя ( $Y$ ), когда известно только суточное смещение ( $X$ ), по формуле  $Y = 2016,425 + 1,351X$ .

Таблица 5 [Table 5]

**Параметры линейной модели, устанавливающей взаимосвязь суточного смещения и аппроксимированного суточного хода бурых медведей на Сахалине**  
**[The parameters of a linear model that establishes the relation of the daily linear distance and the approximated daily movement of brown bears in Sakhalin]**

Параметр [Parameter]	Значение [Value]	SEM	$t$ -value	$p$
$a^*$	2 016,425	318,861	6,324	< 0,001
$b^{**}$	1,351	0,208	6,485	< 0,001

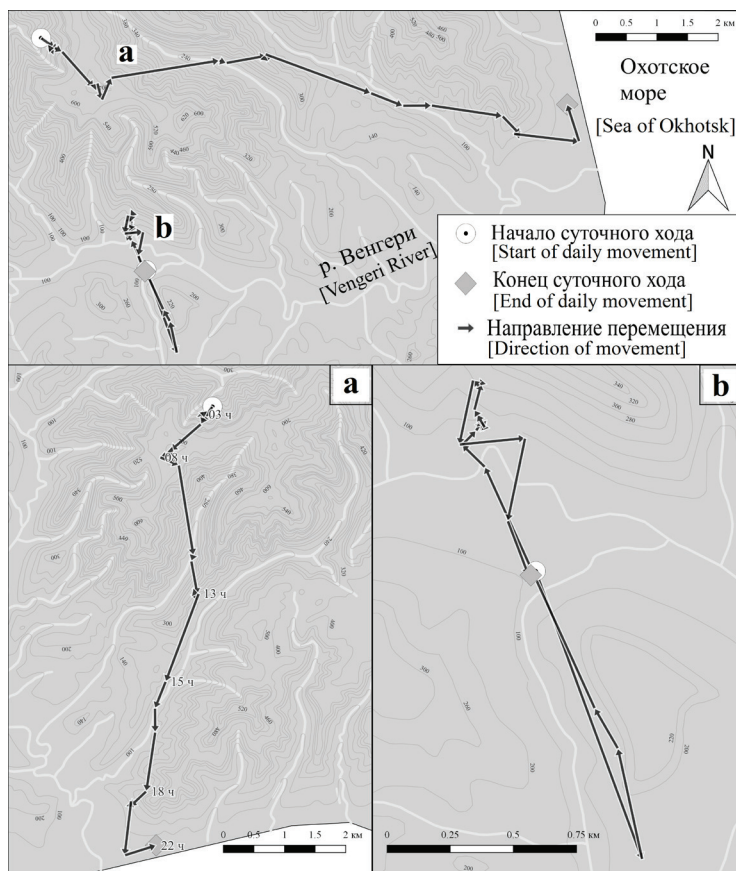
*Примечание.*  $a^*$  – свободный коэффициент,  $b^{**}$  – угол наклона прямой, который показывает, насколько изменяется зависимая переменная при изменении предиктора.

[Note.  $a^*$  - Free coefficient,  $b^{**}$  - Slope of the line, which shows how much the dependent variable changes as the predictor changes].

Отношение аппроксимированного суточного хода самок медведей на Сахалине к суточному смещению в разные сутки варьировало в широких пределах: от 1,27 до 343,59. Данный показатель демонстрирует степень извилистости пути животного: чем он больше, тем большей извилистостью характеризуется путь.

Анализ часовых перемещений за сутки позволил выделить три типа перемещений медведей. Первый заключается в целенаправленном переходе с одной части участка обитания в другую. Отношение аппроксимированного суточного хода к суточному смещению при данном типе перемещений было небольшим ( $< 2$  в наиболее типичных случаях), тогда как суточное смещение было относительно высоким. Такое перемещение демонстрирует суточный переход самки № 5 с верхнего течения одного из притоков Венгери в устье этой реки к морскому побережью 2–3 июня 2012 г. (рис. 3,  $a$ ), где суточное смещение составило 7 294 м при аппроксимированном суточном ходе 9 287 м.

При втором типе перемещений животное в течение суток перемещается на относительно большие расстояния, но возвращается к предпочитаемому им месту, нахождение на котором может быть связано с кормлением или отдыхом. При таких перемещениях аппроксимированный суточный ход превышает суточное смещение более чем в 10 раз. На рис. 3,  $b$  такой суточный ход показан для самки № 5 (18–19 июня 2012 г.). Пройдя минимум 4 633 м в пределах двух притоков Венгери, она вернулась к месту своего пребывания суточной давности. Отношение аппроксимированного суточного хода к суточному смещению в данном случае составило 181,09, а суточное смещение – всего 25 м. При третьем типе перемещений медведь не совершает значительных переходов, придерживаясь локального предпочитаемого участка. В таких случаях аппроксимированный суточный ход и суточное смещение были невелики (обычно до 3 км), а их отношение чаще имело средние значения.



**Рис. 3.** Суточные перемещения самки бурого медведя на Сахалине:

*a* – 2–3 июня 2012 г.; *b* – 18–19 июня 2012 г.

[Fig. 3. Daily movements of the female brown bear in Sakhalin: *a* - June 2-3, 2012; *b* - June 18-19, 2012]

### Обсуждение результатов исследования

Протяженность суточных перемещений бурых медведей на Камчатке и Сахалине сравнима с таковой в другом регионе Дальнего Востока – Сихотэ-Алине, где ранее проведены подобные исследования [12]. Среднее годовое суточное смещение самок на Сихотэ-Алине составляет 1 650 м, что больше, чем на Сахалине, и несколько меньше, чем на Камчатке. Сопоставимые по протяженности с Дальним Востоком средние суточные смещения отмечены у бурых медведей в Европе: 1 500 м в Хорватии [21], 1 600 м в Югославии [22] и Испании [23], 1 818 м в Румынии [24].

В исследуемых регионах дальность суточных перемещений самок летом оказалась больше, чем весной. На Сихотэ-Алине отмечена та же закономерность [12]. Известно, что в разных частях ареала бурые медведи пребывают в неактивном состоянии относительно большее время весной по сравнению

с другими сезонами внеберложного периода [23, 25, 26], что связано с дефицитом кормов. В этих условиях для животных рационально экономить энергию, расходуя жировые запасы, оставшиеся после выхода из берлог.

Летом и осенью характер перемещений зависит от кормовых условий и может отличаться как в разных регионах, так и в разные годы на одной территории [1, 12, 23, 27, 28]. На Камчатке и Сахалине протяженность летне-осенних перемещений зависела в основном от обилия и распределения лососей. Так, осенью на Камчатке медведи перемещались в поисках лососей больше, чем на Сахалине, где в этот сезон они переходили на питание плодами кедрового стланика (*Pinus pumila*), урожай которого был распределен относительно равномерно. По этой причине самки на Сахалине перемещались больше летом, в отличие от двух медведей с Камчатки, суточные перемещения которых были протяженнее осенью. Самка № 2 на Камчатке в августе 2005 г., покинув Долину гейзеров, много перемещалась в поисках лососей, посетив нерестовые реки, поэтому среднее суточное смещение в этот месяц у нее было максимальным среди всех медведей. В отличие от нее самка № 1, имевшая медвежат, в этом месяце не покидала Долину гейзеров.

Наше исследование показало, что подвижность медведей зависит не только от кормовых условий. На это указывают изменения протяженности суточных перемещений двух самок на одной территории в два летних сезона. В 2012 г. показатель подвижности самки № 5 увеличился по сравнению с 2011 г., тогда как самки № 6 – уменьшился. В данном случае ограничения в перемещениях самки № 6 в 2012 г. обусловлены наличием у нее медвежат первого года жизни.

Недостаток данных по перемещениям взрослых самцов не позволил показать, что их протяженность в целом достоверно больше, чем у самок, как это наблюдается на большей части ареала бурого медведя [12, 29]. Тем не менее суточные смещения двух наблюдаемых самцов в отдельные месяцы демонстрируют, что на Камчатке и Сахалине также прослеживается данная закономерность.

Наличие корреляции между средними суточными смещениями и размерами участков обитания медведей указывает на то, что протяженность перемещений связана с площадью осваиваемого животным пространства. На больших по площади участках обитания медведи за сутки в среднем перемещаются на большие дистанции по сравнению с суточными переходами на относительно меньших по размеру участках.

Линейная модель показала, что зависимость между суточным смещением и суточным ходом существует, тем не менее второй параметр некорректно получить из первого путем умножения его на определенный коэффициент. Формула, рассчитанная с помощью линейной модели, учитывает, что степень извилистости пути уменьшается при увеличении суточного смещения животного.

Линейная модель перспективна для определения суточного хода животных, когда другими методами, например троплением или частым GPS-позиционированием, сделать это не представляется возможным. Для использования модели достаточно определять местонахождение животного один раз в сутки, что является достижимым результатом для большинства телеметрических исследований. Данная методика может быть перспективна для расчета плотности населения животных, поскольку результатом ее применения является определение одного из параметров, который используется в расчетных формулах [5, 9, 10]. Тем не менее применение линейной модели имеет недостатки и ограничения. На суточные перемещения могут влиять многие факторы, включающие как условия существования, так и индивидуальные характеристики животных. Таким образом, следует учитывать сложный характер взаимосвязи суточного смещения с суточным ходом и с осторожностью экстраполировать результаты.

Степень извилистости пути медведей сильно варьирует и зависит от типа их перемещений. Целенаправленные переходы медведей, характеризующиеся относительно небольшой извилистостью пути, могут быть связаны с поиском пищи, в частности нерестящихся лососей [13], переходом от одного источника корма к другому [1, 30], поиском партнера во время брачного сезона [31], переходом в места залегания в берлогу и обратно из берлоги в кормовые станции [12, 30, 32], а также с поиском молодыми животными подходящего участка обитания [33]. Большая степень извилистости пути характерна для перемещений, связанных с повторными посещениями одного и того же места, обычно с большими запасами корма [34]. В нашем исследовании это были места, удобные для добывания рыбы. Там, где распределение кормов равномерно, но их обилие невысоко, например на ягодниках, медведи демонстрируют непрерывные, но достаточно извилистые перемещения [35].

### Заключение

Использование GPS-телеметрии позволило изучить характеристики и особенности суточных перемещений бурых медведей на Камчатке и Восточном Сахалине.

Протяженность суточных перемещений бурых медведей в исследуемых регионах сопоставима с таковой на юге Дальнего Востока России и в ряде районов Европы. Тем не менее на Камчатке суточные смещения самок оказались достоверно больше, чем на Сахалине. Среднее суточное смещение особей в разные месяцы варьировало от 109 до 5 716 м. Максимальный показатель смещения за сутки достиг у самки на Камчатке и соответствовал 24 292 м. Наименьшими значениями характеризовались суточные переходы в апреле–мае, а наибольшими – в августе. В летние и осенние месяцы средние суточные смещения медведей отличались как между регионами, так и



в разные годы, что зависело от распределения кормов, в первую очередь лососей.

Показана возможность использования данных телеметрии для определения суточного хода медведей – параметра, важного для управления популяциями диких животных. Анализ суточных ходов позволил выделить три типа перемещений медведей с характерными для них мотивацией и поведением. Знание характеристик суточного хода позволяет лучше понимать особенности использования медведями пространства и может применяться в учетах численности животных.

### Литература

1. Ревенко И.А. Бурый медведь. Камчатка // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь / под ред. М.А. Вайсфельда, И.Е. Честина. М. : Наука, 1993. С. 380–403.
2. Валенцев А.С., Воропанов В.Ю., Гордиенко В.Н., Лебедев А.В. Мониторинг и управление популяцией бурого медведя на Камчатке // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства / под ред. В.Г. Сафронова. Киров : ВНИИОЗ, 2002. С. 168–170.
3. Dahle B., Swenson J.E. Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type // Journal of Zoology. 2003. Vol. 260. PP. 329–335.
4. Rigg R. A review of studies on brown bear (*Ursus arctos*) ecology in relation to home range, habitat selection, activity patterns, social organization, life histories and population dynamics // Oecologia. 2005. Vol. 14. PP. 47–59.
5. Popescu V.D., Iosif R., Pop M.I., Chiriac S., Bouroş G., Furnas B.J. Integrating sign surveys and telemetry data for estimating brown bear (*Ursus arctos*) density in the Romanian Carpathians // Ecology and Evolution. 2017. Vol. 7, № 18. PP. 7134–7144. doi: [org/10.1002/ece3.3177](https://doi.org/10.1002/ece3.3177)
6. Smith T.S. Effects of human activity on brown bear use of the Kulik River, Alaska // Ursus. 2002. Vol. 13. PP. 257–267.
7. Fortin J.K., Rode K.D., Hilderbrand G.V., Wilder J., Farley S., Jorgenson C., Marcot B.G. Impacts of human recreation on brown bears (*Ursus arctos*): A review and new management tool // PLoS One. 2016. Vol. 11, № 1, e0141983. doi: [10.1371/journal.pone.0141983](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141983)
8. Skuban M., Findo S., Kajba M. Human impacts on bear feeding habits and habitat selection in the Poľana Mountains, Slovakia // European Journal of Wildlife Research. 2016. Vol. 62, № 3. PP. 353–364. doi: [org/10.1007/s10344-016-1009-x](https://doi.org/10.1007/s10344-016-1009-x)
9. Формозов А.Н. Формула для количественного учета по следам // Зоологический журнал. 1932. Т. 11, вып. 2. С. 66–69.
10. Челинцев Н.Г. Математические основы учета животных. М. : ГУ Центрохотконтроль, 2000. 431 с.
11. Carnivore ecology and conservation: a handbook of techniques / eds by L. Boitani and R.A. Powell. New York, USA : Oxford University Press, 2012. 506 p.
12. Серёдкин И.В., Костыря А.В., Гудрич Д.М. Суточные и сезонные перемещения бурого медведя на Сихотэ-Алине // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 233–240.

13. Серёдкин И.В., Пачковский Д. Программа изучения бурого медведя на Камчатке с целью его сохранения // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1(2). С. 158–161.
14. Серёдкин И.В., Лисицын Д.В., Борисов М.Ю. Изучение бурого медведя на Сахалине // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(8). С. 1925–1928.
15. Толмачев А.И. Геоботаническое районирование острова Сахалина. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1955. 78 с.
16. Атлас Сахалинской области / под ред. Г.В. Комсомольского, И.М. Сырык. М. : ГУГК, 1967. 135 с.
17. Jonkel J.J. A manual for handling bears for managers and researchers. Bozeman, MT : Interagency Grizzly Bear Study Team, Montana State University, 1993. 175 p.
18. Серёдкин И.В., Костыря А.В., Гудрич Д.М., Шляер Б.О., Микелл Д.Г., Керли Л.Л., Квигли К.С., Квигли Х.Б. Отлов и иммобилизация гималайских и бурых медведей с целью радиомечения // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 12. С. 1508–1515.
19. Chambers J.M., Hastie T. Linear models. California : Wadsworth and Brooks, Cole Advanced Books and Software, 1992. 608 p.
20. Seryodkin I.V., Paczkowski J., Borisov M.Y., Petrunenko Y.K. Home range of brown bears on the Kamchatka Peninsula and Sakhalin Island // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, № 6. PP. 599–611. doi: [10.1134/S1995425517060129](https://doi.org/10.1134/S1995425517060129)
21. Huber D., Roth H.U. Movements of European brown bears in Croatia // Acta Theriologica. 1993. Vol. 38, № 2. PP. 151–159.
22. Huber D., Roth H.U. Home ranges and movements of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia // International Conference on Bear Research and Management. 1986. Vol. 6. PP. 93–97.
23. Clevenger A.P., Purroy F.J., Pelton M.R. Movement and activity patterns of a European brown bear in the Cantabrian Mountains, Spain // International Conference on Bear Research and Management. 1990. Vol. 8. PP. 205–211.
24. Pop I.M., Bereczky L., Chiriac S., Iosif R., Nita A., Popescu V.D., Rozyłowicz L. Movement ecology of brown bears (*Ursus arctos*) in the Romanian Eastern Carpathians // Nature Conservation. 2018. Vol. 26. PP. 15–31. doi: [org/10.3897/natureconservation.26.22955](https://doi.org/10.3897/natureconservation.26.22955)
25. Roth H.U., Huber D. Diel activity of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia // International Conference on Bear Research and Management. 1986. Vol. 6. PP. 177–182.
26. Seryodkin I.V., Kostyria A.V., Goodrich J.M., Miquelle D.G. Daily activity patterns of brown bear (*Ursus arctos*) of the Sikhote-Alin Mountain Range (Primorskiy Krai, Russia) // Russian Journal of Ecology. 2013. Vol. 44, № 1. PP. 50–55.
27. Barnes V.G. The influence of salmon availability on movements and range of brown bears on Southwest Kodiak Island // International Conference on Bear Research and Management. 1990. Vol. 8. PP. 305–313.
28. Sato Y., Kobayashi Y., Urata T., Takatsuki S. Home range and habitat use of female brown bear (*Ursus arctos*) in Urahoro, eastern Hokkaido, Japan // Mammal Study. 2008. Vol. 33. PP. 99–109.
29. McLoughlin P.D., Case R.L., Gau R.J., Ferguson S.H., Messier F. Annual and seasonal movement patterns of barren-ground grizzly bears in Central Northwest Territories // Ursus. 1999. Vol. 11. PP. 79–86.
30. Юдин В.Г. Бурый медведь. Юг Дальнего Востока // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь / под ред. М.А. Вайсфельда, И.Е. Честина. М. : Наука, 1993. С. 348–380.
31. Krofel M., Filacorda S., Jerina K. Mating-related movements of male brown bears on the periphery of an expanding population // Ursus. 2010. Vol. 21. PP. 23–29.
32. Завацкий Б.П. Сроки залегания медведя в берлоги и их типы в енисейской тайге // Экология медведей / под ред. Б.С. Юдина. Новосибирск : Наука, 1987. С. 84–91.

33. Støen O.-G., Zedrosser A., Sæbø S., Swenson J.E. Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos* // *Oecologia*. 2006. Vol. 148. PP. 356–364.
34. Selva N., Teitelbaum C.S., Sergiel A., Zwijacz-Kozica T., Zięba F., Bojarska K., Mueller T. Supplementary ungulate feeding affects movement behavior of brown bears // *Basic and Applied Ecology*. 2017. Vol. 24. PP. 68–76. doi: [org/10.1016/j.baae.2017.09.007](https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.007)
35. Hertel A.G., Steyaert S.M.J.G., Zedrosser A., Mysterud A., Lodberg-Holm H.K., Gelink H.W., Kindberg J., Swenson J.E. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2016. Vol. 70. PP. 831–842. doi: [org/10.1007/s00265-016-2106-2](https://doi.org/10.1007/s00265-016-2106-2)

Поступила в редакцию 17.05.2019 г.; повторно 11.02.2020 г.;  
принята 13.02.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

**Авторский коллектив:**

**Серёдкин Иван Владимирович** – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории экологии и охраны животных, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН (Россия, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

E-mail: [seryodkinivan@inbox.ru](mailto:seryodkinivan@inbox.ru)

**Для цитирования:** Серёдкин И.В. Суточные перемещения бурых медведей (*Ursus arctos*) на Камчатке и Сахалине // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2020. № 49. С. 107–127. doi: 10.17223/19988591/49/6

**For citation:** Seryodkin IV. Daily movements of Brown bears (*Ursus arctos*) in Kamchatka and Sakhalin. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:107-127. doi: 10.17223/19988591/49/6 In Russian, English Summary

**Ivan V. Seryodkin**

*Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation*

**Daily movements of Brown bears (*Ursus arctos*)  
in Kamchatka and Sakhalin**

Knowledge of ecological parameters of the population, which are associated with the use of the animal territory, is important for developing a plan for the conservation and sustainable use of the brown bear (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758). Daily movement is a parameter used in calculating the number of animals. Formerly in Russia, the movement of animals by radio telemetry was studied only in the Sikhote-Alin, whereas for Kamchatka and Sakhalin this issue is considered for the first time. The aim of this work was to assess and characterize daily movements of brown bears in Kamchatka and Sakhalin. The study included determination of the average distance over which the bears shifted for one day during the year, the seasons and each of the months of the non-hibernating period; assessment of the possibility of using a linear model to determine the approximated daily movement of animals; revelation of types of daily movements of bears and factors on which they depend.

The studies were carried out in two regions of Kamchatka Krai (54°25'50"N, 160°08'22"E; 56°49'35"N, 159°59'08"E) and in Sakhalin Oblast (50°36'18"N, 143°41'48"E) in 2005-2012 (See Fig. 1). The collars (LOTEK GPS 4400) were put on seven brown bears (See Table 1). Collars were programmed to determine their location by GPS-receiver once every 1-3 hours. To characterize the movements, the daily linear distance was determined, which was the distance between the pairs of GPS positions

of each bear, the time interval between which was about a day. Bear daily linear distances were determined 1031 times. For two females from Sakhalin, two values were calculated for 70 days: the sum of 24 segments of the movement (approximated daily movement) and the distance between the first and last positions (daily linear distance). The ratio of these two parameters reflects, at least, how many times the distance actually covered by animals exceeds its daily displacement in space. Using the parameters of the approximated daily movement and daily linear distances allowed us to build a linear model in the R program to predict the first parameter for those days when only the second parameter was known. This made it possible to predict the approximated daily movement, which took into account the tortuosity of the movement for those days when only the daily linear distance was known. The study was conducted in compliance with ethical requirements when working with animals.

Data on daily movements over the whole year were obtained for two females from Kamchatka and two females from Sakhalin. In Kamchatka, the average daily linear distances of females during the year were significantly higher than in Sakhalin and averaged 1812 and 967 m, respectively. In spring, the daily linear distances of females in both regions were less than in the summer and autumn periods (See Table 2). The smallest movement activity of female bears was observed in April-May and October-November (See Tables 3 and 4). There were relatively more daily movements from June to September. The maximum activity of the females was in August (See Fig. 2). In summer and autumn, the movement activity depended primarily on the distribution of salmon. The presence of female cubs of the first year of life limited the range of its movements. The length of the daily linear distances of bears was positively correlated with the size of their home ranges. The linear model showed a statistically-valid relation between the approximated daily movement and the daily linear distances of the animal and a significant level for the parameters under consideration (See Table 5). The degree of tortuosity of the bears' movement decreases with an increase in their daily linear distances. The linear model is promising for determining the daily movement of animals, when it cannot be done by other methods. The results of the linear model are applicable for calculating the population density of animals. Analysis of hourly movements per day allowed us to identify three types of the bear's movements. The first type is the purposeful transition from one part of the home range to another part. The ratio of the approximated daily movement to the daily linear distance with this type of movement was small ( $<2$  in the most typical cases), while the daily linear distance was relatively big (See Fig. 3a). In the second type of movement, the animal moves relatively long distances during the day, but returns to his preferred place, the location of which may be associated with feeding or rest. With such movements, the approximated daily movement is more than 10 times the daily linear distance (See Fig. 3b). In the third type of movement, the bear does not make significant transitions, adhering to the local preferred site. In such cases, the approximated daily movement and daily linear distance were small (usually up to 3 km), and their ratio was more often average.

*The paper contains 3 Figures, 5 Tables and 35 References.*

**Key words:** *Ursus arctos*; daily movement; daily linear distance; GPS-telemetry; Kronotsky Reserve; Sakhalin Island.

*The Author declares no conflict of interest.*

*No animals were harmed in this research.*

## References

1. Revenko IA. Buryy medved'. Kamchatka [The Brown Bear. Kamchatka]. In: *Medvedi: buryy medved', belyy medved', gimalayskiy medved'* [Bears: Brown bear, Polar bear, and Asian black bear]. Vaysfel'd MA and Chestin IE, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1993. pp. 380-403. In Russian
2. Valentsev AS, Voropanov VYu, Gordienko VN, Lebed'ko AV. Monitoring i upravlenie populyatsiy burogo medvedya na Kamchatke [Monitoring and population management of the Brown bear in Kamchatka]. In: *Sovremennye problemy prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva* [Modern problems of nature management, hunting and fur-farming]. Safronov VG, editor. Kirov: VNIIOZ Publ.; 2002. pp. 168-170. In Russian
3. Dahle B, Swenson JE. Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): Effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *J Zoology*. 2003;260:329-335.
4. Rigg R. A review of studies on brown bear (*Ursus arctos*) ecology in relation to home range, habitat selection, activity patterns, social organization, life histories and population dynamics. *Oecologia*. 2005;14:47-59.
5. Popescu VD, Iosif R, Pop MI, Chiriac S, Bouroş G, Furnas BJ. Integrating sign surveys and telemetry data for estimating brown bear (*Ursus arctos*) density in the Romanian Carpathians. *Ecology and Evolution*. 2017;7(18):7134-7144. doi: [org/10.1002/ece3.3177](https://doi.org/10.1002/ece3.3177)
6. Smith TS. Effects of human activity on brown bear use of the Kulik River, Alaska. *Ursus*. 2002;13:257-267.
7. Fortin JK, Rode KD, Hilderbrand GV, Wilder J, Farley S, Jorgenson C, Marcot BG. Impacts of human recreation on brown bears (*Ursus arctos*): A review and new management tool. *PLoS One*. 2016;11(1):e0141983. doi: [10.1371/journal.pone.0141983](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141983)
8. Skuban M, Find'o S, Kajba M. Human impacts on bear feeding habits and habitat selection in the Poľana Mountains, Slovakia. *European J Wildlife Research*. 2016;62(3):353-364. doi: [org/10.1007/s10344-016-1009-x](https://doi.org/10.1007/s10344-016-1009-x)
9. Formozov AN. Formula dlya kolichestvennogo ucheta po sledam [Tracks quantification formula]. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 1932;11(2):66-69. In Russian
10. Chelintsev NG. Matematicheskie osnovy ucheta zhyvotnykh [The mathematical basis of animal surveys]. Moscow: GU Tsentrokhotkontrol' Publ.; 2000. 431 p. In Russian
11. *Carnivore ecology and conservation: A handbook of techniques*. Boitani L and Powell RA, editors. New York, USA: Oxford University Press; 2012. 506 p.
12. Seryodkin IV, Kostyria AV, Goodrich JM. Sutochnye i sezonnyye peremeshcheniya burogo medvedya na Sikhote-Aline [Daily and seasonal movements of brown bear in the Sikhote-Alin]. *Vestnik TvGU. Seriya "Biologiya i ekologiya" = Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology*. 2014;4:233-240. In Russian
13. Seryodkin IV, Paczkowski J. Programma izucheniya burogo medvedya na Kamchatke s tsel'yu ego sokhraneniya [Program to study Brown bears on Kamchatka with the goal of conservation]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2009;11,1(2):158-161. In Russian
14. Seryodkin IV, Lisitsyn DV, Borisov MY. Izuchenie burogo medvedya na Sakhaline [Study of Brown bear at Sakhalin]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14,1(8):1925-1928. In Russian
15. Tolmachev AI. Geobotanicheskoe rayonirovanie ostrova Sakhalina [Geobotanical zoning of Sakhalin Island]. Moscow, St. Petersburg: AN SSSR Publ.; 1955. 78 p. In Russian

16. *Atlas Sakhalinskoy oblasti* [Atlas of Sakhalin Oblast]. Komsomol'skiy GV and Siryk IM, editors. Moscow: GUGK Publ.; 1967. 135 p. In Russian
17. Jonkel JJ. A manual for handling bears for managers and researchers. Bozeman, MT: Interagency Grizzly Bear Study Team, Montana State University; 1993. 175 p.
18. Seryodkin IV, Kostyrya AV, Goodrich DM, Schleyer BO, Miquelle DG, Kerley LL, Quigley KS, Quigley HB. Otlov i immobilizatsiya gimalayskikh i burykh medvedey s tsel'yu radiomecheniya [Capture and immobilization of Asiatic black and brown bears for radio marking]. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2005;84(12):1508-1515. In Russian
19. Chambers JM, Hastie T. Linear models. California: Wadsworth and Brooks, Cole Advanced Books and Software; 1992. 608 p.
20. Seryodkin IV, Paczkowski J, Borisov MY, Petrunenko YK. Home range of brown bears on the Kamchatka Peninsula and Sakhalin Island. *Contemporary Problems of Ecology*. 2017;10(6):599-611. doi: [10.1134/S1995425517060129](https://doi.org/10.1134/S1995425517060129)
21. Huber D, Roth HU. Movements of European brown bears in Croatia. *Acta Theriologica*. 1993;38(2):151-159.
22. Huber D, Roth HU. Home ranges and movements of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia. *International Conference on Bear Research and Management*. 1986;6:93-97.
23. Clevenger AP, Purroy FJ, Pelton MR. Movement and activity patterns of a European brown bear in the Cantabrian Mountains, Spain. *International Conference on Bear Research and Management*. 1990;8:205-211.
24. Pop IM, Bereczky L, Chiriac S, Iosif R, Nita A, Popescu VD, Rozyłowicz L. Movement ecology of brown bears (*Ursus arctos*) in the Romanian Eastern Carpathians. *Nature Conservation*. 2018;26:15-31. doi: [org/10.3897/natureconservation.26.22955](https://doi.org/10.3897/natureconservation.26.22955)
25. Roth HU, Huber D. Diel activity of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia. *International Conference on Bear Research and Management*. 1986;6:177-182.
26. Seryodkin IV, Kostyrya AV, Goodrich JM, Miquelle DG. Daily activity patterns of brown bear (*Ursus arctos*) of the Sikhote-Alin Mountain Range (Primorskiy Krai, Russia). *Russian Journal of Ecology*. 2013;44(1):50-55. doi: [10.1134/S1067413613010104](https://doi.org/10.1134/S1067413613010104)
27. Barnes VG. The influence of salmon availability on movements and range of brown bears on Southwest Kodiak Island. *Inter-national Conference on Bear Research and Management*. 1990;8:305-313.
28. Sato Y, Kobayashi Y, Urata T, Takatsuki S. Home range and habitat use of female brown bear (*Ursus arctos*) in Urahoro, eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study*. 2008;33:99-109.
29. McLoughlin PD, Case RL, Gau RJ, Ferguson SH, Messier F. Annual and seasonal movement patterns of barren-ground grizzly bears in Central Northwest Territories. *Ursus*. 1999;11:79-86.
30. Yudin VG. Buryy medved'. Yug Dal'nego Vostoka [The Brown Bear. South of Far East]. In: *Medvedi: buryy medved', belyy medved', gimalayskiy medved'* [Bears: Brown bear, Polar bear, and Asian black bear]. Vaysfel'd MA and Chestin IE, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1993. pp. 348-380. In Russian
31. Krofel M, Filacorda S, Jerina K. Mating-related movements of male brown bears on the periphery of an expanding population. *Ursus*. 2010;21:23-29.
32. Zavatskiy BP. Sroki zaleganiya medvedya v berlogi i ikh tipy v eniseyskoy tayge [Den entry dates of bears and types of dens in the Yenisei taiga]. In: *Ekologiya medvedey* [Ecology of bears]. Yudin BS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. pp. 84-91. In Russian
33. Støen O-G, Zedrosser A, Sæbø S, Swenson JE. Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos*. *Oecologia*. 2006;148:356-364.

34. Selva N, Teitelbaum CS, Sergiel A, Zwijacz-Kozica T, Zięba F, Bojarska K, Mueller T. Supplementary ungulate feeding affects movement behavior of brown bears. *Basic and Applied Ecology*. 2017;24:68-76. doi: [org/10.1016/j.baae.2017.09.007](https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.09.007)
35. Hertel AG, Steyaert SMJG, Zedrosser A, Mysterud A, Lodberg-Holm HK, Gelink HW, Kindberg J, Swenson JE. Bears and berries: species-specific selective foraging on a patchily distributed food resource in a human-altered landscape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2016;70:831-842. doi: [org/10.1007/s00265-016-2106-2](https://doi.org/10.1007/s00265-016-2106-2)

*Received 17 May 2019; Revised 11 February 2020;  
Accepted 13 February 2020; Published 27 March 2020.*

**Author info:**

**Seryodkin Ivan V**, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Animal Ecology and Conservation, Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 7 Radio Str., Vladivostok 690041, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-4054-9236>

E-mail: [seryodkinivan@inbox.ru](mailto:seryodkinivan@inbox.ru)

## ЭКОЛОГИЯ

УДК 574.583.53

doi: 10.17223/19988591/49/7

**Е.С. Кривина<sup>1</sup>, А.А. Малышева<sup>2</sup>, Н.Г. Тарасова<sup>1,3</sup>,  
Т.П. Третьякова<sup>3</sup>, М.В. Уманская<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН –  
филиал СамНЦ РАН, г. Тольятти, Россия

<sup>2</sup> Средне-Волжский филиал ФГБУ «Главрыбвод», г. Самара, Россия

<sup>3</sup> Тольяттинский государственный университет, г. Тольятти, Россия

### **Экологическое состояние малых водоемов различного природоохранного статуса (Самарская область)**

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных Академий наук на 2013–2020 гг. Тема АААА-Ф17-117112040040-3 «Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации».

*Впервые проведено комплексное сравнительное исследование состава и структуры фитопланктона ряда малых урбанизированных озер Самарской области с различным уровнем охраны и степенью антропогенной нагрузки – оз. Яицкое (региональный памятник природы), оз. Гатное (объект регионального природного наследия) и оз. Большое Васильевское (водоем переходной зоны Средне-Волжского комплексного биосферного резервата). Показан современный таксономический состав фитопланктона данных водоемов. Установлено, что, несмотря на различия в природоохранном статусе, альгофлора всех водоемов характеризовалась как зелено-диатомово-цианопрокариотная. Показатели количественного развития фитопланктона исследуемых озер оценены как высокие. По значениям биомассы водорослей, средней за период наблюдения, оз. Большое Васильевское относилось к гипертрофному типу, оз. Гатное и оз. Яицкое – к эвтрофному типу. Проведенный сапробиологический анализ качества воды показал, что во всех исследуемых водоемах средняя степень загрязнения вод. Оценка флористического состава, соотношения таксономических рангов, показателей количественного развития и структуры комплекса видов-доминантов выявил признаки дисбаланса в экосистемах данных озер и развитие «осцилляториевой» болезни вследствие антропогенного воздействия и отсутствия биогенного лимитирования вне зависимости от природоохранного статуса исследуемых водоемов.*

**Ключевые слова:** фитопланктон; таксономический состав; видовое разнообразие; качество воды; эвтрофирование.



## Введение

Сегодня в связи с глобальным изменением климата и возрастающим антропогенным воздействием на окружающую среду по всему миру проблема сохранения природы и рационального использования ее ресурсов, в т.ч. водных, как никогда актуальна. Водоемы и водотоки, расположенные в рамках антропогенно измененного ландшафта, постепенно трансформируются и ход естественной эволюции их экосистем нарушается [1–3]. Так, уже к середине XX в. для значительной части малых водоемов Европы в черте культурного ландшафта отмечалось интенсивное развитие ряда негативных процессов: токсификации, заиливания и аккумуляции загрязняющих веществ, массовое развитие токсичных цианопрокариот [4–6].

В наиболее уязвимом положении оказываются уникальные малые водоемы с ограниченным режимом охраны. Так, озера и реки, имеющие статус памятников природы, особенно регионального значения, подвергаются мощной экскурсионно-туристической и рекреационной нагрузке. Во многих таких водоемах отмечается массовое купание в традиционно сложившихся местах, отлов рыбы, проезд и стоянка транспортного средства, загрязнение бытовыми отходами и т.д. В еще более сложном положении оказываются водные объекты, расположенные на границах природоохранных территорий, но сами не имеющие природоохранного статуса. Разрушение экосистем таких водоемов оказывает непосредственное влияние на близрасположенные объекты особо охраняемых природных территорий (ООПТ) [7, 8]. Сохранение экосистем всех этих водоемов имеет большое научное и практическое значение и соответствует интересам поддержания главного природного ресурса России и мира – биоразнообразия [2, 7, 9].

Самарская область является высокоурбанизированным регионом с высокой концентрацией городского населения и промышленного производства. Интенсивная антропогенная нагрузка, активная сельскохозяйственная и производственная деятельность способствовали резкому сокращению биологического разнообразия. При этом Самарская область является единственным субъектом Российской Федерации, где на законодательном уровне признано необходимым охранять не только отдельных представителей растительного и животного мира (ведение Красных книг), но и среды их обитания (ведение Зеленой книги – редких и исчезающих растительных сообществ, и Голубой – редких и исчезающих гидробиоценозов) [10, 11]. С этой позиции выявление редких гидробиоценозов Самарской области и гидробиоценозов, нуждающихся в охране, является важным шагом, который позволит осуществить экосистемный подход в охране и сохранении редких видов животных и растений, жизнь которых связана с водой [11, 12].

Поскольку фитопланктон является чутким индикатором состояния окружающей среды, быстро реагирующим на любые произошедшие в ней изменения, альгологические исследования позволяют выявить и оценить не-

благоприятные изменения во всей экосистеме водоема даже при проведении краткосрочного мониторинга [13, 14].

Цель работы – анализ состава и структуры фитопланктона ряда малых урбанизированных озер Самарской области с различным уровнем охраны и степенью антропогенной нагрузки.

### Материалы и методики исследования

Для анализа состава и структуры фитопланктона малых урбанизированных озер Самарской области в качестве модельных использованы: оз. Яицкое (памятник природы регионального значения); оз. Гатное (объект природного наследия Самарской области); оз. Большое Васильевское – малый урбанизированный водоем, расположенный на границе переходной зоны Средне-Волжского комплексного биосферного резервата.

Озера Гатное и Яицкое относятся к системе террасовых озёр-старич левобережной поймы р. Самара. Озеро Гатное соединяется с рекой рядом узких протоков и в период весеннего половодья полностью заливается. Озеро Яицкое, напротив, изолировано. Пополнение этого водоема происходит в основном за счет грунтовых вод, атмосферных осадков и талых вод [10, 15, 16].

Озеро Большое Васильевское входит в систему малых водоемов (Васильевские озера) на окраине г.о. Тольятти. Озеро заключено между 3 участками Средне-Волжского комплексного биосферного резервата: Ставропольский бор, Узюковский лес и Пискалинский участок. Водоем бессточный. Питание происходит за счёт атмосферных осадков и подземного водообмена [11].

Все исследованные водоемы по морфометрическим параметрам относятся к категории малых и очень малых водоемов (табл. 1) [17].

Таблица 1 [Table 1]

**Морфометрическая характеристика исследуемых озер**  
[Morphometric characteristics of the studied lakes]

Водоем [Reservoir]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Площадь, м <sup>2</sup> [Area, m <sup>2</sup> ]	Средняя длина, м [Average length, m]	Максимальная глубина, м [Maximum depth, m]
Озеро Гатное [Lake Gatnoe]	53°14'93"N 50°11'83"E	640 000	6 350	3,5
Озеро Яицкое [Lake Yaitskoe]	53°10'85"N 50°17'46"E	170 000	1 950	3
Озеро Большое Васильевское [Lake Bolshoe Vasilievskoe]	53°54'40"N 49°53'24"E	665 000	2 260	3,3

На экосистемы водоемов оказывают негативное воздействие аграрная и рекреационная нагрузка, дорожная инфраструктура. Интенсивная антропо-

погенная нагрузка провоцирует развитие эвтрофирования и деградации как экосистемы самих озер, так и сопредельных уникальных природных территорий [10, 11, 15, 16].

Альгологические пробы отобраны ежемесячно с мая по ноябрь 2013–2014 гг. с поверхностного горизонта в наиболее глубоководной открытой пелагической части оз. Гатное и оз. Яицкое. В оз. Большое Васильевское забор материала производился с поверхности пелагической зоны в 2013 г. с июня по октябрь, в 2014 г. – с мая по ноябрь. Всего отобрано и обработано 108 проб.

Ниже приведены сводные данные по ряду физико-химических параметров среды в изучаемых водоемах в период отбора проб (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Физико-химические характеристики в поверхностном горизонте  
исследуемых озер в 2013–2014 гг.  
[Physical and chemical parameters of the surface horizon  
of the studied lakes from 2013 to 2014] ( $M \pm mM$ )**

Водоем [Reservoir]	Год наблюдений [Year of observation]	Период [Season]	Прозрачность, м [Transparency, m]	Temperature, °C	pH	Кислород, г/м <sup>3</sup> [Oxygen, g/m <sup>3</sup> ]
Оз. Гатное [Lake Gatnoe]	2013	V–XI	0,50 ± 0,05	18,1 ± 0,1	7,10 ± 0,05	10,65 ± 0,05
	2014	V–XI	0,40 ± 0,05	17,9 ± 0,1	6,89 ± 0,05	10,78 ± 0,05
Оз. Яицкое [Lake Yaitskoe]	2013	V–XI	0,40 ± 0,05	18,5 ± 0,1	6,68 ± 0,05	9,76 ± 0,05
	2014	V–XI	0,46 ± 0,05	18,1 ± 0,1	6,83 ± 0,05	9,15 ± 0,05
Оз. Большое Васильевское [Lake Bolshoe Vasilievskoe]	2013	VI–X	0,28 ± 0,05	20,5 ± 0,1	9,92 ± 0,05	11,22 ± 0,05
	2014	V–XI	0,36 ± 0,05	17,8 ± 0,1	9,18 ± 0,05	10,41 ± 0,05

Значения физико-химических параметров среды укладывались в нормы, традиционные для данной местности [10, 11, 13]. Ввиду мелководности исследуемых водоемов температурная стратификация в водных массах не регистрировалась. Максимальные показатели температуры традиционно регистрировались на поверхности во второй половине лета. Содержание растворенного кислорода оценивалось как значительное в течение всего периода наблюдений, pH среды – как щелочная. Минимум содержания растворенного кислорода и максимум концентрации ионов водорода приходились на вторую половину лета в период активной вегетации цианопрокариот.

В соответствии с рекомендациями альгологов ИБВВ РАН (п. Борок), обобщенных в работе Л.Г. Корневой [13], отбор проб фитопланктона прове-

ден батометром Рутгнера, материал зафиксирован 40%-ным раствором формалина [15, 18, 196]. Подсчет клеток проведен в камере «Учинская» (Россия) объемом 0,01 мл. Видовая идентификация водорослей и подсчет клеток проведены при увеличении  $\times 600$  на микроскопе «BIOLAR PI» (ООО «Биолар», Польша) с помощью отечественных и зарубежных определителей [19–27]. В соответствии с функциональной классификацией фитопланктона в зависимости от характеристик преобладающих экологических форм водорослей по методу Рейнольдса с соавт. [28] к цианопрокариотам  $S_1$ -типа (планктотрихетовый тип) относили нитчатые безгетероцистные формы цианопрокариот, включающие в себя виды, ранее принадлежавшие к р. *Oscillatoria*, к М-типу представителей р. *Microcystis*,  $H_1$ -типу представителей р. *Anabaena*, *Aphanizomenon*.

Степень общности видового состава альгофлор водоемов оценивали с использованием коэффициента Серенсена ( $K_s$ ). Уровень ценотического разнообразия и степень выравненности сообщества характеризовали с помощью индексов Шеннона ( $H$ ) и Пиелу ( $E$ ) соответственно с учетом стандартного отклонения. К доминирующим видам относили те, численность и биомасса которых составляли 10% и более от общего значения. Степень доминирования отдельных видов определяли с помощью индекса доминирования Симпсона ( $S$ ). Для статистического изучения связи между показателями использовали коэффициент ранговой непараметрической корреляции Спирмена ( $R_s$ ) [29]. Уровень трофности озер определяли по показателю общей биомассы фитопланктона [14]. Все этапы статистической обработки данных и построение графических изображений (таблицы, диаграммы, гистограммы) выполнены с использованием программ StatSoft STATISTICA 8.0 и MO Excel.

Оценка сапробности вод проведена по методу Пантле и Букка в модификации Сладечека, используя известные индикаторные значения сапробности отдельных видов [30–32].

### Результаты исследования и обсуждение

Водоросли играют важнейшую роль в водоемах Земли, являясь главным продуцентом органического вещества и кислорода. Видовое богатство, таксономическая структура альгофлоры планктона в водоеме, состав комплекса доминирующих видов зависят от биотических и абиотических факторов в нем. Анализ перестройки таксономической структуры фитопланктона в результате изменения типа и уровня антропогенной нагрузки на водоем позволяет проследить ответную реакцию этой группы организмов на такие изменения [9, 14, 17].

В результате проделанной работы в составе фитопланктона изучаемых водоемов зарегистрировано 435 таксонов водорослей рангом ниже рода. Они относились к 10 отделам, 15 классам, 23 порядкам, 59 семействам и 137 родам (табл. 3).

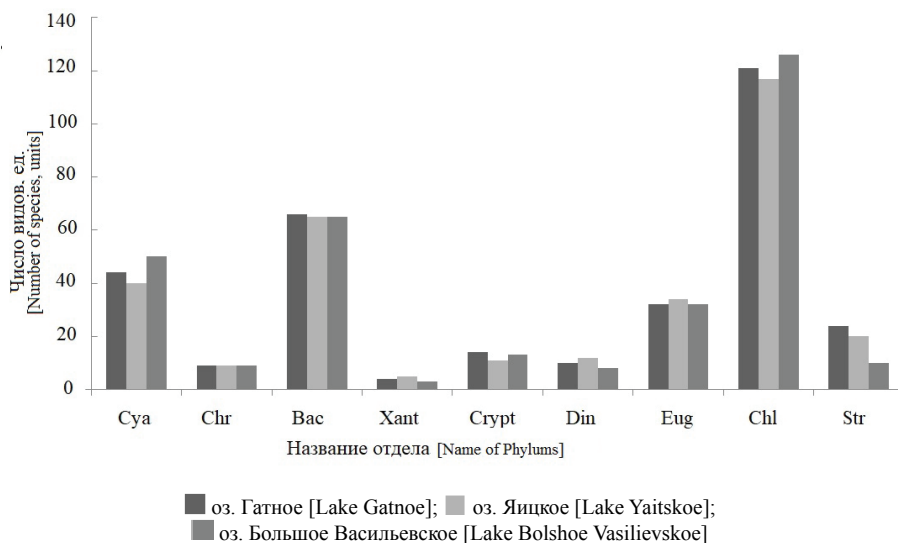
Таблица 3 [Table 3]

**Таксономическая структура фитопланктона исследуемых водоемов**  
**[Taxonomic composition of phytoplankton of the studied lakes]**

Отдел [Phylum]	Класс [Class]	Порядок [Order]	Семей- ство [Family]	Род [Genus]	Вид [Species]	Варитет, форма [Varietas, subspec- ies]	Всего видовых и внутривидо- вых таксонов [Total species and intraspe- cific taxa]
Цианопрокариота	2	3	9	27	61	1	62
Chrysoophyta	1	2	5	7	12	0	12
Bacillariophyta	2	6	16	25	79	16	95
Xanthophyta	1	1	2	3	8	0	8
Cryptophyta	1	1	1	3	16	0	16
Dinophyta	1	2	5	10	19	0	19
Raphidophyta	1	1	1	1	1	0	1
Euglenophyta	1	1	1	5	43	9	52
Chlorophyta	4	5	17	53	137	6	143
Streptophyta	1	1	2	3	22	5	27
Итого [Total]	15	23	59	137	398	37	435

Наибольшим видовым богатством отличались следующие отделы: зеленые водоросли (33% от общего числа видов, разновидностей и форм), диатомовые водоросли (22%) и цианопрокариоты (14%). Доля представителей других отделов водорослей не превышала 10% от общего видового богатства. Отметим, что преобладание зеленых и диатомовых водорослей по видовому богатству вообще характерно для большинства водоемов и водотоков умеренной зоны [9, 11, 33]. Цианопрокариоты, как и в нашем случае, занимают третье место в ранжированном ряду отделов в водохранилищах р. Волги, пойменных озерах Оренбургской области, урбанизированных водоемах г. Самары, а также ряде серных водоемов северо-востока Самарской области [6, 11, 34].

Видовое богатство водорослей каждого из исследуемых водоемов в соответствии с работой И.С. Трифиновой [14] можно считать значительным. Так, в составе альгофлоры планктона оз. Гатное зарегистрировано 324 таксона водорослей рангом ниже рода. В оз. Яицкое и в оз. Б. Васильевское видовое богатство водорослей несколько ниже и составляло 313 и 316 таксонов соответственно. Во всех рассмотренных водоемах альгофлора планктона являлась зелено-диатомово-цианопрокариотной (рис. 1). Примечательно низкое видовое богатство в каждом из водоемов золотистых и желто-зеленых водорослей, которые традиционно считаются обитателями чистых пресноводных водоемов [14, 13]. Это позволяет предположить, что даже в водоемах – памятниках природы экологическая обстановка неблагоприятная.



**Рис. 1.** Таксономическая структура альгофлоры исследованных водоемов в 2013–2014 гг.

[Fig. 1. The algal taxonomic structure of the studied lakes from 2013 to 2014]:

Cya – Cyanoprokaryota, Chr – Chrysophyta, Bac – Bacillariophyta,  
Xant – Xanthophyta, Crypt – Cryptophyta, Din – Dinophyta, Eug – Euglenophyta,  
Chl – Chlorophyta, Str – Streptophyta

Применение ряда флористических коэффициентов показало, что для альгофлор планктона исследуемых водоемов характерны невысокие коэффициенты флористической насыщенности таксономических рангов различного уровня (табл. 4). Так, коэффициенты родовой и видовой насыщенности по своим значениям сопоставимы с аналогичными показателями альгофлор так называемых «техногенных» водоемов системы Васильевских озер, ранее подвергавшихся промышленной эксплуатации и переживающих период восстановления, а также ряда других малых водоемов культурного и антропогенно трансформированного ландшафта, испытывающих мощную антропогенную нагрузку [4, 6, 13, 33]. Все это позволяет охарактеризовать условия существования во всех исследованных водоемах как «жесткие», с явно выраженными процессами антропогенного эвтрофирования и отсутствия биогенного лимитирования, что особенно неблагоприятно для экосистем водоемов ООПТ [7, 11, 14, 35]. Наибольшее беспокойство в этом плане вызывает экосистема оз. Яицкое, где внутренняя насыщенность таксонов различного ранга минимальна, а доля моно- и дитипических родов максимальна и превышала 45%. Примечательно, что и ряд других водоемов Средне-Волжского комплексного биосферного резервата, обладающих более высоким природоохранным статусом, также характеризуется относительно невысокими значениями флористических коэффициентов таксономического разнообра-

зия, что, на наш взгляд, может указывать на общую высокую антропогенную трансформированность ландшафта Самарской области и высокие фоновые значения загрязнений [6, 13, 32, 35].

Таблица 4 [Table 4]  
Соотношение таксономических рангов альгофлоры планктона  
различных водоемов  
[The ratio of taxonomic ranks of phytoplankton of the studied lakes]

Водоем [Reservoir]	Число семейств / число порядков [Number of families/number of orders]	Число родов / число семейств [Number of genera/number of families]	Число видов / число родов [Number of species/number of genera]	Число внутривидовых таксонов / число видов [Number of intraspecific taxa/number of species]
Оз. Гатное [Lake Gatnoe]	2,35	2,39	2,72	0,06
Оз. Яицкое [Lake Yaitskoe]	2,11	1,82	1,80	0,02
Оз. Большое Васильевское [Lake Bolshoe Vasilievskoe]	2,32	2,25	2,59	0,06

Эколого-географический анализ не выявил существенных различий между альгофлорами исследованных водоемов (табл. 5). В зависимости от места обитания во всех озерах преобладали планктонные формы (58–60% видовых и внутривидовых таксонов водорослей, для которых известно их местообитание). Также заметна доля бентосных (11–14%), планктонно-бентосных (12–16%) и литоральных форм (11–13%), что, вероятно, связано с небольшой глубиной данных водоемов. По распространению преобладали космополиты (от 90%); по отношению к солёности воды – индифференты (более 75%). По отношению к кислотности среды (рН) стабильно преобладали индифферентные формы (от 50–60%), при этом достаточно высока доля обитателей щелочных вод – алкалифилов и алкалибионтов (35–39%). Отметим, что результаты эколого-географического анализа в целом типичны для значительной массы водоемов умеренной зоны.

Среди встреченных видов-сапробионтов основная часть – индикаторы низкой степени органического загрязнения (от  $\chi$ -о до  $\alpha$ -мезосапробной зон) – 46–54% от общего числа видов водорослей-сапробионтов (рис. 2).  $\beta$ -мезосапробы – показатели средней степени органической нагрузки – составили соответственно 34–40%. Индикаторы высокой степени органического загрязнения (от  $\beta$ -а до  $\rho$ -сапробной зон) – 10–19% (рис. 3).

Однако подобное распределение видового состава водорослей нельзя считать полностью позитивным признаком, поскольку виды-индикаторы низкой степени органического загрязнения по вкладу в общую численность и биомассу фитопланктона не могут быть отнесены даже к категории массовых видов. Во всех исследованных водоемах основной вклад в

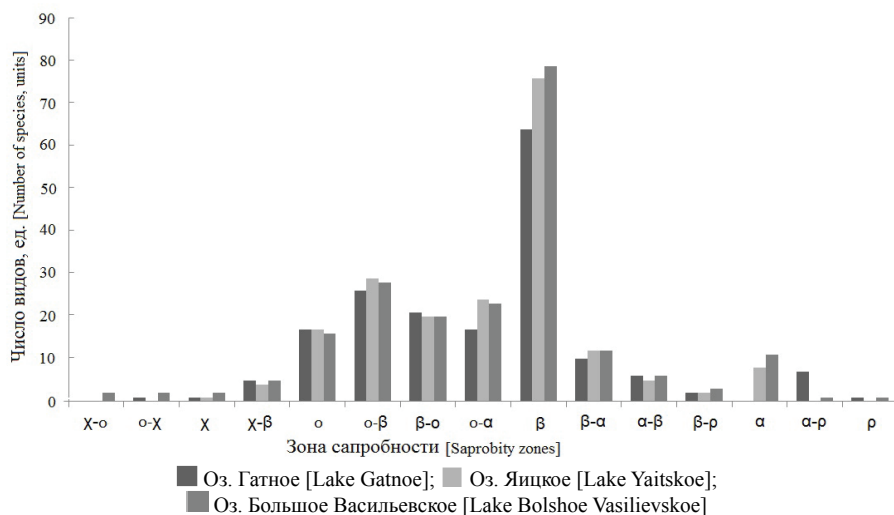
формирование показателей количественного развития водорослей вносили представители средней (36–42% по численности фитопланктона; 36–41% по биомассе) и высокой степени органического загрязнения (32–38 и 27–32% по численности и биомассе фитопланктона соответственно).

Таблица 5 [Table 5]

**Эколого-географический анализ фитопланктона исследуемых озер**  
[Ecological and geographical analysis of phytoplankton of the studied lakes]

Экологическая группа [Ecological group]	Всего видовых и внутривидовых таксонов [Total species and intraspecific taxa]		
	Оз. Гатное [Lake Gatnoe]	Оз. Яицкое [Lake Yaitskoe]	Оз. Большое Васильевское [Lake Bolshoe Vasilievskoe]
По местообитанию [According to habitat]			
Бентосные [Benthic]	29	31	31
Литоральные [Littoral]	34	25	35
Обрастатели [Foulers]	4	3	5
Обрастатели-планктонные [Foulers and plankton]	1	1	1
Планктонные [Planktonic]	158	127	168
Планктонно-бентосные [Planktonic-benthic]	33	28	42
Планктонно-литоральные [Plankton-littoral]	1	1	1
Планктонные обрастатели [Planktonic foulers]	1	1	1
Эпибионт [Epibiont]	1	1	0
Всего [Total]	262	218	284
По распространению [According to dissemination]			
Альпийский [Alpine]	1	1	0
Бореальный [Boreal]	8	5	6
Космополит [Cosmopolitan]	189	162	185
Северо-альпийский [North-alpine]	1	1	0
Субтропический [Subtropical]	1	0	1
Тропический [Tropical]	1	1	1
Всего [Total]	201	170	193
По отношению к солености [According to salinity]			
Галофоб [Halophobs]	1	3	5
Галофил [Halophiles]	25	27	24
Индиферент [Indifferent]	132	157	169
Мезогалоб [Mesohalobs]	3	4	4
Олигогалоб [Oligohalobs]	13	12	13
Всего [Total]	174	203	215
По отношению к pH [According to pH]			
Алкалифил и алкалибионт [Alkaliphile and alkalibiont]	39	36	43
Индиферент [Indifferent]	46	61	59
Ацидофил и ацидобионт [Acidophile and acidobiont]	6	4	7
Всего [Total]	91	101	109





**Рис. 2.** Распределение видов-индикаторов сапробности исследуемых озер: (χ-ο) – ксено-олигосапробы; (ο-χ) – олиго-ксеносапроб; (χ) – олиго-ксеносапроб; (χ-β) – ксено-β-мезосапробы; (ο) – олигосапробы; (ο-β) – олиго-β-мезосапробы; (β-ο) – β-олиго-мезосапробы; (ο-α) – олиго-α-мезосапробы; (β) – β-мезосапробы; (β-α) – β-α-мезосапробы; (α-β) – α-β-мезосапробы; (β-ρ) – β-мезо-полисапроб, α – α-мезосапроб; α-ρ) – α-полисапроб; (ρ) – полисапроб

**[Fig. 2.** Distribution of species-indicators of saprobity in the studied lakes: (χ-ο) - xeno-oligosaprobies; (ο-χ) - oligo-xenosaprobies; (χ) - oligo-xenosaprobies; (χ-β) - xeno-β-mesosaprobies; (ο) - oligosaprobies; (ο-β) - oligo-β-mesosaprobies; (β-ο) - β-oligo-mesosaprobies; (ο-α) - oligo-α-mesosaprobies; (β) - β-mesosaprobies; (β-α) - β-α-mesosaprobies; (α-β) - α-β-mesosaprobies; (β-ρ) - β-mesopolysaprobies, (α) - α-mesosaprobies; (α-ρ) - α-polysaprobies; (ρ) - polysaprobies. On the X-axis - Saprobity zones; on the Y-axis - Number of species, varieties and forms]

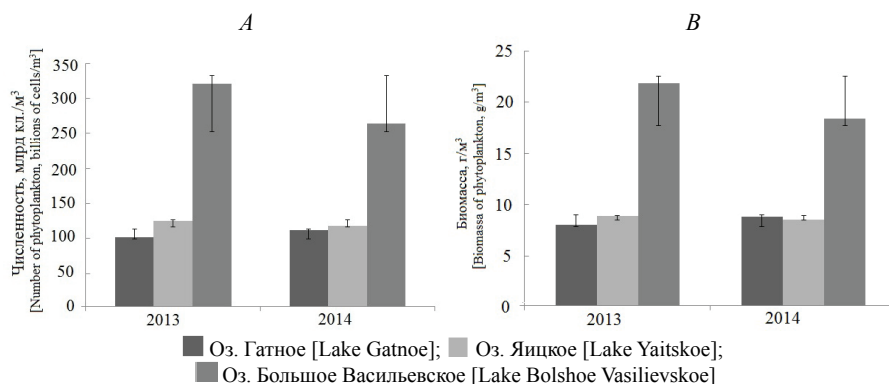
Уровень сходства видового состава исследуемых водоемов оценивался как достаточно высокий ( $K_s \geq 68\%$ ) (табл. 6), что, вероятно, связано с близкими морфометрическими, гидрофизическими, гидрохимическими параметрами водоемов, одинаковыми климатическими условиями, а также схожим профилем и уровнем антропогенной нагрузки.

Таблица 6 [Table 6]

**Коэффициент видового сходства Серенсена ( $K_s$ ,%)  
фитопланктона исследуемых озер  
[Sørensen species similarity coefficient ( $K_s$ , %) in the studied lakes]**

Озеро [Lakes]	Оз. Гатное [Lake Gatnoe]	Оз. Яицкое [Lake Yaitskoe]	Оз. Большое Васильевское [Lake Bolshoe Vasilievskoe]
Гатное [Lake Gatnoe]	100	75	68
Яицкое [Lake Yaitskoe]	75	100	78
Большое Васильевское [Lake Bolshoe Vasilievskoe]	68	78	100

Показатели количественного развития фитопланктона в период исследований наиболее высоки в оз. Большое Васильевское (рис. 3). В оз. Гатное и оз. Яицкое они оставались примерно на одном уровне и существенно уступали таковым в оз. Большое Васильевское. Среднесезонные за исследуемый период значения показателей количественного развития фитопланктона сопоставимы с аналогичными показателями развития фитопланктона других малых водоемов антропогенно трансформированного ландшафта [11, 16, 31–37].



**Рис. 3.** Средняя численность  $N \pm SD$  (A) и средняя биомасса  $B \pm SD$  (B) фитопланктона в исследуемых водоемах в 2013–2014 гг.

[Fig. 3. Mean number  $N \pm SD$  (A) and mean biomass  $B \pm SD$  (B) of phytoplankton in the studied lakes from 2013 to 2014, where SD - Standard Deviation. On the X-axis - Year of phytoplankton sampling; on the Y-axis: A - Number of phytoplankton, billions of cells/m<sup>3</sup>; B - Biomass of phytoplankton, g/m<sup>3</sup>]

Как показывают многочисленные исследования, видовой состав фитопланктона связан с уровнем органического загрязнения водоема. Так, в водоемах с низким уровнем трофности в фитопланктоне среди массовых видов преобладают золотистые, десмидиевые, динофитовые и диатомовые центрические водоросли. По мере увеличения содержания органических веществ в водоемах возрастает роль зеленых хлорококковых водорослей, диатомовых, динофитовых и эвгленовых водорослей. В эвтрофных и гипертрофных водоемах преобладают, как правило, цианопрокариоты и динофитовые водоросли [11, 32, 33, 36].

Во всех исследованных водоемах ведущую роль в формировании численности фитопланктона вносили цианопрокариоты. Их вклад в формирование средних за период наблюдения значений численности максимален в водоеме урбанизированного ландшафта – оз. Большое Васильевское (89%), минимален – в объекте природного наследия оз. Гатное (40%). Зеленые и диатомовые водоросли также вносили значимый вклад в формирование общей численности водорослей, составляя 23 и 16% соответственно в оз. Яицкое, 17 и 21% – в оз. Гатное. Доля диатомовых водорослей в оз. Большое Васи-

льевское не превышала 9% от средней общей численности фитопланктона. Вклад представителей других отделов составлял менее 5%.

Среди цианопрокариот в ранг доминант по численности во всех водоемах наиболее часто ( $\geq 50\%$  случаев) входили виды М- и Н-типа, способные вызывать поверхностное «цветение» воды: *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *M. wesenbergii* (Komárek) Komárek ex Komárek, *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk, *Dolichospermum flos-aquae* (Brébisson ex Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & J. Komárek, *Aphanozomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. Кроме того, в состав доминирующего комплекса входили нитчатые «безгетероцистные» формы S<sub>1</sub>-типа: *Jaagineta gemincensis* (Menegh. ex Gom.) Anagn. et Kom., *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom., а также *Phormidesmis molle* (Gomont) Turicchia, Ventura, Komárková & Komárek, *Phormidium molle* f. *tenue* (Woronichin) Elenkin., *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Kom.-Legn. et Gronb. В оз. Гатное в отдельные периоды им наиболее часто сопутствовали из диатомовых водорослей – *Nitzschia palea* (Kützing) W. Smith, *Ulnaria acus* (Kützing) M. Aboal, *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, из зеленых водорослей – *Desmodesmus communis* (E. Hegewald) E. Hegewald. В оз. Яицкое и оз. Большое Васильевское в качестве содоминант могли выступать *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová, *Desmodesmus communis* (E. Hegewald) E. Hegewald (зеленые водоросли). Отметим, что значительный вклад цианопрокариот S<sub>1</sub>-типа позволяет заподозрить первые признаки начала так называемой «осцилляториевой» болезни [3, 4, 16, 27, 36], что неблагоприятно для оз. Большое Васильевское, соседствующего с уникальными природными комплексами, и губительно для самобытных экосистем памятника природы оз. Яицкое и объекта природного наследия оз. Гатное.

Основной вклад в формирование биомассы фитопланктона в оз. Большое Васильевское, как и в случае с численностью, вносили цианопрокариоты (57% от средней за период исследования биомассы). Доля зеленых и диатомовых водорослей составляла 23 и 10% соответственно, представителей других отделов – менее 5%. В оз. Яицкое основной вклад в формирование биомассы фитопланктона вносили цианопрокариоты (32%) и диатомовые водоросли (29%). Заметную роль играли зеленые (13%), динофитовые (12%) и криптофитовые (10%) водоросли. В оз. Гатное наибольший вклад вносили диатомовые водоросли (42% от средней за период исследования биомассы). Доля цианопрокариот и диатомовых водорослей составляла 23 и 20% соответственно.

По биомассе наиболее часто ( $\geq 50\%$  случаев) в ранг доминант в оз. Гатное входили *Melosira varians* C. Agardh, *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, *Lindavia comta* (Kützing) Nakov, Gullory, Julius, Theriot & Alverson из диатомовых водорослей; *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *M. wesenbergii* (Komárek) Komárek ex Komárek из цианопрокариот. В оз. Яицкое основу комплекса видов, доминирующих по биомассе фитопланктона, составляли из цианопрокариот *Microcystis aeruginosa*, *Aphanozomenon flos-aquae*, из диатомовых водорослей – *Stephanodiscus hantzschii*, *Lindavia comta*, из динофитовых –

*Ceratium hirundinella* (O. F. Müll.) Bergh. В оз. Большое Васильевское наиболее часто в роли доминант по биомассе выступали *Microcystis aeruginosa* и *M. wesenbergii*. Нитчатые безгетероцистные формы ввиду своей мелкоклеточности даже при относительно высокой численности в ранг доминант входили редко.

Трофический статус оз. Большое Васильевское, рассчитанный по биомассе фитопланктона, оценивался как гиперэвтрофный, оз. Гатное и оз. Яицкое – эвтрофный [14]. Трофический статус водоемов подтверждается как показателями количественного развития фитопланктона, так и видовым составом преобладающих форм.

Уровень видового разнообразия и выравненности оценивали с помощью индексов Шеннона ( $H$ ) и Пиелу ( $E$ ), рассчитанных по численности ( $H_N$ ,  $E_N$ ) и биомассе фитопланктона ( $H_B$ ,  $E_B$ ) за период наблюдения. Наибольшие показатели видового разнообразия и выравненности сообщества отмечены в оз. Гатное ( $H_N = 3,62 \pm 0,09$  бит/экз.;  $E_N = 0,61 \pm 0,08$ ;  $H_B = 3,89 \pm 0,19$  бит/г;  $E_B = 0,69 \pm 0,08$ ). В оз. Большое Васильевское они несколько ниже:  $H_N = 3,19 \pm 0,11$  бит/экз.,  $H_B = 3,75 \pm 0,58$  бит/г при выравненности  $E_N = 0,49 \pm 0,10$ ,  $E_B = 0,58 \pm 0,11$ . Значения индексов Шеннона позволили охарактеризовать фитопланктон обоих водоемов как альгоценозы с высоким видовым разнообразием. Минимальные значения видового разнообразия фитопланктона отмечались в оз. Яицкое ( $H_N = 2,56 \pm 0,59$  бит/экз.;  $H_B = 3,03 \pm 0,63$  бит/г), причем уровень видового разнообразия относительно численности фитопланктона являлся недостаточным, а по биомассе лишь немногим превышал пороговое значение. Наименьший уровень выравненности сообщества среди всех изученных водоемов также отмечен в оз. Яицкое ( $E_N = 0,46 \pm 0,09$ ,  $E_B = 0,51 \pm 0,09$ ).

Уровень доминирования Симпсона  $S$ , который отражает степень преобладания одного вида над другими, дополняет информативность индексов видового разнообразия и выравненности [17]. Наиболее высокий индекс доминирования Симпсона  $S_N$ , рассчитанный относительно численности фитопланктона, зафиксирован в оз. Большое Васильевское ( $S_N = 0,29 \pm 0,07$ ), вероятно, это связано с наиболее высоким уровнем доминирования цианопрокариот в этом водоеме. В оз. Гатное и оз. Яицкое этот показатель несколько ниже и составлял  $S_N = 0,22 \pm 0,07$ .

По биомассе  $S_B = 0,37 \pm 0,11$  максимален в оз. Гатное, что, вероятно, связано с доминированием в водоеме крупноклеточных диатомовых водорослей. В оз. Большое Васильевское и в оз. Яицкое значения  $S_B$  несколько ниже и составляли  $0,13 \pm 0,03$  и  $0,11 \pm 0,04$  соответственно. Такие значения этого показателя, вероятно, обусловлены тем, что в данных водоемах как по численности, так и по биомассе преобладали мелкоклеточные виды цианопрокариот. Поэтому даже при «жестком» уровне доминирования по численности их уровень доминирования по биомассе существенно уступал аналогичным показателям относительно численности.

В соответствии с современной концепцией видового разнообразия в экологии, индекс видового разнообразия Шеннона представляет собой функцию

числа видов и степень выравненности их обилия в сообществе [9, 14, 17].  $H_N$  и  $H_B$  тесно коррелировали с индексами выравненности и доминирования ( $R_s = 0,65-0,83$ ) и слабо – с удельным видовым богатством ( $R_s = 0,25-0,33$ ). Как показывают исследования, определяющая роль выравненности и доминирования в формировании ценогического разнообразия сообществ фитопланктона вообще характерна для малых водоемов с культурно-аграрной и коммунально-бытовой формой антропогенной нагрузки. Тогда как в водоемах, подверженных интенсивной промышленной эксплуатации, определяющая роль в формировании показателей видового разнообразия отводится именно удельному видовому богатству [9, 16, 31].

Результаты сапробиологического анализа показали, что средний за период исследования наиболее высокий индекс сапробности отмечен в оз. Яицкое ( $1,92 \pm 0,22$ ). В оз. Большое Васильевское он несколько ниже ( $1,83 \pm 0,18$ ). В оз. Гатное индекс сапробности наименьший ( $1,71 \pm 0,21$ ). Тем не менее средние за период наблюдений индексы сапробности позволили охарактеризовать все изученные водоемы как  $\beta$ -мезосапробные, умеренно загрязненные с III классом качества вод.

### Выводы

1. По видовому составу альгофлора планктона изученных водоемов являлась зелено-диатомово-цианопрокариотной. Видовое богатство водорослей во всех озерах оценивалось как высокое.

2. Показатели количественного развития фитопланктона во всех водоемах можно охарактеризовать как высокие. Наибольшие значения численности и биомассы фитопланктона отмечались в оз. Большое Васильевское, наименьшие – в оз. Гатное.

3. Анализ индексов Шеннона и Пиелу показал, что альгоценозы оз. Гатное и оз. Большое Васильевское относятся к альгоценозам с высоким видовым разнообразием, оз. Яицкое – к альгоценозам с недостаточным видовым разнообразием.

4. По значениям средней за период наблюдения биомассы водорослей оз. Большое Васильевское относилось к гипертрофному типу, оз. Гатное и оз. Яицкое – к эвтрофному типу.

5. Данные сапробиологического анализа показали, что все водоемы относились к  $\beta$ -мезосапробному типу с III классом качества вод (умеренно загрязненные воды).

6. Анализ флористического состава, соотношения таксономических рангов, показателей количественного развития и структуры комплекса видов-доминант выявил признаки дисбаланса в экосистемах и развития «осцилляториевой» болезни во всех исследованных озерах вне зависимости от их природоохранного статуса вследствие антропогенного воздействия и отсутствия биогенного лимитирования.

*Литература*

1. Barinova S., Gabyshev V., Boboev M., Kukhaleishvili L., Bilous O. Algal indication of climatic gradients // *American Journal of Environmental Protection*. 2015. Vol. 4 (3–1). PP. 72–77. doi: [10.11648/j.ajep.s.2015040301.22](https://doi.org/10.11648/j.ajep.s.2015040301.22)
2. Liu J., Kattel G., Arp H.P.H., Yang H. Towards threshold-based management of freshwater ecosystems in the context of climate change // *Ecological Modelling*. 2015. № 318. PP. 265–274. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2014.09.010](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.09.010)
3. Chernova E., Russkikh I., Voyakina E., Sidelev S., Babanazarova O., Romanov R., Kotovshchikov A., Mazur-Marzec H. Dolichospermum and Aphanizomenon as neurotoxins producers in some Russian freshwaters // *Toxicon*. 2017. Vol. 130. PP. 47–55. doi: [10.1016/j.toxicon.2017.02.016](https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2017.02.016)
4. Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Aleksandrina E.M., Sakharova E.G., Kurmayer R. Phytoplankton structure and microcystine concentration in the highly eutrophic Nero Lake // *Water Resources*. 2011. Vol. 38, № 2. PP. 229–236. doi: [10.1134/S0097807811020023](https://doi.org/10.1134/S0097807811020023)
5. Barinova S., Krupa E., Tsoy V., Ponamareva L. The application of phytoplankton in ecological assessment of the Balkhash lake (Kazakhstan) // *Applied Ecology and Environmental Research*. 2018. Vol. 16, № 3. PP. 2089–2111. doi: [10.15666/aecer/1603\\_20892111](https://doi.org/10.15666/aecer/1603_20892111)
6. Sakharova E.G., Korneva L.G. Phytoplankton in the littoral and pelagial zones of the Rybinsk Reservoir in years with different temperature and water level regimes // *Inland Water Biology*. 2018. Vol. 11 (1). PP. 6–12. doi: [10.1134/S1995082918010157](https://doi.org/10.1134/S1995082918010157)
7. Komulaynen S. Algal protection, conservation areas and Red Data Book of the Republik of Karelia // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2010. Vol. 39 (2). PP. 147–152. doi: [10.2478/v10009-010-0028-2](https://doi.org/10.2478/v10009-010-0028-2)
8. Snit'ko L.V., Snit'ko V.P. Phytoplankton as an indicator in assessing long-term variations in water quality of lakes Bolshoye Miassovo and Turgoyak, the South Urals // *Water Resources*. 2014. Vol. 41, № 2. PP. 210–217. doi: [10.1134/S0097807814020146](https://doi.org/10.1134/S0097807814020146)
9. Korneva L.G. Changes in phytoplankton diversity in the Volga basin waterbodies // *Inland Water Biology*. 2010. Vol. 3(4). PP. 322–328. doi: [10.1134/S1995082910040048](https://doi.org/10.1134/S1995082910040048)
10. Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы / ред. Г.С. Розенберг, С.В. Саксонов. Самара : СамНЦ РАН, 2006. 200 с.
11. Прогисты и бактерии озер Самарской области / ред. В.В. Жариков. Тольятти : Кассандра, 2009. 240 с.
12. Gelashvili D.B., Iudin D.I., Yakimov V.N., Solntsev L.A., Shurganova G.V., Okhupkin A.G., Startseva N.A., Pukhnarevich D.A., Snegireva M.S., Rozenberg G.S. Multifractal analysis of the species structure of freshwater hydrobiocenoses // *Biology Bulletin*. 2012. Vol. 39, № 3. PP. 271–278. doi: [10.1134/S1062359012010037](https://doi.org/10.1134/S1062359012010037)
13. Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома : Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
14. Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л. : Наука, 1990. 183 с.
15. Митрошенкова А.Е., Ясюк В.П. Современное состояние экосистемы Яицких озер левобережной поймы реки Самары // *Научный диалог*. 2014. №1(25). С. 115–128.
16. Кривина Е.С., Тарасова Н.Г. Трансформация альгофлоры техногенных озер (на примере г. Тольятти) // *Вода и экология: проблемы и решения*. 2017. № 3(17). С. 203–209. doi: [10.23968/2305-3488.2017.21.3.13-34](https://doi.org/10.23968/2305-3488.2017.21.3.13-34)
17. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск : Карельский науч. центр Российской академии наук, Ин-т биологии, 2007. 394 с.
18. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
19. Lund J.W.G., Kipling C., Le Cren E.O. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting // *Hydrobiology*. 1958. Vol. 11. PP. 143–170. doi: [10.1007/BF00007865](https://doi.org/10.1007/BF00007865)

20. Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П., Паламарь-Мордвинцева Г.М., Ветрова З.И., Кордюм Е.Л., Мошкова Н.А., Приходькова Л.П., Коваленко О.В., Ступина В.В., Царенко П.М., Юнгер В.П., Радченко М.И., Виноградова О.Н., Бухтиярова Л.Н., Разумна Л.Ф. Водоросли : справочник. Киев : Наукова думка, 1989. 608 с.
21. Дедусенко-Щеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов Л.А. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые. Chlogophyta: Volvocineae // Определитель пресноводных водорослей СССР. М. ; Л. : Наука, 1959. Вып. 8. 223 с.
22. Дедусенко-Щеголева Н.Т., Голлербах М.М. Желтозеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М. ; Л. : Наука, 1962. Вып. 5. 272 с.
23. Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР / АН УССР. Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного ; отв. ред. Г.М. Паламарь-Мордвинцева. Киев : Наукова думка, 1990. 208 с.
24. Komarek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. Teil 1: Chroococcales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena ; Stuttgart ; Lübeck ; Ulm, 1998. Bd. 19/1. 548 p.
25. Komarek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. Teil 2: Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. München, 2005. Bd. 19/2. 759 p.
26. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart ; New York : Gustav Fischer Verlag, 1986. Bd. 2/1. 876 p.
27. Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart ; Jena : Gustav Fischer Verlag, 1991. Bd. 2/3. 576 p.
28. Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // Journal of Plankton Research. 2002. 24. PP. 417–428. doi: [10.1093/plankt/24.5.417](https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417)
29. Мегурран Е. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 184 с.
30. Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // Ergebnisse der Limnologie. 1973. Bd. 7. P. 1–218.
31. Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. PP. 1–175.
32. Barinova S.S., Klochenko P.D., Belous Y.P. Algae as indicators of the ecological state of water bodies: methods and prospects // Hydrobiological Journal. 2015. Vol. 51 (6). PP. 3–21. doi: [10.1615/HydrobJ.v51.i6.10](https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v51.i6.10)
33. Горохова О.Г. Водоросли планктона малых водоемов юга лесостепного Поволжья (количественная характеристика фитопланктона) // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19 (5). С. 192–199.
34. Яценко-Степанова Т.Н. Оценка экологического состояния некоторых озер поймы реки Урал в Оренбургской области // Вестник Оренбургского государственного университета. 2017. № 11 (211). С. 125–128.
35. Горохова О.Г., Паутова В.Н. Водоросли планктона малых водоемов юга лесостепного Поволжья (альгофлора: сравнительная характеристика озёр по составу планктона) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17, № 4. С. 194–202.
36. Okhapkin A.G., Scharagina E.M., Vodeneeva E.L., Genkal S.I. Structure and dynamics of phytoplankton in the kOka river mouth at the beginning of the 21th century // Inland Water Biology. 2014. Vol. 7 (4). PP. 357–365. doi: [10.1134/S1995082914040142](https://doi.org/10.1134/S1995082914040142)
37. Barinova S. The effect of altitude on distribution of freshwater algae in continental Israel // Current Topic of Plant Biology. 2011. Vol. 4. PP. 89–95.
38. Дрозденко Т.В., Михалап С.Г. Структурно-таксономическое разнообразие и экологические особенности фитопланктона дельты реки Великой (Псковская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 41. С. 118–134. doi: [10.17223/19988591/41/7](https://doi.org/10.17223/19988591/41/7)

*Поступила в редакцию 27.10.2019 г.; повторно 20.01.2020 г.;  
принята 13.02.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.*

**Авторский коллектив:**

**Кривина Елена Сергеевна** – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории экологии простейших и микроорганизмов, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал СамНЦ РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0849-5832>

E-mail: [pepelisa@yandex.ru](mailto:pepelisa@yandex.ru)

**Малышева Анна Александровна** – ведущий гидробиолог ФГБУ «Главное бассейновое управление по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов» Средне-Волжский филиал (Россия, 443096, г. Самара, ул. Владимирская, 1а).

E-mail: [malysheva.anna.83@mail.ru](mailto:malysheva.anna.83@mail.ru)

**Тарасова Наталья Геннадьевна** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии простейших и микроорганизмов, Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал СамНЦ РАН (Россия, 445003, Тольятти, ул. Комзина, 10); с.н.с. кафедры технологии производства пищевой продукции и организации общественного питания, Тольяттинский государственный университет (Россия, 445004, г. Тольятти, ул. Белорусская, 14а).

**Третьякова Татьяна Петровна** – канд. пед. наук, доцент, заведующий кафедры технологии производства пищевой продукции и организации общественного питания, Тольяттинский государственный университет (Россия, 445004, г. Тольятти, ул. Белорусская, 14а).

E-mail: [tret\\_tatyana@inbox.ru](mailto:tret_tatyana@inbox.ru)

**Уманская Марина Викторовна** – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории экологии простейших и микроорганизмов Института экологии Волжского бассейна РАН – филиал СамНЦ РАН (Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, 10).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2097-4913>

E-mail: [mvumansk67@gmail.com](mailto:mvumansk67@gmail.com)

**Для цитирования:** Кривина Е.С., Малышева А.А., Тарасова Н.Г., Третьякова Т.П., Уманская М.В. Экологическое состояние малых водоемов различного природоохранного статуса (Самарская область) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 128–148. doi: 10.17223/19988591/49/7

**For citation:** Krivina ES, Malysheva AA, Tarasova NG, Tretyakova TP, Umanskaya MV. Ecological condition of small reservoirs of different nature protection status (Samara region). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:128-148. doi: 10.17223/19988591/49/7 In Russian, English Summary

**Elena S. Krivina<sup>1</sup>, Anna A. Malysheva<sup>2</sup>, Natalia G. Tarasova<sup>1,3</sup>,  
Tatyana P. Tretyakova<sup>3</sup>, Marina V. Umanskaya<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> *Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, Branch of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation*

<sup>2</sup> *Middle Volga Branch of the Main Basin Directorate for Fishery and Conservation of Aquatic Biological Resources, Russian Federation*

<sup>3</sup> *Togliatti State University, Russian Federation*

### **Ecological condition of small reservoirs of different nature protection status (Samara region)**

Currently, the conservation of the unique ecosystems of small water bodies located within cultural landscapes and/or in areas with limited nature protection status is of urgent issue. It is such hydrobiocenoses that are the most susceptible to increasing anthropogenic impact. Phytoplankton is a good indicator of the ecological situation in the reservoir. The aim of the work was to analyze the composition and structure of phytoplankton of some small urbanized lakes of Samara region with different levels of protection and degree of anthropogenic load.

Here, this is the first time we present an analysis of the current ecological state of three small water bodies having various nature protection statuses: Lake Yaitskoe (53°10'85"N, 50°17'46"E), the regional natural monument; Lake Gatnoe (53°14'93"N,



50°11'83"E), Samara region natural heritage site; and Lake Bolshoe Vasilievskoe (53°54'40"N, 49°53'24"E), the suburban lake located in the transition zone of the Middle Volga complex biosphere reserve (See Table 1). We collected samples for phytoplankton study and basic physical and chemical measurements in the growing season from 2013 to 2014 (See Table 2). We sampled the algae with a Ruttner bathometer. The material was fixed with 40% formalin solution. The cell count was carried out in the chamber "Uchinskaya" (Russia) with a volume of 0.01 ml. This chamber is a glass plate with low sides, the bottom of which is equipped with a special counting grid, optimized for counting plankton. Organisms are counted twice in 20 bands. Species identification of algae and counting of their cells were carried out on the microscope "BIOLAR PI" (limited liability company "Biolar", Poland) with an increase of 600 times. To determine the species of algae, we used reference guides from the series "Determinants of freshwater algae of the USSR" and "Susswasserflora von Mitteleuropa". The classification of Reynolds and co-authors was used to differentiate phytoplankton into functional groups. S<sub>1</sub>-type (planktotrichete type) consisted of filamentous non-heterocyst forms of cyanoprokaryotes that previously belonged to genus *Oscillatoria*, M-type contained representatives of genus *Microcystis*, H<sub>1</sub>-type contained representatives of genera *Anabaena* and *Aphanizomenon*. The similarity of the algae species composition of lakes was estimated with the Sorensen coefficient (Ks). The level of cenotic diversity and the degree of community alignment were assessed using Shannon (H) and Pielu (E) indices, respectively, taking into account the standard deviation. The dominant species were those whose number and biomass was 10% or more of the total value. The Simpson dominance index (S) was used to estimate the degree of dominance of individual species. Assessment of saprobity of waters was carried out by the method of Pantle and Bucc in the modification of Sladechek, using known indicator values of saprobity of individual species.

The general state of ecosystems of the studied lakes was analyzed on the basis of the qualitative composition and quantitative development of phytoplankton from 2013 to 2014. In all lakes, the species richness of phytoplankton was quite high and contributed mainly by chlorophytes, diatoms and cyanoprokaryota species (See Table 3 and Fig. 1). Floristic analysis revealed signs of imbalance in lake ecosystems, probably caused by anthropogenic impact and/or lack of biogenic limitation (See Table 4). This situation is especially unfavorable for ecosystems of water bodies of protected nature areas. Ecological and geographical analysis did not reveal significant differences between the algal flora of the studied reservoirs (See Table 5). The level of similarity of the species composition of the studied reservoirs was quite high (See Table 6). Perhaps this was due not only to similar abiotic parameters of the environment, but also to a high level of identical anthropogenic load. Quantitative phytoplankton development was high in all water bodies, the highest one was observed in Lake Bolshoe Vasilievskoe, and the lowest in lake Gatnoe (See Fig. 3). According to average algal biomass over the study period, Lake Bolshoe Vasilievskoe corresponds to the hypertrophic state, while lakes Gatnoe and Yaitskoe are eutrophic. Phytoplankton species diversity and alignment were highest in lake Gatnoe, and smallest in lake Yaitskoe. According to saprobity, the studied water bodies were  $\beta$ -mezosaprobic which corresponds to the water quality class III. Analysis of the floristic composition, the ratio of taxonomic ranks, indicators of quantitative development and the structure of the dominant species complex revealed signs of an imbalance in ecosystems and the development of "oscillatory" disease in all studied lakes, regardless of their conservation status due to anthropogenic impact and lack of biogenic restriction.

*The paper contains 3 Figures, 6 Tables and 38 References.*

**Key words:** phytoplankton; taxonomic composition; species diversity; water quality; eutrophication.

**Funding:** The work was carried out according to the program of fundamental scientific research of the state Academies of Sciences for 2013-2020. Theme AAAA-F17-117112040040-3 “Assessment of modern biodiversity and forecast of its changes for the ecosystems of the Volga basin in the conditions of their natural and anthropogenic transformation”.

*The Authors declare no conflict of interest.*

### References

1. Barinova S, Gabyshev V, Boboev M, Kukhaleishvili L, Bilous O. Algal indication of climatic gradients. *American J Environmental Protection*. 2015;4(3-1):72-77. doi: [10.11648/j.ajep.s.2015040301.22](https://doi.org/10.11648/j.ajep.s.2015040301.22)
2. Liu J, Kattel G, Arp HPH, Yang H. Towards threshold-based management of freshwater ecosystems in the context of climate change. *Ecological Modelling*. 2015;318:265-274. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2014.09.010](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.09.010)
3. Chernova E, Russkikh I, Voyakina E, Sidelev S, Babanazarova O, Romanov R, Kotovshchikov A, Mazur-Marzec H. Dolichospermum and Aphanizomenon as neurotoxins producers in some Russian freshwaters. *Toxicon*. 2017;130:47-55. doi: [10.1016/j.toxicon.2017.02.016](https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2017.02.016)
4. Babanazarova OV, Sidelev SI, Aleksandrina EM, Sakharova EG, Kurmayer R. Phytoplankton structure and microcystine concentration in the highly eutrophic Nero Lake. *Water Resources*. 2011;38(2):229-236. doi: [10.1134/S0097807811020023](https://doi.org/10.1134/S0097807811020023)
5. Barinova S, Krupa E, Tsoy V, Ponamareva L. The application of phytoplankton in ecological assessment of the Balkhash lake (Kazakhstan). *Applied Ecology and Environmental Research*. 2018;16(3):2089-2111. doi: [10.15666/aeer/1603\\_20892111](https://doi.org/10.15666/aeer/1603_20892111)
6. Sakharova EG, Korneva LG. Phytoplankton in the littoral and pelagial zones of the Rybinsk Reservoir in years with different temperature and water level regimes. *Inland Water Biology*. 2018;11(1):6-12. doi: [10.1134/S1995082918010157](https://doi.org/10.1134/S1995082918010157)
7. Komulaynen S. Algal protection, conservation areas and Red Data Book of the Republik of Karelia. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2010;39 (2):147-152. doi: [10.2478/v10009-010-0028-2](https://doi.org/10.2478/v10009-010-0028-2)
8. Snit'ko LV, Snit'ko VP. Phytoplankton as an indicator in assessing long-term variations in water quality of lakes Bolshoye Miassovo and Turgoyak, the South Urals. *Water Resources*. 2014;41(2):210-217. doi: [10.1134/S0097807814020146](https://doi.org/10.1134/S0097807814020146)
9. Korneva LG. Changes in phytoplankton diversity in the Volga basin waterbodies. *Inland Water Biology*. 2010;3(4):322-328. doi: [10.1134/S1995082910040048](https://doi.org/10.1134/S1995082910040048)
10. *Golubaya kniga Samarskoy oblasti: redkie i ochranyaemye gidrobiocenozy* [The Blue Book of Samara region: Rare and protected hydrobiocenoses]. Rozenberg GS and Saksonov SV, editors. Samara: Samarskiy nauchnyy tsentr RAN; 2007. 200 p. In Russian
11. *Protisty i bakterii ozer Samarskoy oblasti* [Protists and bacteria of Samara region]. Zharikov VV, editor. Togliatti: Kassandra, 2009. 240 p. In Russian
12. Gelashvili DB, Iudin DI, Yakimov VN, Solntsev LA, Shurganova GV, Okhapkin AG, Startseva NA, Pukhnarevich DA, Snegireva MS, Rozenberg GS. Multifractal analysis of the species structure of freshwater hydrobiocenoses. *Biology Bulletin*. 2012;39(3):271-278. doi: [10.1134/S1062359012010037](https://doi.org/10.1134/S1062359012010037)
13. Korneva LG. Fitoplankton vodokhranilish basseyna Volgi [Phytoplankton of Volga River basin reservoirs]. Kostroma: Kostromskoy pechatnyy dom Publ.; 2015. 284 p. In Russian
14. Trifonova IS. Ekologiya i suksessiya ozernogo fitoplanktona [Ecology and succession of lake phytoplankton]. Leningrad: Nauka Publ.; 1990. 184 p. In Russian
15. Mitroshenkova AE, Yasyuk VP. Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Yaiczkih ozer levoberezhnoy poymy reki Samary [Present state of Yaickie Lakes ecosystem of Samara River left-bank floodplain]. *Nauchnyj dialog*. 2014;1(25):115-126. In Russian

16. Krivina ES, Tarasova NG. The phytoplankton transformation of some technogenic lakes (Tolyatty). *Water and Ecology*. 2017;3(17):203-209. doi: [10.23968/2305-3488.2017.21.3.13-34](https://doi.org/10.23968/2305-3488.2017.21.3.13-34) In Russian, English Summary
17. Kitaev SP. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ixtiologov [Basics of Limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk: Karelskiy nauchniy centr RAN, In-t biologii; 2007. 394 p. In Russian
18. *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov* [Methods of studying biogeocenosis of inland water bodies]. Mordukhay-Boltovskiy FD, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 240 p. In Russian
19. Lund JWG, Kipling C, Le Cren EO. 1958: The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiology*. 1985;11:143-170. doi: [10.1007/BF00007865](https://doi.org/10.1007/BF00007865)
20. Vasser SP, Kondrateva NV, Masyuk NP, Palamar` -Mordvinceva GM, Vetrova ZI, Kordyum EL, Moshkova NA, Prikhodkova LP, Kovalenko OV, Stupina VV, Czarenko PM, Yunger VP, Radchenko MI, Vinogradova ON, Buxtiyarova LN, Razumna LF. Vodorosli. Spravochnik [Algae. Handbook]. Kiev: Nauk. Dumka Publ.; 1989. 608 p. In Russian
21. Dedusenko-Shchegoleva NT, Matvienko AM, Shkorbatov LA. Zelenye vodorosli. Klass Volvoksovye. Chlorophyta: Volvocineae. Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR [Green algae. Class Volvocaceae. Chlorophyta: Volvocineae. The determinant of freshwater algae of the USSR]. Vol. 8. Moscow; Leningrad: Nauka Publ.; 1959. 223 p. In Russian
22. Dedusenko-Shchegoleva NT, Gollerbakh MM. Zheltozelenye vodorosli. Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR [Yellow-green algae. The determinant of freshwater algae of the USSR]. Vol. 8. Moscow; Leningrad: Nauka Publ.; 1962. 272 p. In Russian
23. Tsarenko PM. Kratkiy opredelitel' khlorokokkovykh vodorosley Ukrainskoy SSR [Brief determinant of chlorococcal algae of the Ukrainian SSR]. Palamar-Mordvintseva GM, editor. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1990. 208 p. In Ukrainian
24. Komarek J, Anagnostidis K. Cyanopokaryota. Teil 1. Chroococcales Süßwasserflora von Mitteleuropa [Cyanopokaryota. Part 1. Chroococcales. Fresh water flora of Central Europe]. Bd. 19/1. Jena; Stuttgart; Lübeck; Ulm Publ.; 1998. 548 p. In German
25. Komarek J, Anagnostidis K. Cyanopokaryota. Teil 2: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa [Cyanopokaryota. Part 1. Oscillatoriales. Fresh water flora of Central Europe]. Bd. 19/2. München Publ.; 2005. 759 p. In German
26. Krammer K, Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: Naviculaceae. Die Süßwasserflora von Mitteleuropa [Bacillariophyceae. Part 1. Naviculaceae. Fresh water flora of Central Europe]. Bd. 2/1. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag Publ.; 1986. 876 p. In German
27. Krammer K. Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae Die Süßwasserflora von Mitteleuropa [Bacillariophyceae. Part 3. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Fresh water flora of Central Europe]. Bd 2/3. Stuttgart, Jena: Gustav Fischer Verlag Publ.; 1991. 576 p. In German
28. Reynolds CS, Huszar V, Kruk C, Naselli-Flores L, Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J Plankton Research*. 2002;24:417-428. doi: [10.1093/plankt/24.5.417](https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417)
29. Megurran E. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie [Ecological diversity and its measurement]. Moscow: Mir Publ.; 1992. 184 p. In Russian
30. Sládeček V. System of water quality from the biological point of view. *Ergebnisse der Limnologie*. 1973;7:1-218. In German
31. Wegl R. Index für die Limnosaprobität [Indices of lake saprobionts]. *Wasser und Abwasser*. 1983;26:1-175. In German
32. Barinova SS, Klochenko PD, Belous YP. Algae as indicators of the ecological state of water bodies: methods and prospects. *Hydrobiological Journal*. 2015;51(6):3-21. doi: [10.1615/HydrobJ.v51.i6.10](https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v51.i6.10)

33. Gorokhova OG. Algae of the plankton of small reservoirs south of the forest-steppe Volga region (quantitative characterization of phytoplankton). *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2017;19(5):192-199. In Russian
34. Yacenko-Stepanova TN. Evaluation of the ecological status of some floodplain lakes along the Ural River (Orenburg region). *Vestnik Orenburg state University*. 2017;11(211):125-128. doi: [10.25198/1814-6457-211-125](https://doi.org/10.25198/1814-6457-211-125) In Russian
35. Gorokhova OG, Pautova VN. Algae of the plankton of small reservoirs south of the forest-steppe Volga region (Algal flora: Comparative characteristics by floristic composition of plankton). *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2015;17(4):194-202. In Russian
36. Okhapkin AG, Scharagina EM, Vodeneeva EL, Genkal SI. Structure and dynamics of phytoplankton in the kOka river mouth at the beginning of the 21th century. *Inland Water Biology*. 2014;7(4):357-365. doi: [10.1134/S1995082914040142](https://doi.org/10.1134/S1995082914040142)
37. Barinova S. The effect of altitude on distribution of freshwater algae in continental Israel. *Current Topic of Plant Biology*. 2011;4:89-95.
38. Drozdenko TV, Mikhalap SG. Structural and taxonomic diversity and ecological features of phytoplankton in the Velikaya River delta (Pskov Oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;41:118-134. doi: [10.17223/19988591/41/7](https://doi.org/10.17223/19988591/41/7) In Russian, English Summary

*Received 27 October 2019; Revised 20 January 2020;  
Accepted 13 February 2020; Published 27 March 2020.*

**Author info:**

**Krivina Elena S**, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Branch of Samara Scientific Center, Russian Academy of Sciences, 10 Komzin Str., Togliatti 445003, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0849-5832>

E-mail: [pepelisa@yandex.ru](mailto:pepelisa@yandex.ru)

**Malysheva Anna A**, Leading Hydrobiologist, Middle Volga Branch of the Main Basin Directorate for Fishery and Conservation of Aquatic Biological Resources, Sredne-Volzhsy Branch, 1A Vladimirskaia Str., Samara 443096, Russian Federation.

E-mail: [malysheva.anna.83@mail.ru](mailto:malysheva.anna.83@mail.ru)

**Tarasova Natalia G**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Branch of Samara Scientific Center, Russian Academy of Sciences, 10 Komzin Str., Togliatti 445003, Russian Federation; Teacher, Department of Technology of Food Production and Catering, Togliatti State University, 14A Belorusskaya Str., Togliatti 445004, Russian Federation.

**Tretyakova Tatiana P**, Cand. Sci.(Ped.), Professor, Head of the Department of Technology of Food Production and Catering, Togliatti State University, 14A Belorusskaya Str., Togliatti 445004, Russian Federation.

**Umanskaya Marina V**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Branch of Samara Scientific Center, Russian Academy of Sciences, 10 Komzin Str., Togliatti 445003, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2097-4913>

E-mail: [bdr13@mail.ru](mailto:bdr13@mail.ru)

**Roshchevskaya Irina M**, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief Researcher, Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, 55 Ocyabrskiy Pr., Syktyvkar 167001; Chief Researcher, Research Zakusov Institute of Pharmacology, 8 Baltiyskaya Str., Moscow 125315, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6108-1444>

E-mail: [mumansk67@gmail.com](mailto:mumansk67@gmail.com)

УДК 574.587

doi: 10.17223/19988591/49/8

Л.В. Яныгина<sup>1</sup>, А.М. Визер<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, Россия

<sup>2</sup> Новосибирский филиал ВНИРО, г. Новосибирск, Россия

## Многолетняя динамика и современное распределение речной живородки (*Viviparus viviparus*) в Новосибирском водохранилище

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 18-04-01001.

*Представлены результаты многолетних исследований (2002–2018) пространственного распределения, численности и биомассы чужеродных моллюсков Viviparus viviparus (Linnaeus, 1758) в Новосибирском водохранилище. Отмечена высокая скорость расселения моллюсков по водохранилищу, что может быть связано с их переносом рыболовными и туристическими судами. Средняя и максимальная биомасса V. viviparus на отдельных участках Новосибирского водохранилища существенно превышает значения, известные для водоемов в их естественном ареале, что свидетельствует о благоприятности условий обитания моллюсков в водоеме-реципиенте. Успешному освоению живородками водохранилища способствуют их высокая приспособленность к сезонным колебаниям уровня воды, способность к выживанию на временно обсыхающих участках литорали. Живородки избегают наиболее проточные участки в верхней части водохранилища с песчаными грунтами, что делает маловероятным их расселение в русле р. Обь выше и ниже водохранилища, однако могут осваивать пойменные водоемы бассейна, создавать помехи в эксплуатации расположенных в протоках гидротехнических сооружений.*

**Ключевые слова:** чужеродные виды; моллюски; инвазии; бассейн р. Обь.

### Введение

Биоразнообразие является одним из основополагающих характеристик живой природы, способствующих поддержанию ее устойчивости и обеспечивающих предоставление экосистемных услуг. Несмотря на всеобщее признание важности сохранения биологического разнообразия, усиливающееся антропогенное воздействие на экосистемы ведет к их загрязнению, разрушению местообитаний видов и снижению видового разнообразия. К числу наиболее опасных видов антропогенной трансформации водных экосистем относится биологическое загрязнение водоемов, связанное с вселением чужеродных видов. Инвазии чужеродных видов ведут к гомогенизации биоты, снижению видового разнообразия и нарушению функций экосистем.

На борьбу с чужеродными видами только в Великих озерах тратится 168 млн долларов ежегодно [1]. Известно, что наиболее подвержены инвазиям нарушенные, обедненные и эволюционно молодые экосистемы, близкие к уже заселенным чужеродными видами зоны, а также участки транспортировки и торговли чужеродными видами [2, 3]. Несомненно, эволюционно молодыми экосистемами являются водохранилища. Кроме того, водохранилища можно отнести и к водоемам с интенсивной торговлей чужеродными видами, так как интенсивное рыбохозяйственное использование водохранилищ предполагает разведение и торговлю интродуцированными видами рыб. Все это, а также многочисленные находки вселенцев позволяют рассматривать водохранилища как центры распространения чужеродных видов в бассейнах рек [4].

Новосибирское водохранилище – единственное крупное равнинное водохранилище на р. Обь. Первое появление чужеродных видов гидробионтов в водохранилище связано с целенаправленным вселением ценных промысловых видов рыб, приспособленных к неблагоприятному гидрологическому режиму. Из всего многообразия вселяемых в 1957–1964 гг. видов в Новосибирском водохранилище натурализовались сазан *Cyprinus carpio* (Linnaeus), лещ *Abramis brama* (Linnaeus) и судак *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus). Преднамеренная интродукция в водохранилище кормовых организмов была продолжительнее и завершилась в 1980 г. В результате донная фауна пополнилась дальневосточными мизидами *Neomysis intermedia* (Czern) и двумя видами байкальских амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) и *Micruropus possolskii* (Sow.), которые заняли ведущее положение в экосистеме водоема и вошли в питание большинства видов рыб. Прекращение интродукционных мероприятий не стало препятствием для самостоятельного проникновения чужеродных видов в водохранилище. В последующие годы происходит приток таких видов рыб, как верховка *Leucaspilus delineatus* Heckel, ротан-головешка *Perccottus glenii* Dybowski, уклейка *Alburnus alburnus* (Linnaeus). Из промысловых беспозвоночных вселился речной рак *Pontastacus leptodactylus* Esch. В целом преднамеренные и непреднамеренные интродукции привели к вселению в водоем 11 видов макробеспозвоночных и рыб, пять из которых относятся к случайным вселенцам. Наиболее массовым чужеродным видом для донных сообществ водохранилища стала речная живородка *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Viviparidae) – вид европейского происхождения, естественный ареал которого охватывает всю Европу (кроме Крайнего Севера и юга), а также восточное и южное Причерноморье [5].

Среди моллюсков сем. Viviparidae многие виды активно расселяются за пределы своих естественных ареалов. Так, *Bellamya chinensis* – нативный для Юго-восточной Азии вид, ныне встречается в США, Канаде, Нидерландах и Бельгии [6–8]. *Sinotaia quadrata* (Benson), также азиатский вид, расселяется в Аргентине, где является единственным представителем сем. Viviparidae [9]. Центральноевропейский вид *Viviparus acerosus* теперь встречается и в Нидерландах, *V. georgianus* расширяет свой ареал в Северной

Америке [19, 11]. Вид *V. viviparus* кроме Новосибирского водохранилища отмечен в качестве чужеродного в Бухтарминском водохранилище, р. Тура, пойменном водоеме бассейна р. Иртыш, водоемах Крымского полуострова [12–14]. Успешному внедрению в водные экосистемы способствуют такие особенности биологии вивипарид, как наличие крышечки, позволяющей моллюскам длительное время сохранять жизнеспособность без воды; отрождение довольно крупных, покрытых раковинами особей, что повышает их шансы на выживание; высокая плодовитость, способствующая быстрому росту численности вивипарид в водоеме-реципиенте. Живородки обычно встречаются на зарегулированных участках рек, предпочитая слабопроточные местообитания [15–17]. Для эффективного управления чужеродными видами, прогнозирования их дальнейшего расселения и анализа последствий инвазии необходимы знания особенностей распространения вселенцев в водоемах-реципиентах.

Цель данной работы – анализ особенностей пространственного распределения речной живородки *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище на различных этапах расселения.

### Материалы и методики исследований

Новосибирское водохранилище (54°84'N, 82°99'E) является равнинным водохранилищем сезонного регулирования с наполнением преимущественно во время весеннего половодья (май–июнь) и осенне-зимней сработкой. Водохранилище создано на р. Обь в 1957 г., его протяженность около 200 км; площадь зеркала при нормальном подпорном уровне (НПУ) 1 070 км<sup>2</sup>, средняя глубина 9 м, наибольшая – 25 м. Особенностью водохранилища является его высокая проточность: среднемноголетний коэффициент водообмена 6,55, при этом в маловодные годы его значения опускаются ниже 5 (например, в 2012 г. – 4,35), а в многоводные могут повышаться выше 8–9 (например, в 2010 г. – 8,32) [18]. Водохранилище относится к мезотрофно-эвтрофным водоемам, характеризуется благоприятным кислородным режимом (5,1–12,0 мг/л), слабощелочными водами (рН 7,3–8,6), преобладанием ионов Ca<sup>2+</sup> (30–80 мг/л) среди катионов [19, 20]. Динамика гидрохимических показателей Новосибирского водохранилища имеет сезонный характер и определяется изменениями гидрохимического стока р. Обь [18].

По морфометрическим и гидрологическим характеристикам в Новосибирском водохранилище принято выделять три зоны: верхнюю (от г. Камень-на-Оби до с. Усть-Алеус), среднюю (от с. Усть-Алеус до с. Завьялово) и нижнюю (от с. Завьялово до плотины). Верхняя часть водохранилища мелководная, имеет протяженность 35 км, представляет собой затопленную пойму Оби и характеризуется наличием большого количества островов. Средняя часть самая длинная (100 км длиной), суженная, с крутыми обрывистыми берегами. Нижняя часть (65 км) озеровидная с глубинами, дости-

гающими 25 м [18]. Донные отложения Новосибирского водохранилища представлены преимущественно заиленными песками и илами, в верхней наиболее проточной части водохранилища преобладают пески.

Зообентос исследовали в различные сезоны 2002–2018 гг. в трех зонах Новосибирского водохранилища: верхнем (в районе г. Камень-на-Оби, с. Усть-Алеус), среднем (в районе сел Спирино, Ордынское и Завьялово), нижнем (Ирменский плес в районе сел Боровое, Ленинское, Береговое, устье Бердского залива и около плотины). При отборе проб использовали стандартные гидробиологические методы [21]. Донные отложения центральной части водохранилища отбирали дночерпателем Петерсена и Экмана – Берджи (площадь захвата 0,025 и 0,035 м<sup>2</sup> соответственно), в заливах и на мелководьях – дночерпателем Гр-91 (площадь захвата 0,007 м<sup>2</sup>). Затем донные отложения промывали и выбирали из них моллюсков, которых фиксировали 70% этанолом. В лаборатории подсчитывали количество моллюсков в каждой пробе и взвешивали их с точностью до 0,01 г. Таксономическая идентификация моллюсков проведена по «Определителю пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» 2004 г. [22]. Всего отобрано и проанализировано 593 пробы зообентоса.

Статистический анализ данных выполнен с использованием программы StatSoft STATISTICA 6.0. Данные представлены в виде средней арифметической со стандартной ошибкой (Mean/SEM). При сравнении выборок (численности, биомассы на различных участках водохранилища) использовали непараметрический метод Краскела – Уоллисса. Нулевую гипотезу об отсутствии различий между выборками отвергли при  $p < 0,05$ .

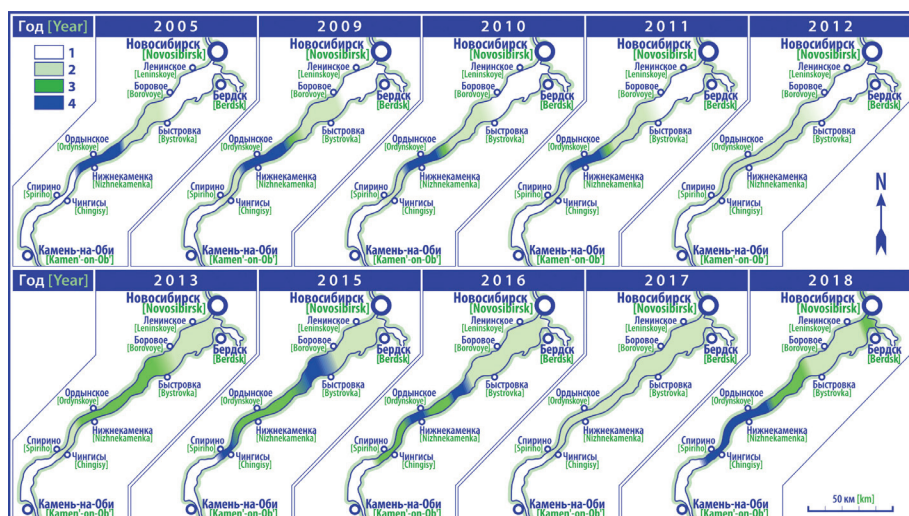
### Результаты исследования и обсуждение

Несмотря на имеющиеся сведения о возможном обитании *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище с конца 1990-х, первые задокументированные данные о нахождении этих моллюсков (со сбором и хранением в гидробиологических коллекциях) появились в сентябре 2002 г. Моллюски собраны на илистых грунтах в районе пос. Ордынское (средняя часть водохранилища), их численность составляла около 65 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса – 5 г/м<sup>2</sup>. Уже через два года живородки эпизодически стали встречаться на участках, расположенных в 35 км выше по течению (у пос. Спирино), а через три года – в 40 км ниже по течению (Ирменский плес) (рис. 1). Скорость распространения моллюсков составила около 15 км/год в каждом направлении. При этом новые находки живородок, как и зона первичной инвазии, приурочены к местам базирования и разгрузки рыбооловецкого флота.

Пути переноса живородки в Новосибирское водохранилище не известны. Вселению азиатских вивипарид (*Bellamyia chinensis*) в новые водоемы способствовало их широкое использование в качестве продукта питания с продажами через фудмаркеты. Вероятные векторы инвазии в Европе могут



быть связаны с разведением живородок аквариумистами, их использованием в качестве декоративных видов в садовых прудах [8].



**Рис. 1.** Схема пространственного распространения *Viviparus viviparus* на различных этапах освоения Новосибирского водохранилища (1 – вид не обнаружен; 2 – биомасса *Viviparus viviparus* менее 300 г/м<sup>2</sup>; 3 – от 300 до 1 000 г/м<sup>2</sup>, 4 – более 1 000 г/м<sup>2</sup>)

[Fig. 1. Scheme of spatial distribution of *Viviparus viviparus* at different invasion stages of the Novosibirsk reservoir (1 - Species are not detected; 2 - *Viviparus viviparus* biomass is less than 300 g/m<sup>2</sup>; 3 - Biomass is 300-1000 g/m<sup>2</sup>; 4 - Biomass exceeds 1000 g/m<sup>2</sup>)]

В качестве наиболее вероятных дополнительных векторов инвазии живородки в Новосибирское водохранилище могут быть рассмотрены следующие версии:

1. Вселение из водоемов бассейнов рек Волга, Западная Двина и Неман с рыбопосадочным материалом судака в период активных акклиматизационных работ (1959–1964-е гг.). Рыбоводство (аквариумное и промышленное) является основным вектором инвазии чужеродных видов макробеспозвоночных в водоемы бассейна р. Обь – относительно изолированный и не имеющий общих судоходных каналов с бассейнами других рек [4]. Однако длительный лаг-период (период после окончания ихтиологических интродукционных мероприятий до первого обнаружения живородок составил более 30 лет) в сочетании со стремительным последующим расселением моллюсков на различных участках водохранилища ставит под сомнение эту версию.

2. Случайный занос с судами, прибывшими в 1990-х гг. по р. Иртыш (приток р. Обь) с Бухтарминского водохранилища, в котором моллюск обнаружен еще в начале 1990-х гг. [12]. Зарегулированный каскадом ГЭС верхний участок р. Иртыш в конце XX в. характеризовался активными грузоперевоз-

ками: ежегодно проводилось от нескольких десятков до нескольких тысяч шлюзований [23]. Однако, несмотря на регулярное судоходство по р. Иртыш, до сих пор нет данных об обнаружении живородок в реке ниже Бухтарминского водохранилища по пути следования судов. Единичные находки *V. viviparus* за пределами основных судоходных путей (например, в р. Тура), вероятнее всего, связаны с другими способами переноса особей [14].

3. Перенос с рыболовными снастями. Вселение чужеродных видов с рыболовными сетями рассматривается как один из наиболее вероятных способов распространения и других чужеродных видов. Например, расселение элодеи канадской по Уралу и Западной Сибири приурочено к рыбопромысловым водоемам, при этом перенос с неочищенными рыболовными сетями определяет успех продвижения этого вида к югу против основного направления стока рек [24]. Моллюски с закрытым крышечкой устьем раковины способны длительное время переносить обсыхание, сохраняя при этом жизнеспособность, что делает возможным их перенос на значительное расстояние. Косвенным подтверждением этой версии служит также приуроченность первичных очагов инвазии живородки в Новосибирском водохранилище к местам базирования рыболовецкого флота и рыбоприемных пунктов (Ордынское, Береговое, Спирино).

К 2010 г. вселенцы освоили уже всю русловую часть средней зоны водохранилища на протяжении 76 км. В течение последующих лет моллюски постепенно заселили Ирменский плес, в 2013 г. они обнаружены в литорали Бердского залива. На приплотинном участке единичные экземпляры *V. viviparus* эпизодически встречаются с 2013 г., однако большей численности не достигают. Все находки относятся к нижней литорали в границах прибрежных населенных пунктов. В течение всего периода освоения водоема наиболее активное расселение живородок происходило в средней и нижней части водохранилища. Верхняя зона Новосибирского водохранилища менее пригодна для обитания *V. viviparus*: выше с. Спирино отдельные особи моллюсков встречаются очень редко и до сих пор не отмечены выше с. Дресвянка. Ограничивают распространение вселенца в верхней зоне высокие скорости течения и песчаные грунты. Кроме того, обширная пойма этого участка мелководна и обсыхает на длительное время, что также является неблагоприятным фактором для моллюсков. Однако в прибрежной зоне верхнего участка в скоплениях детрита периодически отмечаются отложения раковин погибших моллюсков. На поверхности водохранилища на этом участке обнаружены сносимые течением погибшие моллюски с закрытым оперкулумом. Все это может свидетельствовать о наличии поселений живородок на необследованных участках водохранилища или на пойменных участках Оби выше Новосибирского водохранилища.

Существенное разнообразие условий обитания на отдельных участках водохранилища обусловили и значимые различия в темпах их освоения живородками. Наиболее благоприятными оказались условия в средней части

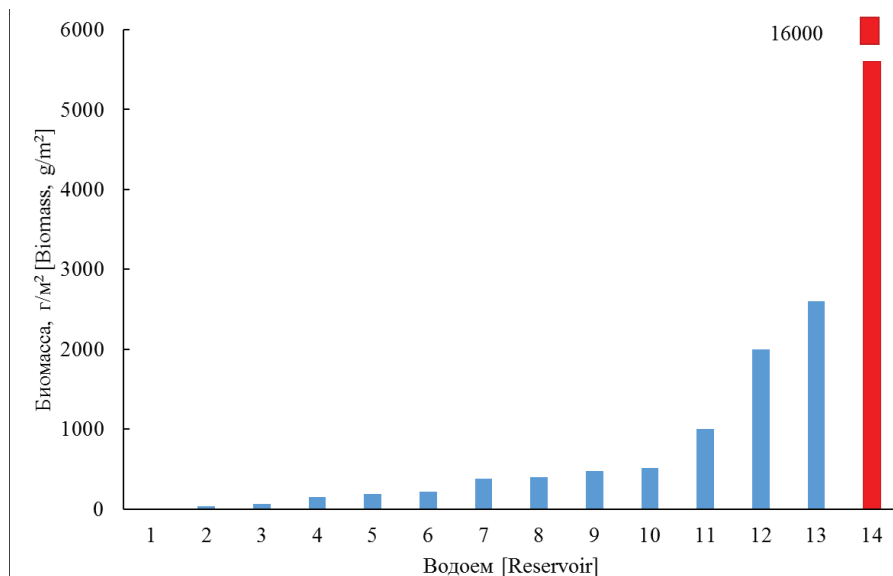
водохранилища у пос. Ордынское: ее проточность в сочетании с плотными грунтами наиболее полно отвечает потребностям этого реофильного моллюска, поэтому он быстро заселил всю русловую зону с глубинами 5–12 м. Уже к 2004 г. (через 2 года после обнаружения первых единичных экземпляров) численность *V. viviparus* достигала 2 320 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса – 1 876 г/м<sup>2</sup>, при максимуме до 6 000 экз./м<sup>2</sup> и 5 687 г/м<sup>2</sup>. С 2009 г. частота встречаемости живородки в литорали этого участка в отдельные годы достигает 100%. Здесь же отмечены и максимальные значения численности и биомассы моллюсков, которые в большинстве случаев превышают 750 экз./м<sup>2</sup> и 1000 г/м<sup>2</sup> соответственно. В последние годы (2016–2017) отмечена тенденция к снижению численности и биомассы живородки на данном участке (см. рис. 1), однако следует учесть, что спады отмечены и в сентябре 2005, августе 2008 и сентябре 2009 г., после которых численность и биомасса вновь повышались до характерных для этой зоны значений. В 2018 г. популяция живородки восстановилась, ее средняя биомасса на створе у пос. Ордынское составила 1 428±295 г/м<sup>2</sup>. Существенные межгодовые колебания численности и биомассы живородки в Новосибирском водохранилище могут быть связаны с особенностями регулирования уровня воды в разные годы. При позднем заполнении водохранилища в сочетании с ночными заморозками в литорали погибает до 92% моллюсков [25].

Первые особи *V. viviparus* у пос. Спирино обнаружены в 2004 г. – на два года позже, чем у пос. Ордынское. Однако и спустя 15 лет частота встречаемости живородок на этом участке составляет около 30%. Средняя численность и биомасса моллюсков на створе Чингисы–Спирино на порядок ниже, чем у пос. Ордынское, и, как правило, не выходят за пределы 80 экз./м<sup>2</sup> и 100 г/м<sup>2</sup>. В последние годы (2013–2016) отмечено увеличение численности и биомассы моллюсков, которые в отдельные периоды (август 2015 г.) образуют на этом участке массовые скопления с численностью до 7 720 экз./м<sup>2</sup> и биомассой до 4 385 г/м<sup>2</sup>.

Освоение живородками Ирменского плеса началось в 2005 г. Основным очагом их распространения на этом участке стала акватория в районе с. Береговое – месте разгрузки и отстоя рыболовецких судов. С июня по октябрь на протяжении ряда лет моллюск регулярно попадал в водную среду в процессе разборки тралов и уборки палуб. В многоводный 2010 г., характеризовавшийся высокими скоростями стоковых течений, живородки освоили русловую часть Ирменского плеса, а с 2013 г. стали встречаться на всем его протяжении. Однако и спустя 10 лет после первого появления моллюсков на этом плесе частота их встречаемости составляет около 25%, а средняя численность и биомасса не превышают 530 экз./м<sup>2</sup> и 570 г/м<sup>2</sup>.

Следует отметить, что современные средние и максимальные значения численности и биомассы *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище выше, чем значения, характерные для нативного ареала вида (рис. 2). Так, в водоемах Украинского Полесья биомасса живородки не превышала 184,1 г/м<sup>2</sup>, а в среднем составляла 108,5±14,0 г/м<sup>2</sup> [26]; в р. Малая Кокшага (бассейн

р. Волга) максимальные значения биомассы составляли  $220 \text{ г/м}^2$  при средних значениях  $100,5 \pm 13,3 \text{ г/м}^2$  [27], на различных участках Западной Двины биомасса изменялась от  $8,6 \pm 0,48$  до  $10,7 \pm 0,15 \text{ г/м}^2$  [28]. Биомасса *V. viviparus* в разнотипных водных объектах Польши не превышала  $200 \text{ г/м}^2$ , средняя биомасса составляла около  $100 \text{ г/м}^2$  [29]. Таким образом, значения средней биомассы *V. viviparus* в различных водоемах естественного ареала сходны и составляют около  $100 \text{ г/м}^2$ . В Новосибирском водохранилище средняя многолетняя биомасса *V. viviparus* в наиболее освоенной моллюсками зоне первичной инвазии (на створе напротив сел Нижнекаменка и Ордынское) составила  $866,6 \pm 219,1 \text{ г/м}^2$ . По архивным данным, в 1950–1980-е гг. отмечены единичные скопления *V. viviparus* в водоемах бассейна р. Припять, а также пойменных водоемах и водохранилищах Днепра с максимальной биомассой до  $2000 \text{ г/м}^2$  [30–32], однако и эти значения в несколько раз ниже, чем в Новосибирском водохранилище, где они достигают  $16000 \text{ г/м}^2$ .



**Рис. 2.** Максимальные значения биомассы ( $B$ ,  $\text{г/м}^2$ ) *Viviparus viviparus* в разнотипных водоемах естественного ареала (1–13) и Новосибирском водохранилище (14).

1 – р. Западная Двина [28]; 2 – оз. Лихеньское [33]; 3 – оз. Солдатское [34];  
 4 – оз. Круглое [34]; 5 – водоемы Украинского Полесья [26]; 6 – р. Малая Кокшага [27];  
 7 – водоем-охладитель Змиевской ТЭЦ [33]; 8 – Саратовское вдхр. [34];  
 9 – Днепровские вдхр. [31]; 10 – Зегжинское вдхр. [29]; 11 – водоем-охладитель  
 Ровенской АЭС [33]; 12 – р. Днепр [30]; 13 – Киевское вдхр. [31];  
 14 – Новосибирское вдхр.

[Fig. 2. Maximum *Viviparus viviparus* biomass ( $B$ ,  $\text{g/m}^2$ ) in different-type reservoirs of the natural range (1-13) and the Novosibirsk reservoir (14). 1 - Western Dvina River [28]; 2 - Lake Likhenskoye [33]; 3 - Lake Soldatskoye [34]; 4 - Lake Krugloye [34]; 5 - Reservoirs of Ukrainian Polesie [26]; 6 - Small Kokshaga River [27]; 7 - Reservoir-cooler of Zmievskaya HPP [33]; 8 - Saratov reservoir [34]; 9 - Dnieper reservoir [31]; 10 - Zegrzynski reservoir [29]; 11 - Reservoir-cooler of Rovno NPP [33]; 12 - Dnieper River [30]; 13 - Kiev reservoir [31]; 14 - Novosibirsk reservoir]

Освоение чужеродными видами новых водоемов может сопровождаться резким увеличением численности вселенца [2]. Такие «экологические взрывы» связаны с потреблением вселенцами трофических ресурсов, не востребованных аборигенными видами, а также со слабыми биотическими взаимодействиями с местными видами (например, слабая конкуренция, отсутствие паразитов) [35]. Анализ вспышек численности после натурализации лежит в основе концепции одиночных популяционных волн, используемой для прогноза численности интродуцентов [36]. При обострении биотических отношений численность чужеродного вида снижается, популяция стабилизируется на новом уровне [35]. Несмотря на существенные межгодовые колебания численности и биомассы живородки в Новосибирском водохранилище, снижения плотности и стабилизации популяции до сих пор не произошло. Для инвазии *V. viviparus* в Новосибирское водохранилище характерно быстрое локальное нарастание численности и биомассы в зоне инвазии с образованием скоплений и постепенным нарастанием количества таких «пятен» [37]. Эти особенности проявляются в большой мозаичности распределения *V. viviparus*, сравнительно невысокой их частоте встречаемости на большинстве участков водохранилища и большом разрыве между средней и максимальной биомассой. Существенное превышение средней и максимальной биомассы *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище по сравнению со значениями, известными для водоемов в их естественном ареале, свидетельствует о высокой благоприятности условий обитания моллюсков в водоем-реципиенте. Показателем формирования в Новосибирском водохранилище оптимальных для живородки условий является также превышение отдельными особями максимальных размеров, характерных для вида [38].

Благодаря своим крупным раковинам, живородки на участках распространения существенно модифицируют среду обитания других беспозвоночных, что приводит к сокращению числа видов беспозвоночных, снижению индекса Шеннона, изменению структуры донных сообществ [39].

В настоящее время вселенец освоил около 70% (136 км) протяженности водохранилища, продвинувшись от первоначального места обнаружения на 38 км вверх и 88 км вниз по течению. Быстрое освоение обширной акватории может быть связано с активным движением рыболовецкого и туристического водного транспорта по водохранилищу. Несмотря на расселение моллюсков на большей части водохранилища, расположение участка до сих пор является наиболее значимым фактором их пространственного распределения: численность и биомасса живородки на среднем участке статистически значимо выше, чем на верхнем (критерий Краскела – Уоллиса  $H = 6,09$ ,  $p = 0,013$  для численности и  $H = 6,08$ ,  $p = 0,014$  для биомассы) и нижнем ( $H = 6,45$ ,  $p = 0,011$  и  $H = 6,50$ ,  $p = 0,010$  соответственно).

В Новосибирском водохранилище живородки успешно приспособились к значительным сезонным изменениям уровня воды, что, по-видимому, способствовало их успешному внедрению в донные биоценозы. Снижение

уровня воды в водохранилище обычно происходит зимой, что препятствует промерзанию донных отложений подо льдом и позволяет моллюскам пережить неблагоприятные условия, зарывшись во влажный заиленный грунт. Массовая гибель *V. viviparus* отмечается только на более плотных глинистых и песчаных грунтах [25]. Весной после оттаивания грунта и до наполнения водохранилища до НПУ живородки, в отличие от аборигенного бентоса, не гибнут от высыхания, а выходят на поверхность и по влажному грунту передвигаются к урезу воды. Во временно осушенной литоральной зоне живородки часто собираются на обводненных участках в понижениях дна, что увеличивает их шансы на выживание. Биомасса моллюсков в 2008 г. на таких участках достигала 42 390 г/м<sup>2</sup>.

Плотина Новосибирской ГЭС не стала препятствием для распространения моллюсков вниз по течению р. Обь. В 2014 г. отмечено образование массовых поселений живородки в Яренской протоке р. Оби в 27 км ниже плотины ГЭС, на участках расположения основных мест зимнего отстоя речного флота и маломерных судов. В 2015 г. живородки начали создавать сложности в эксплуатации двух тепловых электростанций, использующих воду из этой протоки, так как преодолевают сорозащитные и рыбозащитные сооружения и создают поселения в водопроводящей системе. Наиболее вероятным способом попадания моллюсков в протоку, как и в случае распространения по водохранилищу, является непреднамеренный перенос судами речного флота и маломерными судами рыбаков-любителей.

### Заключение

Проведенные исследования показали, что живородки *V. viviparus* сформировали устойчивую популяцию в Новосибирском водохранилище, за пределами своего основного ареала. За 15-летний период они заселили все зоны водохранилища за исключением верхней. Медленное освоение завершающего участка нижней зоны приплотинного плеса связано с большими глубинами и слабым развитием литорали. Низкая заселенность этого участка водохранилища, отсутствие рыболовных тоней и мест отстоя судов также ограничивают влияние антропогенных факторов на расселение моллюсков. Важным фактором быстрого распространения моллюсков по водохранилищу является активное использование рыболовного и туристического водного транспорта, к местам дислокации которого приурочены как первые находки, так и массовые скопления живородок. Анализ многолетних данных по пространственному распределению живородки в водохранилище, особенностям заселения различных участков позволяет предположить возможность дальнейшего распространения моллюсков в пойменных водоемах и протоках р. Обь. Отсутствие моллюсков на верхнем, наиболее проточном участке водохранилища делает маловероятным расселение *V. viviparus* на русловых участках р. Обь как вверх, так и вниз по течению.

### Литература

1. Rothlisberger J.D., Finnoff D.C., Cooke R.M., Lodge D.M. Ship-borne nonindigenous species diminish Great Lakes ecosystem services // *Ecosystems*. 2012. Vol. 15. PP. 462–476. doi: [10.1007/s10021-012-9522-6](https://doi.org/10.1007/s10021-012-9522-6)
2. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А.Ф. Алимova, Н.Г. Богущкой. М. : КМК, 2004. 436 с.
3. Stohlgren T.J., Schnase J.L. Risk analysis for biological hazards: what we need to know about invasive species // *Risk analysis*. 2006. Vol. 26, № 1. PP. 163–173.
4. Yanygina L.V. Pathways of macroinvertebrate invasions in the Ob River basin (West Siberia) // *Limnology*. 2017. Vol. 18. PP. 243–249. doi: [10.1007/s10201-016-0511-x](https://doi.org/10.1007/s10201-016-0511-x)
5. Анистратенко В.В., Дегтяренко Е.В., Анистратенко О.Ю., Прозорова Л.А. Современное распространение брюхоногих моллюсков семейства Viviparidae (Caenogastropoda) в континентальных водоемах Евразии // *Зоологический журнал*. 2014. Т. 93, № 2. С. 211–220.
6. McAlpine D.F., Lepitzki D.A.W., Schueler F.W., McAlpine F.J.T., Hebda A., Forsyth R.G., Nicolai A., Maunder J.E., Noseworthy R.G. Occurrence of the Chinese mystery snail, *Cipangopaludina chinensis* (Gray, 1834) (Mollusca: Viviparidae) in the Saint John River system, New Brunswick, with review of status in Atlantic Canada // *BioInvasions Rec.* 2016. Vol. 5. PP. 149–154. doi: [10.3391/bir.2016.5.3.05](https://doi.org/10.3391/bir.2016.5.3.05)
7. Matthews J., Collas F.P.L., de Hoop L., Van der Velde G., Leuven R.S.E.W. Risk assessment of the alien Chinese mystery snail (*Bellamyia chinensis*). Nijmegen: Radboud University, 2017. 73 p.
8. Van den Neucker T., Schildermans T., Scheers K.T. The invasive Chinese mystery snail *Bellamyia chinensis* (Gastropoda: Viviparidae) expands its European range to Belgium // *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 2017. Vol. 418 (8). PP. 1–3.
9. Ovando X.M.C., Cuezco M.G. Discovery of an established population of a non-native species of Viviparidae (Caenogastropoda) in Argentina // *Molluscan Research*. 2012. Vol. 32 (3). PP. 121–131.
10. Bury J.A., Sietman B.E., Karns B.N. Distribution of the non-native viviparid snails, *Bellamyia chinensis* and *Viviparus georgianus*, in Minnesota and the first record of *Bellamyia japonica* from Wisconsin // *Journal of Freshwater Ecology*. 2007. Vol. 22. PP. 697–703.
11. Soes M. *Viviparus acerosus* (Bourguignat, 1862) (Gastropoda: Viviparidae), a new exotic snail species for the Dutch fauna // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4 (2). PP. 373–375. doi: [10.3391/ai.2009.4.2.12](https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.2.12)
12. Сукцессии биоценозов Бухтарминского водохранилища / под ред. О.П. Баженовой. Омск : Издательство Омского государственного университета, 2009. 244 с.
13. Хлус Л.Н., Алергуш М.Г. Внутрипопуляционная изменчивость *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda: Vivipariformes) в предгорье Крыма // *Вестник ИГПИ им. П.П. Ершова*. 2014. № 4 (16). С. 105–110.
14. Бабушкин Е.С., Винарский М.В. Первая находка речной живородки *Viviparus viviparus* в реке Тура (Тюменская область) // *Фауна Урала и Сибири*. 2017. № 1. С. 19–24.
15. Jeżewski W. Occurrence of Digenea (Trematoda) in two *Viviparus* species from lakes, rivers and a dam reservoir // *Helminthologia*. 2004. Vol. 41. PP. 147–150.
16. Hubenov Z. Fauna and zoogeography of marine, freshwater and terrestrial Mollusks (Molluska) in Bulgaria // *Biogeography and ecology of Bulgaria*. Dordrecht: Springer, 2007. PP. 141–198.
17. Jakubik B. Food and feeding of *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda) in dam reservoir and river habitat // *Pol. J. Ecol.* 2009. Vol. 57, № 2. PP. 321–330.
18. Многолетняя динамика водно-экологического режима Новосибирского водохранилища / под ред. О.Ф. Васильева. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2014. 391 с.

19. Васильев О.Ф., Савкин В.М., Двуреченская С.Я., Тарасенко С.Я., Попов П.А., Хабидов А.Ш. Экологическое состояние Новосибирского водохранилища // Сибирский экологический журнал. 2000. № 2. С. 149–163.
20. Котовщиков А.В., Яныгина Л.В. Пространственное распределение содержания хлорофилла в Новосибирском водохранилище // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. 2018. № 3. С. 46–52.
21. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / под ред. В.А. Абакумова. СПб. : Гидрометеиздат, 1992. 320 с..
22. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / под ред. С.Я. Цалолыхина. СПб. : Наука, 2004. Т. 6. 528 с.
23. Татур В.В., Тихомиров А.А., Ляпунов В.М., Омаролинова О.Н. Исследование Усть-Каменогорского шлюза методом лазерного дальнометрирования // Безопасность в техносфере. 2012. № 3. С. 9–14.
24. Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В., Ефремов А.Н., Токарь О.Е., Евженко К.С. Элодея канадская *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae) на Западно-Сибирской равнине // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 3 (23). С. 46–55.
25. Vizer A.M. Zoobenthos of the drainage zone of Novosibirsk Reservoir // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, № 1. PP. 50–55. doi: 10.1134/S1995425511010085
26. Уваева Е.И., Стадниченко А.П. Седиментационная активность *Viviparus viviparus* (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) в водохранилище Видсичном // Гидробиологический журнал. 2016. Т. 52, № 3. С. 19–25.
27. Бедова П.В. Состояние популяции живородки речной *Viviparus viviparus* L. (Mollusca, Gastropoda) реки Малая Кокшага // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2010. Т. 3, № 3. С. 335–341.
28. Лешко Г.А. Экология лужанки речной (*Viviparus viviparus* L.) в Западной Двине // Весн. Вшебск. дзярж. ун-та. 2005. № 4. С. 134–139.
29. Jakubik V. Life strategies of Viviparidae (Gastropoda: Caenogastropoda: Architaenioglossa) in various aquatic habitats: *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) and *V. contectus* (Millet, 1813) // Folia Malacologica. 2012. Vol. 20. PP. 145–179. doi: 10.2478/v10125-012-0013-3
30. Мирошниченко А.З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. // Зоологический журнал. 1958. Т. 37, № 11. С. 1635–1644.
31. Левина О.В. Моллюски семейства Viviparidae водохранилищ Днепровского каскада // Гидробиологический журнал. 1992. Т. 28, № 1. С. 60–65.
32. Хмелева Н.Н., Голубев А.П., Левандовски К. Динамика популяций живородки *Viviparus viviparus* (Gastropoda, Prosobranchia) в водоемах зоны Чернобыльской АЭС (Беларусь) и Зегжиньском водохранилище (Польша) // Гидробиологический журнал. 1995. Т. 31, № 5. С. 11–21.
33. Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС. Киев : Институт гидробиологии НАН Украины, 2012. 274 с.
34. Михайлов Р.А. Эколого-фаунистический анализ пресноводных моллюсков Средней и Нижней Волги: дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2015. 188 с.
35. Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М. : Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
36. Ковалев О.В., Тютюнов Ю.В. Роль уединенных популяционных волн в обеспечении эффективности интродукции насекомых-фитофагов при подавлении заносных сорных растений // Энтомологическое обозрение. 2014. Т. 93, № 1. С. 16–29.
37. Яныгина Л.В. Особенности многолетней динамики зообентоса на зарегулированном участке р. Обь // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 427–440.
38. Кузменкин Д.В. Морфометрическая характеристика и некоторые особенности роста живородки обыкновенной *Viviparus viviparus* (L.) в условиях Новосибирского



- водохранилища // Алтайский зоологический журнал. 2014. № 8. С. 3–10.
39. Yanygina L.V. The role of *Viviparus viviparus* (L.) (Gastropoda, Viviparidae) in formation of macrozoobenthos communities in the Novosibirsk Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2012. Vol. 3, № 1. PP. 64–70.

Поступила в редакцию 22.11.2019 г.; повторно 10.02.2020 г.;  
принята 13.02.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

**Авторский коллектив:**

**Яныгина Любовь Васильевна** – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории гидробиологии, Институт водных и экологических проблем СО РАН (Россия, 656038, г. Барнаул, ул. Молодежная, 1).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6738-2769>

E-mail: [zoo@iwep.ru](mailto:zoo@iwep.ru)

**Визер Александр Михайлович** – канд. биол. наук, в.н.с. Новосибирского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Писарева, 1).

E-mail: [sibribniiproekt@mail.ru](mailto:sibribniiproekt@mail.ru)

**Для цитирования:** Яныгина Л.В., Визер А.М. Многолетняя динамика и современное распределение речной живородки (*Viviparus viviparus*) в Новосибирском водохранилище // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 149–165. doi: 10.17223/19988591/49/8

**For citation:** Yanygina LV, Vizer AM. Long-term dynamics and current distribution of the River snail (*Viviparus viviparus*) in the Novosibirsk reservoir. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:149-165. doi: 10.17223/19988591/49/8 In Russian, English Summary

**Liubov V. Yanygina<sup>1</sup>, Alexander M. Vizer<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russian Federation*

<sup>2</sup>*Novosibirsk Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Novosibirsk, Russian Federation*

**Long-term dynamics and current distribution of the River snail  
(*Viviparus viviparus*) in the Novosibirsk reservoir**

Reservoirs often account for alien species spread in river basins. Intensive use of reservoirs for fish farming, aquaculture, recreation and navigation contributes to mass introduction of invaders. The Novosibirsk reservoir is the only large plain reservoir on the Ob River. Since the early 1960s, a total of 11 alien hydrocole species, five of which are incidental invaders, have naturalized in the Novosibirsk reservoir in spite of a relative isolation of the Ob basin and the absence of operating inter-basin channels. The most widespread invader for bottom communities of the reservoir is the river snail *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda, Viviparidae), the European species inhabiting all over Europe (except for its north and south). Many species from the family Viviparidae actively spread beyond their natural habitat. An operculum keeps a mollusk viable without water for long; hatching of shell-covered mollusks contributes to their survival and high fertility ensures a rapid increase in the abundance in the reservoir-recipient. Thus, all these biological features provide a successful introduction of viviparids into aquatic ecosystems. The aim of this study was to analyze the spatial distribution of *V. viviparus* in the Novosibirsk reservoir at various stages of its invasion.

The Novosibirsk reservoir (54°84'N, 82°99'E) is a lowland reservoir with a seasonal regulation filled mainly during the periods of spring flood (May-June) and the autumn-winter release. The reservoir was constructed on the Ob River in 1957; its length is about 200 km, the water area at a normal affluent level (NAL) is 1070 km<sup>2</sup>, the average depth is 9 m and the maximum one is 25 m. Zoobenthos was studied in different seasons of 2002-2017 in three zones of the Novosibirsk reservoir, i.e. the upper (near Kamen-on-Ob, Ust-Aleus village), mid (near villages Spirino, Ordynskoye and Zavyalovo) and low (near villages Borovoye, Leninskoye and Beregovoye, the mouth of the Berd Bay and at the dam) parts. Bottom sediments from the mid zone of the reservoir were sampled using the Petersen and Ekman-Bergey dredgers (the capture area of 0.025 and 0.035 m<sup>2</sup>, respectively), whereas in bays and in shallow waters it was done by the dredger Gr-9 (the capture area of 0.007 m<sup>2</sup>). In the field, the bottom sediments were washed using 0.35 mm mesh sieves. Mollusks were collected and preserved in 70% ethanol. In the laboratory, we counted the number of mollusks in each sample and weighed them with an accuracy of 0.01 g. A total of 593 samples of zoobenthos was collected and analyzed. Mollusks taxonomic identification was carried out according to Key to Freshwater Invertebrates of Russia and Adjacent Lands (2004).

In the middle part of the Novosibirsk reservoir, we detected *V. viviparus* for the first time in 2002. Mollusks (65 ind./m<sup>2</sup>, biomass of 5 g/m<sup>2</sup>) were sampled from muddy soils nearby Ordynskoye village. In two years, they were found at sites located 35 km upstream (at Spirino village), and three years later – in 40 km downstream (Irmensky Pl'es) (See Fig. 1). The rate of mollusks spread made up approximately 15 km/year. Remarkably, the fishing fleet base was a zone of primary invasion and new findings of *V. viviparus*. The ways of *V. viviparus* invasion into the Novosibirsk reservoir are still unknown; it was highly likely made by chance under fish introduction from the reservoirs of the European part of Russia as well as due to shipping, aquarian activities and the use of foul fishing tackles. By 2010, the invaders had covered the entire channel part in the middle zone of the reservoir, and by 2013 they had been occasionally encountered throughout the low zone. The average (866.6±219.1 g/m<sup>2</sup>) and maximum (16000 g/m<sup>2</sup>) biomass of *V. viviparus* in the middle part of the Novosibirsk reservoir is higher than that typical of the native species habitat (See Fig. 2). The excessive maximum size of some individuals is evidence of favorable reservoir conditions. At present, *V. viviparus* has invaded approximately 70% (136 km) of the reservoir that is 38 km upstream and 88 km downstream from the site of its initial discovery. The species rapid spread on the vast water area can be associated with the overall use of water transport and foul fishing equipment. The dam of the Novosibirsk HPP did not become an obstacle for its mass colonization of the Yarenskaya tributary of the Ob River, i.e. 27 km below the dam, at sites of winter moorage of the river fleet and small vessels. In 2015, *V. viviparus* even began to impede proper operation of thermal power plants. The study suggests that *V. viviparus* have formed a stable, beyond its natural range, population in the Novosibirsk reservoir. Over a 15-year period, they have inhabited all zones of the reservoir, except for the upper one. First finds and current mass dwelling of these invaders occur in places of intensive use of tourist water transport and fishing activities responsible for rapid spread of mollusks in the reservoir. The analysis of the long-term data on spatial distribution of *V. viviparus* in the reservoir, including the peculiarities of their settlement in various areas is evidence of species probable distribution in the future in the floodplain reservoirs and tributaries of the Ob River. *V. viviparus* is unlikely to settle at the channel sites of the Ob River both upstream and downstream because of the mollusks absence in the upper, the most running, section of the reservoir.

*The paper contains 2 Figures and 39 References.*

**Key words:** alien species; mollusks; invasion; the Ob River basin.

**Funding:** The study was partially funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 18-04-01001).

*The Authors declare no conflict of interest.*

### References

1. Rothlisberger JD, Finnoff DC, Cooke RM, Lodge DM. Ship-borne nonindigenous species diminish Great Lakes ecosystem services. *Ecosystems*. 2012;15:462-476. doi: 10.1007/s10021-012-9522-6
2. *Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems*. Alimov AF and Boguczskaya NG, editors. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2004. 436 p. In Russian, English Summary
3. Stohlgren TJ, Schnase JL. Risk analysis for biological hazards: What we need to know about invasive species. *Risk Analysis*. 2006;26(1):163-173.
4. Yanygina LV. Pathways of macroinvertebrate invasions in the Ob River basin (West Siberia). *Limnology*. 2017;18:243-249. doi: 10.1007/s10201-016-0511-x
5. Anistratenko VV, Degtyarenko EV, Anistratenko OYu, Prozorova LA. The current distribution of gastropod mollusks of the family Viviparidae (Caenogastropoda) in continental water bodies of Eurasia. *Biology Bulletin*. 2014;41(9):742-751. doi: 10.1134/S1062359014090027
6. McAlpine DF, Lepitzki DAW, Schueler FW, McAlpine FJT, Hebda A, Forsyth RG, Nicolai A, Maunder JE, Noseworthy RG. Occurrence of the Chinese mystery snail, *Cipangopaludina chinensis* (Gray, 1834) (Mollusca: Viviparidae) in the Saint John River system, New Brunswick, with review of status in Atlantic Canada. *BioInvasions Rec*. 2016;5:149-154. doi: 10.3391/bir.2016.5.3.05
7. Matthews J, Collas FPL, de Hoop L, Van der Velde G, Leuven RSEW. Risk assessment of the alien Chinese mystery snail (*Bellamyia chinensis*). Nijmegen: Radboud University Publ.; 2017. 73 p.
8. Van den Neucker T, Schildermans T, Scheers KT. The invasive Chinese mystery snail *Bellamyia chinensis* (Gastropoda: Viviparidae) expands its European range to Belgium. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst*. 2017;418(8):1-3.
9. Ovando XMC, Cuezco MG. Discovery of an established population of a non-native species of Viviparidae (Caenogastropoda) in Argentina. *Molluscan Research*. 2012;32(3):121-131.
10. Bury JA, Sietman BE, Karns BN. Distribution of the non-native viviparid snails, *Bellamyia chinensis* and *Viviparus georgianus*, in Minnesota and the first record of *Bellamyia japonica* from Wisconsin. *J Freshwater Ecology*. 2007;22:697-703.
11. Soes M. *Viviparus acerosus* (Bourguignat, 1862) (Gastropoda: Viviparidae), a new exotic snail species for the Dutch fauna. *Aquatic Invasions*. 2009;4(2):373-375. doi: 10.3391/ai.2009.4.2.12
12. *Suksessii biotsenozov Bukhtarminskogo vodokhranilishcha* [Successions of biocenoses of the Bukhtarma reservoir]. Bazhenova OP, editor. Omsk: Omsk State University Publ.; 2009. 244 p. In Russian
13. Khlus LN, Alergush MG. Vnutripopolyatsionnaya izmenchivost' *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda: Vivipariformes) v predgor'ye Kryma [The changeability of *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda: Vivipariformes) within its population in the foothill of the Crimea]. *Vestnik Ishimskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Instituta im. P.P. Ershova*. 2014;4(16):105-110. In Russian
14. Babushkin ES, Vinarski MV. First finding of the freshwater mollusc *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) in the River Tura (the Tyumen region). *Fauna of the Urals and Siberia*. 2017;1:19-24. In Russian
15. Jezewski W. Occurrence of Digenea (Trematoda) in two *Viviparus* species from lakes, rivers and a dam reservoir. *Helminthologia*. 2004;41:147-150.

16. Hubenov Z. Fauna and zoogeography of marine, freshwater and terrestrial Mollusks (Molluska) in Bulgaria. In: *Biogeography and ecology of Bulgaria*. Fet F and Popov A, editors. Dordrecht: Springer; 2007. pp. 141-198.
17. Jakubik B. Food and feeding of *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda) in dam reservoir and river habitat. *Pol. J. Ecol.* 2009;57(2):321-330.
18. *Long-term dynamics of water and ecological regime of Novosibirsk Reservoir*. Vasil'ev OF, editor. Novosibirsk: Publishing House of SB RAS; 2014. 391 p. In Russian, English Summary
19. Vasilyev OF, Savkin VM, Dvurechenskaya SYa, Tarasenko SYa, Popov PA, Khabidov ASH. Ecological States of the Novosibirsk Reservoir. *Siberian Journal of Ecology*. 2000;2:149-163. In Russian, English Summary
20. Kotovshchikov AV, Yanygina LV. Spatial heterogeneity of chlorophyll a content in Novosibirsk reservoir. *Bulletin AB RGS*. 2018;3:46-52. 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. 320 p. In Russian
22. *Key to Freshwater Invertebrates of Russia and Adjacent Lands*. Vol. 6. Tsalolikhin SJ, editors. St. Petersburg: Nauka Publ.; 2004. 528 p. In Russian
23. Tatur VV, Tikhomirov AA, Lyapunov VM, Omarolinova ON. Study of Ust-Kamenogorsk lock with laser range finding method. *Safety in Technosphere*. 2012;3:9-14. In Russian
24. Sviridenko BF, Sviridenko TV, Efremov AN, Tokar OE, Evzhenko KS. Canadian pondweed *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae) in the West Siberian Plain. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;3(23):46-55. In Russian, English Summary
25. Vizer AM. Zoobenthos of the drainage zone of Novosibirsk Reservoir. *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;4(1):50-55. doi: [10.1134/S1995425511010085](https://doi.org/10.1134/S1995425511010085)
26. Uvayeva OI, Stadnichenko AP. Sedimentation activity of *Viviparus viviparus* (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) in the Vidsichne Reservoir. *Gidrobiologichnyi Zhurnal= Hydrobiological J.* 2016;52(3):19-25. In Ukraine, English Summary
27. Bedova PV. Biology characteristics of the population of river snail *Viviparus viviparus* L. (Mollusca, Gastropoda) of the Small Kokshaga River. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2010;3(3):335-341. In Russian
28. Leshko GA. Ekologiya luzhanki rechnoy (*Viviparus viviparus* L.) v Zapadnoy Dvine [Ecology of the river snail (*Viviparus viviparus* L.) in the Western Dvina]. *Vesn. Vshchebsk. dzyarzh. universiteta*. 2005;4:134-139. In Russian
29. Jakubik B. Life strategies of Viviparidae (Gastropoda: Caenogastropoda: Architaenioglossa) in various aquatic habitats: *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) and *V. contectus* (Millet, 1813). *Folia Malacologica*. 2012;20:145-179. doi: [10.2478/v10125-012-0013-3](https://doi.org/10.2478/v10125-012-0013-3)
30. Miroshnichenko AZ. Plodovitost' presnovodnogo mollyuska *Viviparus viviparus* L. [Fecundity of the freshwater mollusk *Viviparus viviparus* L.]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1958;37(11):1635-1644. In Russian
31. Levina OV. Mollyuski semeystva Viviparidae vodokhranilishch Dneprovskogo kaskada [Mollusks of the family Viviparidae of the Dnieper cascade reservoirs]. *Gidrobiologichnyi Zhurnal= Hydrobiological J.* 1992;28(1):60-65. In Russian
32. Khmeleva NN, Golubev AP, Levandovski K. Dinamika populyatsiy zhivorodki *Viviparus viviparus* (Gastropoda, Prosobranchia) v vodoyemakh zony Chernobyl'skoy AES (Belarus') i Zegzhin'skom vodokhranilishche (Pol'sha) [Dynamics of *Viviparus viviparus* (Gastropoda, Prosobranchia) populations in reservoirs of the Chernobyl nuclear power plant zone (Belarus) and the Zegrze reservoir (Poland)]. *Gidrobiologichnyi Zhurnal= Hydrobiological J.* 1995;31(5):11-21. In Russian

33. Protasov AA, Sylaieva AA. Marginal groups of hydrobionts in the techno-ecosystems of thermal and nuclear power plants. Kyiv: Institute of Hydrobiology of NAS of Ukraine; 2012. 274 p. In Russian
34. Mikhaylov RA. *Ekologo-faunisticheskiy analiz presnovodnykh mollyuskov Sredney i Nizhney Volgi* [Ecological and faunal analysis of freshwater mollusks of the Middle and Lower Volga. CandSci. Dissertation, Ecology]. Togliatti: Institute of the Ecology of the Volga River Basin; 2015. 188 p. In Russian
35. Karpevich AF. *Teoriya i praktika akklimatizatsii vodnykh organizmov* [Theory and practice of acclimatization of aquatic organisms]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost' Publ.; 1975. 432 p. In Russian
36. Kovalev OV, Tyutyunov YuV. The role of solitary population waves in attainment of efficiency of the introduction of phytophagous insects in suppression of adventive weeds. *Entomological Review*. 2014;93:16-29. In Russian, English Summary
37. Yanygina LV. Features of zoobenthos long-term dynamics in regulated area of Ob River. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2016;9(4):427-440. In Russian, English Summary
38. Kuzmenkin DV. Morfometricheskaya kharakteristika i nekotoryye osobennosti rosta zhivorodki obyknovennoy *Viviparus viviparus* (L.) v usloviyakh Novosibirskogo vodokhranilishcha [Morphometric characteristics and some features of growth of river snail *Viviparus viviparus* (L.) in the conditions of the Novosibirsk reservoir]. *Altai Zoological Journal*. 2014;8:3-10. In Russian
39. Yanygina LV. The role of *Viviparus viviparus* (L.) (Gastropoda, Viviparidae) in formation of macrozoobenthos communities in the Novosibirsk Reservoir. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2012;3(1):64-70.

Received 22 November 2019; Revised 10 February 2020;  
Accepted 13 February 2020; Published 27 March 2020.

**Author info:**

**Yanygina Liubov V**, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Hydrobiology, Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Molodezhnaya Str., Barnaul 656038, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6738-2769>

E-mail: [zoo@iwep.ru](mailto:zoo@iwep.ru)

**Vizer Alexander M**, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Novosibirsk Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 1 Pisareva Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: [sibribniiproekt@mail.ru](mailto:sibribniiproekt@mail.ru)

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.95 (502.05)  
doi: 10.17223/19988591/49/9

**А.И. Пяк, Е.А. Пяк, С.Е. Карачурина, А.С. Ревушкин**

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

### **Флористические находки в охранной зоне кластера «Цугээр-Элс» заповедника «Убсунурская котловина» (Республика Тыва)**

*Представлены результаты исследований флоры основного участка и охранной зоны кластера «Цугээр-Элс» государственного природного биосферного заповедника «Убсунурская котловина». Сообщается о находке новых 18 видов сосудистых растений для рассматриваемой территории. Из них четыре вида являются новыми также для Южного опустыненно-степного природного района Тувы в целом: *Alyssum turkestanicum* var. *desertorum* (Stapf) Botsch., *Carex vesicaria* L., *Isatis costata* C.A. Mey., *Silene borysthena* (Gruner) Walters., а один вид, *Androsace lehmanniana* Spreng., для Убсунурского опустыненно-степного подрайона. Остальные 13 видов дополняют видовой состав флоры кластера «Цугээр-Элс»: *Anemone sylvestris* L., *Angelica tenuifolia* (Pall. ex Spreng.) Pimenov, *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult., *Equisetum arvense* L., *Equisetum palustre* L., *Gentiana riparia* Kar. & Kir., *Poa argunensis* Roshev., *Polygala hybrida* DC., *Potentilla pensylvanica* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., *Thesium repens* Ledeb., *Trifolium lupinaster* L. Также отмечено, что *Tephrosia palustris* ошибочно пропущен в конспекте флоры заповедника для кластера «Цугээр-Элс».*

**Ключевые слова:** *сосудистые растения; новые местонахождения; пески Эдер-Элезин; озеро Торе-Холь; долина р. Тес-Хем; Южная Сибирь.*

### **Введение**

Государственный природный заповедник «Убсунурская котловина» создан в 1993 г. с целью сохранения биоразнообразия и уникальных ландшафтов бессточных районов Центральной Азии. В 1997 г. заповеднику присвоен статус биосферного. Изначально заповедник состоял из пяти участков (кластеров), которые отражали наиболее интересные особенности котловины озера Убсу-Нур в пределах Республики Тыва и обособленного высокогорного массива Монгун-Тайга. В 2000 г. принято решение о значительном расширении территории заповедника и присоединении еще четырех кластеров.

При этом два из них выделены также в пределах озерной котловины, а два крупнейших по площади кластера – за ее границами в бассейне Верхнего Енисея. Уникальность территории заповедника обусловлена еще и тем, что она является частью Алтае-Саянского экорегиона, включенного в список «Global 200», избранный экспертами Всемирного фонда дикой природы (WWF) как наиболее важный для сохранения глобального биоразнообразия [1].

Первоочередной задачей для решения вопросов охраны и сохранения разнообразия растительного мира, несомненно, является инвентаризация флоры. Первые сведения о флоре песчаного массива Цугээр-Элс опубликованы в 1997 г. [2]. В период с 2001 по 2003 г. проведено первое обобщение видового состава сосудистых растений заповедника «Убсунурская котловина» [3], в котором учтены как результаты собственных полевых исследований авторов, так и итоги критической обработки гербарных коллекций, хранящихся в Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения Российской академии наук (г. Новосибирск) и Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук (г. Санкт-Петербург), а также опубликованные данные [4–5]. Последовавшие затем работы по подготовке к переизданию «Определителя растений Республики Тыва» [6] способствовали получению новых материалов, которые в сочетании с изучением отдельных участков заповедника позволили значительно дополнить конспект и уточнить распространение видов по кластерам [7]. В результате для флоры Убсунурского заповедника установлено 1 263 вида, относящихся к 391 роду и 89 семействам. Несмотря на существенное расширение списка, следует отметить, что флора заповедника, впрочем, как и территория Тувы в целом, все еще изучена недостаточно и неравномерно. Подтверждением тому являются многочисленные находки, обнаруженные в ходе последних флористических исследований [8–10], что определяет актуальность продолжения работ по инвентаризации флоры заповедника. Особого внимания, на наш взгляд, требуют охранные зоны заповедника, поскольку на них действует особый правовой статус и, по сути, они являются неотъемлемой частью заповедных территорий, без которых трудно представить выполнение ими своей основной функции.

### Материалы и методики исследования

В июне 2019 г. по согласованию с администрацией заповедника нами выполнено исследование основного участка и охранной зоны кластера «Цугээр-Элс». Кластерный участок «Цугээр-Элс» представлен эоловыми песчаными дюнами. Расположен в северо-восточной части Убсунурской котловины по левобережью р. Тес-Хем и представляет собой почти изолированное ответвление от крупного песчаного массива Алтан-Элс, который почти полностью находится на трансграничной территории Монголии. Охранная зона кластера включает крупное пресноводное озеро Торе-Холь,

пески Эдер-Элезин с участками ковыльной и опустыненной карагановой песчаной степи, небольшие массивы скалистых останцовых гор и прилегающий левый берег долины р. Тес-Хем с разнообразной луговой растительностью и пойменными тополево-березово-ивовыми лесами с участием лиственницы. Изучение выполнено традиционным маршрутным методом. В ходе исследований составлялись флористические списки, проводились визуальные наблюдения экотопологической и фитоценотической приуроченности, отмечалось развитие и обилие видов в разных условиях, в интересных случаях осуществлялся выборочный сбор гербарного материала. В результате было собрано 92 листа гербария. Маршрутами охвачены барханные пески основного участка кластера, береговые зоны озера Торе-Холь, растительные комплексы сырых западин, останцовые скалы и прилегающие каменистые участки, фрагменты пересыхающих старичных водоемов с галофитной растительностью, участки, нарушенные в результате хозяйственной деятельности (дороги, пастушья стоянка, рекреационные зоны на берегу озера), при этом отдельное внимание уделено наиболее труднодоступным пойменным участкам р. Тэс-Хем. В качестве основного источника информации по составу флоры кластера Цугээр-Элс заповедника принята работа Д.Н. Шауло [7] с уточнениями, приведенными в более поздних публикациях разных авторов [9, 11].

### Результаты исследования и обсуждение

В результате обработки полевых материалов выявлены новинки, которые распределены нами в три группы: 1 – виды, новые для Южного опустыненно-степного природного района Тувы в целом; 2 – виды, новые для Убсунурского опустыненно-степного подрайона Южного опустыненно-степного природного района; 3 – виды, новые для охранной зоны кластера «Цугээр-Элс». Необходимо отметить, что *Tephrosia palustris* (L.) Rchb. пропущен в списке заповедника для кластера «Цугээр-Элс», хотя в «Определителе растений Республики Тывы» [6] указан для озера Торе-Холь. Таксоны в группах расположены в порядке латинского алфавита и сопровождаются сведениями из гербарной этикетки. Авторами всех сборов являются А.И. Пяк, Е.А. Пяк, С.Е. Карачурина. Цитируемые образцы переданы на хранение в Гербарий им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (ТК).

#### **Новые виды для Южного опустыненно-степного природного района Тувы**

*Alyssum turkestanicum* var. *desertorum* (Stapf) Botsch.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранная зона кластера “Цугээр-Элс”, пески Эдер-Элезин, восточный берег оз. Торе-Холь, бугристо-грядовые закрепленные пески, карагановая песчаная степь. 1 150 м над ур. м. 50°04'40" с. ш. 95°08'40" в. д. 05.VI.2019».

*Carex vesicaria* L.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранная зона кластера “Цугээр-Элс”, пески



Эдер-Элезин, мелководное небольшое озеро на восточном берегу оз. Торе-Холь, болотистый солонцеватый луг. 1 153 м над ур. м. 50°03'50" с. ш. 95°07'57" в. д. 05.VI.2019».

*Isatis costata* С.А. Меу.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, пески Эдер-Элезин, восточный берег оз. Торе-Холь, бугристо-грядовые закрепленные пески. 1 150 м над ур. м. 50°04'32" с. ш. 95°08'28" в. д. 05.VI.2019».

*Silene borysthena* (Gruner) Walters: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, пески Эдер-Элезин, восточный берег оз. Торе-Холь, бугристо-грядовые закрепленные пески. 1 150 м над ур. м. 50°04'32" с. ш. 95°08'28" в. д. 05.VI.2019».

**Новый вид для Убсунурского опустыненно-степного подрайона Южного опустыненно-степного природного района Тувы**

*Androsace lehmanniana* Spreng.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 103 м над ур. м. 50°09'06" с. ш. 95°13'05" в. д. 07.VI.2019».

**Новые виды для охранный зоны кластера “Цугээр-Элс”**

*Anemone sylvestris* L.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 102 м над ур. м. 50°09'07" с. ш. 95°13'13" в. д. 07.VI.2019».

*Angelica tenuifolia* (Pall. ex Spreng.) Pimenov: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 103 м над ур. м. 50°09'06" с. ш. 95°13'05" в. д. 07.VI.2019».

*Eleocharis uniglumis* (Link) Schult.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, пески Эдер-Элезин, мелководное небольшое озеро на восточном берегу оз. Торе-Холь, болотистый солонцеватый луг. 1 153 м над ур. м. 50°03'50" с. ш. 95°07'57" в. д. 06.VI.2019».

*Equisetum arvense* L.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 102 м над ур. м. 50°09'06" с. ш. 95°13'14" в. д. 07.VI.2019».

*Equisetum palustre* L.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 102 м над ур. м. 50°09'06" с. ш. 95°13'14" в. д. 07.VI.2019».

*Gentiana riparia* Kar. & Kir.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”,

пойма р. Тес-Хем, болотистый солонцеватый луг по берегам пересыхающей старицы. 1 099 м над ур. м. 50°10'59" с. ш. 95°11'18" в. д. 07.VI.2019».

*Poa argunensis* Roshev.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, пески Эдер-Элезин, восточный берег оз. Торе-Холь, бугристо-грядовые закрепленные пески, карагановая песчаная степь. 1 166 м над ур. м. 50°04'36" с. ш. 95°09'00" в. д. 06.VI.2019».

*Polygala hybrida* DC.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 105 м над ур. м. 50°09'04" с. ш. 95°13'01" в. д. 07.VI.2019».

*Potentilla pensylvanica* L.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 102 м над ур. м. 50°09'07" с. ш. 95°13'13" в. д. 07.VI.2019».

*Pyrola rotundifolia* L.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 105 м над ур. м. 50°09'04" с. ш. 95°13'01" в. д. 07.VI.2019».

*Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 102 м над ур. м. 50°09'07" с. ш. 95°13'13" в. д. 07.VI.2019».

*Thesium repens* Ledeb.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 105 м над ур. м. 50°09'04" с. ш. 95°13'01" в. д. 07.VI.2019».

*Trifolium lupinaster* L.: «Республика Тыва, Эрзинский кожуун, заповедник “Убсунурская котловина”, охранный зона кластера “Цугээр-Элс”, долина р. Тес-Хем, пойменные тополево-березово-ивовые леса с участием лиственницы. 1 102 м над ур. м. 50°09'07" с. ш. 95°13'13" в. д. 07.VI.2019».

Все отмеченные виды собраны в пределах охранной зоны кластера «Цугээр-Элс». Большая часть их приурочена к труднодоступным лугово-лесным пойменным местообитаниям в долине р. Тес-Хем. Неожиданным оказалось обнаружение ряда видов в наиболее посещаемой (в том числе и ботаниками) береговой части оз. Торе-Холь. Учитывая биоэкологические особенности таких видов, как *Alyssum turkestanicum* var. *desertorum*, *Isatis costata*, *Silene borysthena*, можно предположить, что они являются результатом новейших заносов, связанных с усилением рекреационной нагрузки в последнее время.

### Заключение

В результате исследований в пределах основного участка и охранной зоны кластера «Цугэр-Элс» выявлено 18 новых видов, из которых 4 являются также новыми для Южного опустыненно-степного природного района Тувы в целом, а один – для Убсунурского опустыненно-степного подрайона. Особо отмечено, что *Tephroseris palustris* пропущен в списке заповедника для рассматриваемого кластера, хотя в «Определителе растений Республики Тывы» (2007) отдельно указывается именно для оз. Торе-Холь в качестве редкого вида. Сделано предположение, что некоторые новинки связаны с современным заносом и указывают на усиление рекреационной нагрузки на береговую зону оз. Торе-Холь.

### Литература

1. Olson D.M., Dinerstein E. The Global 200: priority ecoregions for global conservation // Ann. Missouri Bot. Gard. 2002. Vol. 89. PP. 199–224.
2. Ханминчун В.М., Седельникова Н.В., Петрова Н.В. Флора Цугер-Элисс Убсунурской котловины. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 1997. 63 с.
3. Шауло Д.Н., Додук А.Д. Сосудистые растения государственного природного биосферного заповедника «Убсунурская котловина» (Республика Тыва). Кызыл : ТувИКОПР СО РАН, 2004. 84 с.
4. Шауло Д.Н., Молокова Н.И., Додук А.Д. Флористические находки в Республике Тыва // Turczaninowia. 2001. Т. 4, № 4. С. 68–72.
5. Шауло Д.Н., Артемов И.А., Додук А.Д., Молокова Н.И. Флористические находки в Республике Тыва // Turczaninowia. 2002. Т. 5, № 2. С. 42–48.
6. Определитель растений Республики Тывы / под ред. Д.Н. Шауло. Новосибирск : Изд-во Сиб. отд-ния РАН, 2007. 706 с.
7. Шауло Д.Н. Сосудистые растения государственного природного биосферного заповедника «Убсунурская котловина» // Природа заповедника «Убсунурская котловина». Красноярск : Дарма-печать, 2009. Вып. 1. С. 56–95.
8. Артемов И.А. Конспект флоры горного массива Монгун-Тайга (Юго-Западная Тува) // Растительный мир Азиатской России. 2014. Т. 7, № 2. С. 41–55.
9. Иванова М.О., Волкова П.А., Копылов-Гуськов Ю.О., Бобров А.А. Флористические находки в южных природных районах Республики Тывы и в охранной зоне заповедника «Убсунурская котловина» // Turczaninowia. 2017. Т. 20, № 4. С. 15–25. doi: 10.14258/turczaninowia.20.4.2.
10. Самдан А.М. Дополнение к флоре сосудистых растений кластера «Арысканныг» заповедника «Убсунурская котловина» (Республика Тыва) // Acta Biologica Sibirica. Т. 5, № 2. С. 134–137. doi: 10.14258/abs.v5.i2.6196.
11. Артемов И.А., Шауло Д.Н. Пески Цугэр-Элс // Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона: опыт выделения / И.А. Артемов, А.Ю. Королук, Н.Н. Лацинский и др.; под общ. ред. И.Э. Смелянского, Г.А. Пронькиной. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2009. С. 225–226.

Поступила в редакцию 12.12.2019 г.; повторно 11.02.2020 г.;  
принята 13.02.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

**Авторский коллектив:**

**Пяк Андрей Ильич** – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-6055-7973>

E-mail: [a\\_pyak@rambler.ru](mailto:a_pyak@rambler.ru)

**Пяк Elizaveta Андреевна** – аспирант кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8694-7278>

E-mail: [epyak.tom@gmail.com](mailto:epyak.tom@gmail.com)

**Карачурина Светлана Евгеньевна** – магистрант кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: [sveta-95.ru@mail.ru](mailto:sveta-95.ru@mail.ru)

**Ревушкин Александр Сергеевич** – д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: [ppu@mail.tsu.ru](mailto:ppu@mail.tsu.ru)

**Для цитирования:** Пяк А.И., Пяк Е.А., Карачурина С.Е., Ревушкин А.С. Флористические находки в охранной зоне кластера «Цугээр-Элс» заповедника «Убсунурская котловина» (Республика Тыва) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 164–174. doi: 10.17223/19988591/49/9

**For citation:** Pyak AI, Pyak EA, Karachurina SE, Revushkin AS. Floristic findings from the protected area of the Tsugeer-Els cluster of the Ubsunur Basin Biosphere Reserve (Tyva Republic). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:166-174. doi: 10.17223/19988591/49/9 In Russian, English Summary

**Andrei I. Pyak, Elizaveta A. Pyak, Svetlana E. Karachurina, Aleksandr S. Revushkin**

*Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

### **Floristic findings from the protected area of the Tsugeer-Els cluster of the Ubsunur Basin Biosphere Reserve (Tyva Republic)**

Being centers for environmental protection, as well as research and environmental education, biosphere reserves play an important role in the global biodiversity conservation. The first mandatory stage of the reserve's work is an all-taxa biodiversity inventory. The last list of the vascular plants of the Ubsunur Basin Biosphere Reserve compiled in 2009 includes 1263 species, but it should be noted that the reserve's territory has been insufficiently studied. This is confirmed by the results of special floristic studies of two (Mongun Taiga and Ayskannyng) of nine reserve clusters, which revealed some new species for the reserve's territory and allowed to precise the distribution of plants within individual sites. The aim of this research was a vascular flora inventory of the Tsugeer-Els cluster.

Tsugeer-Els sands are located in the northeastern part of the Ubsunur Basin on the left bank of the Tes-Khem River between 49°57'-50°11'N and 95°07'-95°28'E. They are an almost isolated branch of the large Altan-Els sand massif, which is located on the adjacent territory of Mongolia. The protected area of the cluster includes the freshwater Tore-Khol Lake, the sands of Eder-Elezin, rocky outcrops and the left bank of the Tes-Khem River Valley. Fieldwork was carried out in June 2019. The routes covered the sand dunes in the principal part of the cluster, the coastal zones of Tore-Khol Lake, vegetative complexes of moist depressions, rocky outcrops, drying floodplain lakes with halophytic vegetation, areas with anthropogenic disturbance (roads, pastures, lake

recreational areas), and the Tes-Khem River floodplain. During the routes, we compiled floristic lists, carried out visual observations of ecotopological and phytocenotic features of the species, noted species abundance, and sampled herbarium specimens in some cases. All herbarium specimens cited in this article were deposited in the P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University (TK).

18 species of vascular plants were added to flora of the Tsugeer-Els cluster of the Ubsunur Basin Reserve. Of these, 4 species are also new for the Erzinsky natural area of Tuva: *Alyssum turkestanicum* var. *desertorum* (Stapf) Botsch., *Carex vesicaria* L., *Isatis costata* C.A. Mey., *Silene borysthena* (Gruner) Walters. *Androsace lehmanniana* Spreng. is also new for the Ubsunur desert steppe subregion. 13 species were added to the species list of the Tsugeer-Els cluster: *Anemone sylvestris* L., *Angelica tenuifolia* (Pall. ex Spreng.) Pimenov, *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult., *Equisetum arvense* L., *Equisetum palustre* L., *Gentiana riparia* Kar. & Kir., *Poa argunensis* Roshev., *Polygala hybrida* DC., *Potentilla pensylvanica* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., *Thesium repens* Ledeb., *Trifolium lupinaster* L. We also noted that *Tephrosia palustris* was mistakenly omitted in the reserve flora species list for the Tsugeer-Els cluster. Most of the new species were found in hard-to-reach floodplain habitats in the Tes-Khem River Valley. The finding of *Alyssum turkestanicum* var. *desertorum*, *Isatis costata*, *Silene borysthena* in the coastal zone of Tore-Khol Lake, in our opinion, is the result of the increase in the recreational load recently.

*The paper contains 11 References.*

**Key words:** vascular plants; new localities; Sands of Eder-Elezin; Tore-Khol Lake; Tes Hem River Valley; South Siberia.

**Funding:** The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 19-34-90009).

*The Authors declare no conflict of interest.*

## References

1. Olson DM, Dinerstein E. The Global 200: Ppriority ecoregions for global conservation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2002;89:199-224.
2. Khanminchun VM, Sedel'nikova NV, Petrova NV. Flora Tsuger-Eliss Ubsunurskoy kotloviny. [Flora Tsuger-Eliss flora of Uvs Nuur Basin]. Barnaul: Altai State University Publ.; 1997. 63 p. In Russian
3. Shaulo DN, Doduk AD. Sosudistye rasteniya gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika "Ubsunurskaya kotlovina" (Respublika Tyva) [Vascular plants of state Ubsunur Hollow Biosphere Reserve (Tuva Republic)]. Kyzyl: Tuva Institute for Exploration of Natural Resources of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2004. 84 p. In Russian
4. Shaulo DN, Molokova NI, Doduk AD. Floristic findics in Republik Tyva. *Turczaninowia.* 2001;4(4):68-72. In Russian
5. Shaulo DN, Artemov IA, Doduk AD, Molokova NI. The floristic findings in the Tyva Republic. *Turczaninowia.* 2002;5(2):42-48. In Russian
6. *Opredelitel' rasteniy respubliki Tyvy* [Key for plants of Tyva Republic]. Shaulo DN, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2007. 706 p. In Russian
7. Shaulo DN. Sosudistye rasteniya gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika "Ubsunurskaya kotlovina" [Vascular plants of state Ubsunur Hollow Biosphere Reserve]. In: *Priroda zapovednika "Ubsunurskaya kotlovina"* [Nature of Ubsunur Hollow Biosphere Reserve]. Kanzai VI and Shishikin AS, editors. Krasnoyarsk: Darma-pechat' Publ.; 2009;1:56-95. In Russian

8. Artemov IA. Synopsis of the flora of Mongun-Taiga mountain massif (Southwest Tuva). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii*. 2014;7(2):41-55. In Russian
9. Ivanova MO, Volkova PA, Kopylov-Gus'kov YuO, Bobrov AA. Floristic findings in southern nature regions of Tuva Republic and in conservation zone of Ubsunur Hollow Biosphere Reserve. *Turczaninowia*. 2017;20(4):15-25. doi: [10.14258/turczaninowia.20.4.2](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.2) In Russian
10. Samdan AM. Addition to the flora of vascular plants of the cluster "Aryskannyg", Nature Reserve "Uvs Nuur Basin" (Tyva Republic). *Acta Biologica Sibirica*. 2019;5(2):134-137. doi: [10.14258/abs.v5.i2.6196](https://doi.org/10.14258/abs.v5.i2.6196) In Russian
11. Artemov IA, Shaulo DN. IPA Tsuger-Els Sands. In: *Important Plant Areas of Altai-Sayan Ecoregion: Attempt of identification*. Smelansky IE and Pronkina GA, editors. Novosibirsk: "Geo" Publ.; 2009. pp. 225-226. In Russian

*Received 12 December 2019; Revised 11 February 2020;  
Accepted 13 February 2020; Published 27 March 2020.*

**Author info:**

**Pyak Andrei I**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0002-6055-7973>

E-mail: [a\\_pyak@rambler.ru](mailto:a_pyak@rambler.ru)

**Pyak Elizaveta A**, PhD Student, Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-8694-7278>

E-mail: [epyak.tom@gmail.com](mailto:epyak.tom@gmail.com)

**Karachurina Svetlana E**, Master's Student, Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [sveta-95.ru@mail.ru](mailto:sveta-95.ru@mail.ru)

**Revushkin Aleksandr S**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: [ppu@mail.tsu.ru](mailto:ppu@mail.tsu.ru)

УДК 581.95

doi: 10.17223/19988591/49/10

Н.В. Щёголева<sup>1</sup>, О.Т. Тургинов<sup>2</sup>, А.М. Жабборов<sup>2</sup>, У.Х. Кодиров<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Национальный исследовательский Томский государственный университет,  
г. Томск, Россия

<sup>2</sup>Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан, г. Ташкент, Узбекистан

## Эколого-географические особенности эндема западного Памиро-Алая *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.

Исследование выполнено в рамках проекта «Систематика двудольных растений природной флоры Узбекистана» (ФЗМВ-2016-0914113123).

Представлены новые сведения об эндеме западного Памиро-Алая *Ranunculus botschantzevii* Ovcz. В результате ревизии гербарных материалов и полевых исследований выявлены новые местонахождения этого вида, уточнены данные о распространении. Сравниваются особенности экологической приуроченности и некоторые морфологические и эко-биоморфологические характеристики растений из разных частей ареала. С учетом видения современной систематики впервые приводится таксономическое положение *R. botschantzevii*, а также перечень сборов из всех известных местонахождений вида, хранящихся в Гербариях Института ботаники Академии наук Республики Узбекистан (TASH), Института ботаники, физиологии и генетики растений Академии наук Республики Таджикистан (TAD) и Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW).

**Ключевые слова:** *Ranunculaceae*; географическое распространение; эндемизм; редкий вид; флора; Узбекистан; Таджикистан; Средняя Азия.

### Введение

Внутриродовая дифференциация рода *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae* Juss.) и формирование его аборигенных видов во флоре Средней Азии напрямую связаны с продолжительной и сложной историей развития горных систем Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Эти крупнейшие центры разнообразия растений до настоящего времени сохраняют множество «белых пятен». Здесь в разнообразных и зачастую экстремальных условиях высокогорий широтно-долготная и высотная пространственная изоляция служит важнейшим фактором эволюции видов, а ареал становится явлением трехмерным [1–2].

Видовой состав рода *Ranunculus* Тянь-Шаня более чем наполовину отличается от состава видов Памиро-Алая, что определяет необходимость глубокого анализа биогеографических и флористических данных с привлечением широких возможностей моделирования и генетических сведений [3–5].

Высоким таксономическим разнообразием и наличием многочисленных эндемиков отличается горная флора западного Памиро-Алая [6–14]. Особое значение здесь приобретают флоро- и филогенетический аспекты исследований, напрямую связанные с решением вопросов систематики и ботанической географии.

*Ranunculus botschantzevii* Ovcz. – редкий, эндемичный вид, известный из нескольких местонахождений в западной части Памиро-Алая на отрогах Гиссарского (Узбекистан) и Зеравшанского (Таджикистан) хребтов. Цель исследования заключалась в прогнозировании, поиске и выявлении новых местонахождений этого вида на основе анализа имеющихся немногочисленных данных.

### Материалы и методики исследования

Материалами исследования послужили результаты ревизии гербарных сборов рода *Ranunculus* L. по Средней Азии (TASH, TAD, LE, KG, AA, MW, LE, TK), а также результаты, полученные в процессе полевых и камеральных работ авторов на территории Узбекистана, Таджикистана и Киргизии в 2017–2019 гг.

В качестве основных методов исследования применены классические – сравнительно-морфологический и эколого-географический. Полевые работы осуществлены маршрутным методом и проводились на хребте Байсунтау (Узбекистан) во второй половине мая 2012 и 2019 гг. в окр. горы Ходжа-Гургур-ата, в окр. киш. Гуматаг, а также в бассейне р. Мачай-Дарья, в окр. киш. Юкары-Мачай, на высоте 2 300–2 700 м над ур. м. На Зеравшанском хребте (Таджикистан) работы проведены в июне 2019 г. в районе оз. Искандеркуль и южнее по р. Канчоч, на высоте 2 500–3 050 м над ур. м. На следующем этапе проведено уточнение географических координат ранее известных местонахождений *R. botschantzevii*, внесение всех данных в базу для точечного картирования. Для построения карты распространения исследуемого вида координаты местонахождений были импортированы в географическую информационную систему ESRI ArcGIS ArcView v.10.0 [15].

### Результаты исследования и обсуждение

До 70-х гг. прошлого столетия *R. botschantzevii* (рис. 1) был известен только с узбекских гор Бешнау (бассейн р. Кашка-Дарья), откуда и описан [16–17]. В дальнейшем в процессе сбора и обработки материалов для «Флоры Таджикистана» [18] была найдена вторая точка в распространении этого вида в урочище Валанги-Дароз (р. Могиан). Выявлению новых местонахождений способствовал прогноз на основе анализа эколого-географических особенностей *R. botschantzevii* (рис. 2). Наблюдения, проведенные нами в обнаруженных местообитаниях, позволили установить ряд особенностей



исследуемого вида, ранее не описанных. Эколого-фитоценотическая приуроченность, а также некоторые морфологические параметры (особенности признаков прикорневых листьев, степень ветвления стеблей, высота растения и др.) в разных частях ареала *R. botschantzevii* варьируются.



**Рис. 1.** Внешний вид *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.

*A, B* – Гиссарский хребет (фото Н. Щёголевой, 31.05.2019);  
*C, D* – Зеравшанский хребет (фото Н. Щёголевой, 10.06.2019)

[Fig. 1. Appearance of *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.

*A, B* - Gissar Range. Photo by Natalia Shchegoleva, 31.05.2019;  
*C, D* - Zeravshan Range. Photo by Natalia Shchegoleva, 10.06.2019]

Установлен более разнообразный по сравнению с известным ранее спектр морфологической изменчивости прикорневых листьев (рис. 3). Отмечено, что в западной и восточной частях ареала этого вида по-разному проявляются общие габитуальные изменения, как и экологические особенности. Так, в восточной части ареала (Зеравшанский хребет) вид встречается на высоте 2 700–3 300 (3 500) м над ур. м, на осоковых сазах либо сырых луговинах в понижениях микрорельефа, а также на хорошо увлажненных и прогреваемых каменисто-мелкоземистых склонах, высвобождающихся из-под снега (рис. 1, *D*; рис. 4, *B*). В западной части ареала (хр. Байсунтау) нижняя и верхняя границы высотного распространения снижаются, и вид встречается начиная с 2 400 м над ур. м. Вероятно, поэтому здесь наряду

с местообитаниями, подобными вышеописанным, в более сухих условиях по нижним границам высотного распространения *R. botschantzevii* часто поселяется непосредственно в подушках растений рода *Acantholimon* Boiss. (Plumbaginaceae) (рис. 1, B; рис. 4, A), образующих своего рода убежища, где сохраняются благоприятные условия увлажнения.

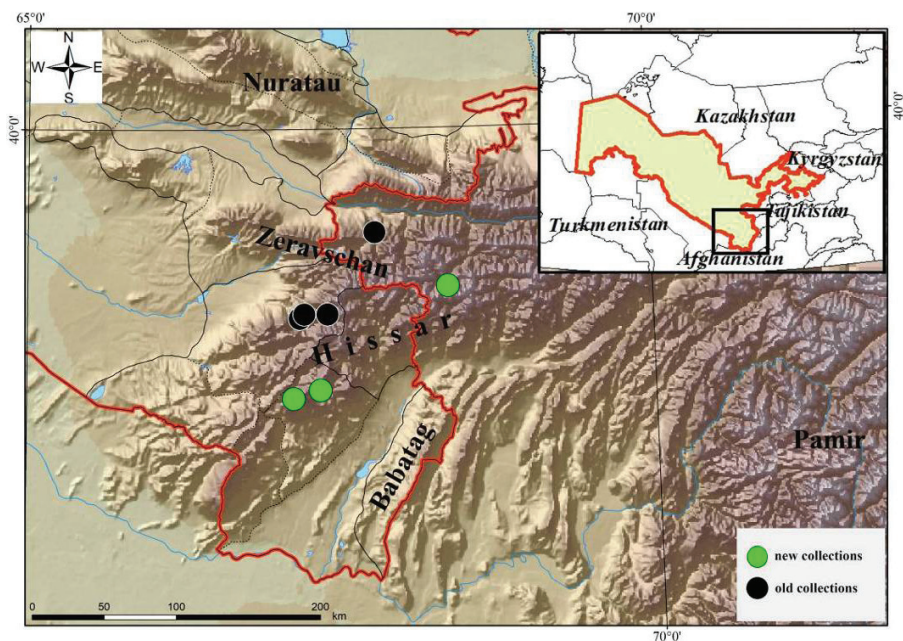


Рис. 2. Известные локации *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.

Зеленым индикатором отмечены сборы авторов.

[Fig. 2. Known locations of *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.

A green indicator marks the data sampled by the authors]

Кроме того, смещение фенологических фаз на 2–3 недели объясняет отставание в развитии особей восточных и более высокогорных популяций. Различия в числе цветоносов, ветвлении стеблей, появлении очередной итерации прикорневых листьев зависят не только от стадии сезонного развития. Как и для большинства горных видов этой климатической зоны, определяющим фактором для *R. botschantzevii*, влияющим на скорость развития, является режим увлажнения. Признаки эфемероидности у этого вида (выраженные утолщения корневых мочек) сочетаются с признаками типичного высокогорного растения (малые размеры, относительно крупные цветки, яркий околоцветник, буроватая окраска чашечки, щетинистое опушение прикорневой шейки, мозолистые утолщения листовых пластинок). Очевидно, что варьирование границ высотного распространения и некоторая эколого-морфологическая пластичность *R. botschantzevii* напрямую связаны с воз-

возможностями расширения и смещения фенологических фаз на летние месяцы, в отличие от настоящих эфемероидов.

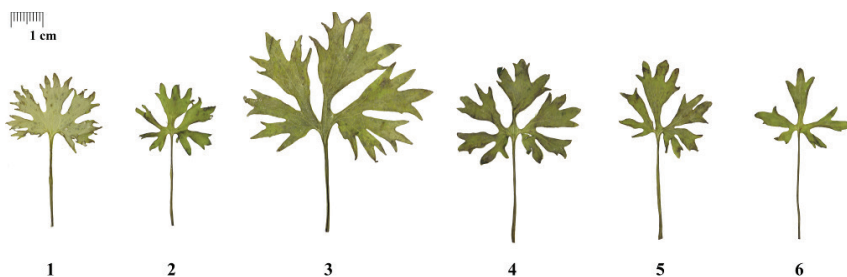


Рис. 3. Ряд прикорневых листьев *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.  
 [Fig. 3. Series of basal *Ranunculus botschantzevii* Ovcz. leaves]

На ближайшее родство *R. botschantzevii* и *R. alpigenus* Kom. указывал П.Н. Овчинников [16]. Помимо сходства морфологических признаков и биоморфологических черт, а также высотного распространения, оба вида – эндемы Памиро-Алая. Но в отличие от *R. botschantzevii* викарный ему *R. alpigenus* занимает иные местообитания – степи и заросли микротермных арчевников и на высоте 2 000–3 300 м над ур. м. [18, 20], а его редкие находки обнаружены на Туркестанском хребте и в западной части Зеравшанского хребта (в бассейнах рек Исфара, Шинк, Могиан и др.). Вид также приводится для северо-восточных районов Афганистана [19]. Однако, на наш взгляд, ошибочно. Вероятнее всего, там распространен *R. badachschanicus* Ovcz. et Kochk., вид этого же родства, ареал которого охватывает восточную часть Памиро-Алая [18]. Очевидно, все эти виды – автохтонные представители горно-среднеазиатской флоры, возникшие в процессе региональной адаптивной диверсификации древнесредиземноморских предшественников.

Обобщение сведений по распространению рода *Ranunculus* L. в пределах Средней Азии, а также анализ эколого-географических и морфологических особенностей горно-среднеазиатского комплекса видов позволили с учетом имеющихся данных современной систематики [20, 21] предварительно уточнить таксономическое положение *R. botschantzevii*:

Genus *Ranunculus* L.

Subgenus *Ranunculus*

Typus: *R. acris* L.

Sectio *Ranunculastrum* DC.

Typus: *R. illyricus* L.

*R. alpigenus* Kom.

***R. botschantzevii* Ovcz.**

*R. convexiusculus* Kovalevsk.

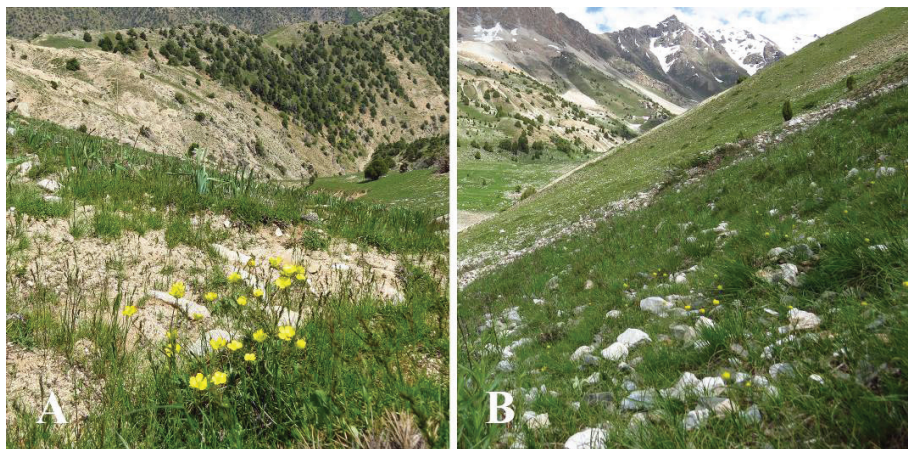
*R. badachschanicus* Ovcz. et Kochk.

*Ranunculus botschantzevii* Ovcz. 1941, in Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Uzbekistansk. Fil. Akad. Nauk S.S.S.R. 3: 28; Овчинников, 1953, во Фл. Узбекистана 2: 497; Ковалевская, 1972, в Опр. раст. Ср. Аз. 3: 218; Овчинников, 1975, во Флоре Таджикистана 4: 139. – Лютик Бочанцева.

Описан из Узбекистана (басс. р. Кашкадарья).

По протологу: «Западный Памиро-Алай, верховья р. Яккабаг-Дарья, окр. киш. Ташкуртан, высохший саз у пер. Чакман-куйды, 18.06.1936, Бочанцев, Бутков 62» (Turpus – TASH: TASH-001095).

«Западный Памиро-Алай, верховья р. Яккабаг-Дарья, окр. киш. Ташкуртан, возвышение среди сазов, Чакман-куйды, 18.06.1936, Бочанцев, Бутков 62» (Paratypus – TASH: TASH-001096)



**Рис. 4.** Типичные местообитания *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.  
 А – Гиссарский хребет (Байсунтау) (фото Н. Щёголевой, 31.05.2019);  
 В – Зеравшанский хребет (фото Н. Щёголевой, 10.06.2019)  
**[Fig. 4.** Typical habitats of *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.  
 A - Gissar Range (Baysuntau). Photo by Natalia Shchegoleva, 31.05.2019;  
 B - Zeravshan Range. Photo by Natalia Shchegoleva, 10.06.2019]

#### Морфологическое описание

Многолетние травянистые растения 6–23 см выс., с веретеновидно утолщенными корневыми мочками. Корневая шейка густо покрыта щетинистыми беловатыми волосками. Стебли прямостоячие, после цветения вытягивающиеся и уплотняющиеся, чаще 3-цветковые, реже простые. Прикорневые листья многочисленные, черешковые; пластинка в очертании широко-треугольно-почковидная, почти до основания 3-рассеченная на клиновидно суженные сегменты. Средний сегмент почти ромбический или широко клиновидный, неглубоко 3-раздельный на цельнокрайние или надрезанно-зубчатые отстоящие доли, боковые сегменты в свою очередь глубоко неравно 2-раздельные на надрезанные зубчатые доли; зубцы долей

островатые, на кончиках с небольшими мозолистыми утолщениями. Стеблевые листья малочисленные, сидячие, глубоко 2–3-раздельные на линейно-ланцетные или надрезанные доли. Цветки 15–20 мм в диам. Чашелистики эллиптические, короче лепестков, негусто волосистые. Лепестки к основанию широко клиновидно суженные, ярко-желтые, темнеющие. Цветоложе цилиндрическое, голое. Плодовая головка широко-овальная. Плодики 2,2–2,5 мм дл., продолговатые, сжатые с боков, но не плоские, покрытые прижатыми волосками. Носик 0,6–0,8 мм дл., отклоненный, тонкий, на конце крючковато загнутый.

*Фенология.* Цв. май – июль, пл. июнь – август.

*Эколого-ценотическая приуроченность:* осоковые сазы, влажные луговины, каменисто-мелкоземистые склоны, на высоте 2 400–3 500 м над ур. м.

*Распространение:* Гиссарский хр. (р. Яккабаг-Дарья, р. Танхаз-Дарья, бассейн р. Мачай-Дарья), Зеравшанский хр. (верховья рек Могиан, Канчоч). Эндем.

Ареал. Средняя Азия (западный Памиро-Алай): Таджикистан, Узбекистан.

*Исследованные образцы:*

Узбекистан: «северные склоны Гиссарского хребта, бассейн р. Кашка-Дарья, верховье г. Бешнау, 25.06.1937, Кудряшев 824» (TASH); «верховье р. Танхаз-Дарья, окр. киш. Щурасан, горы Бешнау, Кайнарсай, 29.06.1988, Пименов, Васильева, Лаврова, Кузнецова 182» (только два экземпляра слева в верхнем ряду, остальные – *R. turkestanicus* Franch.) (MW: MW-0831097); «горы Байсунтау, бассейн реки Мачай-Дарья, окр. киш. Юкары-Мачай, 16.05.2012, Тургинов» (TASH); «Байсунтау, горы Ходжа-Гургур-ата, окр. киш. Гуматаг, 38°22'27"N 67°20'8"E, 30.05.2019, Щёголева» (TASH) (рис. 1, A, B; рис. 4, A).

Таджикистан: «бассейн р. Зеравшан, урочище Валанги-Дароз, верховья р. Могиан, по мокрым местам, h=3100 m, 28.07.1972, Каримова, Девочкина 349» (TAD); «к югу от озера Искандеркуль, крутой склон по р. Канчоч, h=2700 m, 39°00'49,8"N 68°21'54,3"E, 10.06.2019, Щёголева» (TASH) (рис. 1, C, D; рис. 4, B).

## Заключение

В настоящее время известны четыре основные локации *R. botschantzevii* в пределах границ Узбекистана и две – в пределах Таджикистана. В результате предпринятых нами полевых исследований *R. botschantzevii* обнаружен в двух точках на хребте Байсунтау, а также в новом месте на Зеравшанском хребте. Предположительно распространение этого эндема ограничено горами западной части Памиро-Алая. Несмотря на то, что вид встречается редко, вероятны его новые местонахождения. Так как местообитания *R. botschantzevii* труднодоступны и не подвержены прямому антропогенному влиянию, вид

пока не нуждается в специальных мерах охраны. Однако такие его особенности, как узлокальное распространение, редкая встречаемость и малочисленность популяций, требуют по меньшей мере мониторингового внимания.

*Авторы благодарят за сотрудничество Национальный центр по биоразнообразию и биобезопасности Комитета по охране окружающей среды при Правительстве Республики Таджикистан.*

#### Литература

1. Куваев В.Б. Некоторые закономерности высотного распределения растений // Ботанический журнал. 1972. Т. 57, № 9. С. 1108–1115.
2. Гагнидзе Р.И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа. Тбилиси : Мецниереба, 1974. 226 с.
3. Тожибаев К.Ш., Бешко Н.Ю., Попов В.А. Ботанико-географическое районирование Узбекистана // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 10. С. 1105–1115.
4. Sennikov A.N., Tojibaev K.Sh., Khassanov F.O., Beshko N.Yu. The Flora of Uzbekistan Project // Phytotaxa. 2016. Vol. 282, № 2. PP. 107–118. doi: [10.11646/phytotaxa.282.2.2](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.282.2.2)
5. Fernández Prieto J.A., Sanna M., Pérez M., Pérez Haase A., Molero Mesa J., Cires E. Evolutionary and biogeographic relationships of related *Ranunculus* taxa: dispersal, vicariance and pseudovicariance as mechanisms of change // Plant Ecology & Diversity. 2017. Vol. 10, № 5–6. PP. 379–387. doi: [10.1080/17550874.2018.1430187](https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1430187)
6. Попов М.Г. Основные периоды формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры // Проблемы реликтов во флоре СССР. Т. 1. М. ; Л. : Изд. АН СССР, 1938. С. 25–67.
7. Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент : Изд-во АН УзССР, 1962. Т. 2. 547 с.
8. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Наука, 1973. 356 с.
9. Васильченко И.Т., Васильева Л.И. Эндемичные и редкие растения Западного Гиссара // Растения Средней Азии. Л. : Наука, 1985. С. 42–121.
10. Хасанов Ф.О. Эндемичные растения юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Узбекский биологический журнал. 1991. № 2. С. 41–45.
11. Nowak A., Nobis M. Tentative list of endemic vascular plants of the Zeravshan Mts in Tajikistan: distribution, habitat preferences and conservation status of species // Biodiversity Research and Conservation. 2010. Vol. 19, № 1. PP. 65–80. doi: [10.11110/kjpt.2017.47.3.171](https://doi.org/10.11110/kjpt.2017.47.3.171)
12. Тожибаев К.Ш., Тургинов О.Т. Новые и редкие виды флоры Узбекистана из Байсунтау (Гиссарский хребет) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 7. С. 966–971.
13. Tojibaev K.Sh., Beshko N.Yu., Batashov A.R., Karimov F.I., Lee D-H., Turginov O.T., Usmonov M.X., Kodirov U.H., Tajeddinova D. Ten new records of vascular plants for the flora of Uzbekistan (Asteraceae) // Korean Journal of Plant Taxonomy. 2017. Vol. 47, № 3. PP. 171–179. doi: [10.11110/kjpt.2017.47.3.171](https://doi.org/10.11110/kjpt.2017.47.3.171)
14. Tojibaev K.Sh., Beshko N.Yu., Turginov O.T., Karimov F.I., Batashov A., Usmanov M., Nobis M. New records to the flora of Uzbekistan (Middle Asia) // Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales. 2017. Vol. 66, № 1. PP. 35–40. doi: [10.1515/csza-2017-0003](https://doi.org/10.1515/csza-2017-0003)
15. ArcGIS Pro. ESRI, 2020. URL: <http://www.esri.com/ru-ru/arcgis/products/arcgis-pro> (дата доступа: 19.02.2020).
16. Овчинников П.Н. Новые виды рода *Ranunculus* L. // Ботанические материалы Гербария ботанического института Узбекского филиала Академии наук СССР. Ташкент : Фан, 1941. Вып. 3. С. 28–30.

17. Овчинников П.Н. Род 325 (18). *Ranunculus* L. – Лютик // Флора Узбекистана / ред. А.И. Введенский. Ташкент : Изд-во АН УзССР, 1953. Т. 2. С. 474–502.
18. Овчинников П.Н. Род 299 (19). Лютик, Чинорак (тадж.) – *Ranunculus* L. // Флора Таджикской ССР. / гл. ред. П.Н. Овчинников. Л. : Наука, 1975. Т. 4. С. 92–140.
19. Podlech D. Checklist of the flowering plants of Afghanistan. München: Ludwig-Maximilians Universität Publ., 2012. 301 p.
20. Ковалевская С.С. *Ranunculus* L. // Определитель растений Средней Азии. / ред. О.М. Бондаренко, М.М. Набиев. Ташкент : ФАН, 1972. Т. 3. С. 204–225.
21. Hörandl E., Emadzade K. Evolutionary classification: A case study on the diverse plant genus *Ranunculus* L. (Ranunculaceae). // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2012. Vol. 14, № 4. PP. 310–324. doi: [10.1016/j.ppees.2012.04.001](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.04.001)
22. Baltisberger M., Hörandl E. Karyotype evolution supports the molecular phylogeny in the genus *Ranunculus* (Ranunculaceae) // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2016. Vol. 18. PP. 1–14. doi: [10.1016/j.ppees.2015.11.001](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.11.001)

Поступила в редакцию 01.02.2020 г.; повторно 08.03.2020 г.;  
принята 09.03.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

**Авторский коллектив:**

**Щёголева Наталья Валерьевна** – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634006, г. Томск, пр. Ленина, 36).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2710-6131>

E-mail: [schegoleva@outlook.com](mailto:schegoleva@outlook.com)

**Тургинов Орзимат Турдиматович** – канд. биол. наук, зав. лаб. флоры Узбекистана, Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан (Узбекистан, 100125, г. Ташкент, ул. Дурмон йули, д. 32).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7120-1895>

E-mail: [orzimat@mail.ru](mailto:orzimat@mail.ru)

**Жабборов Анварбек Мунибиллаевич** – м.н.с. лаб. флоры Узбекистана, Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан (Узбекистан, 100125, г. Ташкент, ул. Дурмон йули, д. 32).

E-mail: [anvarbekj@bk.ru](mailto:anvarbekj@bk.ru)

**Кодиров Улугбек Хамрокулович** – м.н.с. лаб. кадастра и мониторинга редких видов растений, Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан (Узбекистан, 100125, г. Ташкент, ул. Дурмон йули, д. 32).

E-mail: [qodirovu@mail.ru](mailto:qodirovu@mail.ru)

**Для цитирования:** Щёголева Н.В., Тургинов О.Т., Жабборов А.М., Кодиров У.Х. Эколого-географические особенности эндема западного Памиро-Алая *Ranunculus botschantzevii* Ovcz. // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 49. С. 175–186. doi: [10.17223/19988591/49/10](https://doi.org/10.17223/19988591/49/10)

**For citation:** Shchegoleva NV, Turginov OT, Jabborov AM, Kodirov UH. Ecological and geographical features of the Western Pamir-Alai endemic *Ranunculus botschantzevii* Ovcz. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:175-186. doi: [10.17223/19988591/49/10](https://doi.org/10.17223/19988591/49/10). In Russian, English Summary

**Natalia V. Shchegoleva<sup>1</sup>, Orzimat T. Turginov<sup>2</sup>,  
Anvarbek M. Jabborov<sup>2</sup>, Ulugbek H. Kodirov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

<sup>2</sup> Botanical Institute of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, Tashkent, Uzbekistan

**Ecological and geographical features  
of the Western Pamir-Alai endemic *Ranunculus botschantzevii* Ovcz.**

New information is presented about the endemic of the western Pamir-Alai Bochantsev's buttercup. As a result of the revision of herbarium materials and field studies, new locations of this species were identified, and distribution data were updated. The features of ecological limitation and some morphological and eco-biomorphological

characteristics of plants from different parts of the area are compared. Taking into account the vision of modern taxonomy, the taxonomic position is presented for the first time, as well as a list of collected samples from all known locations of this species. *Ranunculus botschantzevii* is an endemic plant known from several locations in the western part of the Pamir-Alai on the spurs of the Gissar (Uzbekistan) and Zeravshan (Tajikistan) ranges. This is an autochthonous representative of the mountain Central Asian flora, which emerged in the process of regional adaptive diversification of ancient Mediterranean predecessors. Until the 1970s of the last century, Bochantsev's buttercup was known only from the Beshnau mountains (Gissar range), from where it had been described. Later, in the process of collecting materials for Flora of Tajikistan (1953), the second location of this species was found in the Valangi-Daroz tract (Mogian River).

The research materials were the results of an audit of the herbarium collections of the genus *Ranunculus* L. in Middle Asia (TASH, TAD, LE, KG, AA, MW, LE, TK), as well as the results obtained during the expeditionary and stationary work of the authors in Uzbekistan, Tajikistan and Kyrgyzstan in 2017-2019. Field studies were carried out by the route method, conducted on the Baysuntau ridge (Uzbekistan) in the second half of May 2012 and 2019 in the area of Hodzha-Gurgur-ata mountain, as well as in the Machai-Darya river basin, at an altitude of 2300-2700 m above sea level. Studies on the Zeravshan ridge (Tajikistan) were carried out in June 2019 in the vicinities of Iskanderkul Lake and to the south along the Kanchoch River, at an altitude of 2500-3050 m above sea level. Subsequently, the geographical coordinates of the previously known locations were refined, and all information was entered into the database for subsequent point mapping.

Field surveys made it possible to clarify the ecological-phytocoenotic limitation and some morphological parameters (especially the characteristics of basal leaves, the degree of branching of stems, plant height, etc.) in different parts of the area of Bochantsev's buttercup. A more diverse than the previously known spectrum of morphological variability of basal leaves was found. It was noted that in the western and eastern parts of the area, the general habitual changes of this species manifest themselves in different ways, as well as environmental features. Signs of ephemeroidity in this species are combined with the characteristics of a typical alpine plant. Obviously, varying the boundaries of altitudinal distribution and some ecological and morphological plasticity of the buttercup are directly related to the possibilities of expansion and displacement of phenological phases in the summer months, in contrast to real ephemeroid plants. At present, four main locations of *Ranunculus botschantzevii* Bochantsev's buttercup are known within the borders of Uzbekistan, and two are within Tajikistan. As a result of our field surveys, the species was found at two points at the Baysuntau ridge, as well as in a new place at the Zeravshan ridge. Presumably, the distribution of this endemic is limited to the mountains of the western part of the Pamir-Alai. Despite the fact that this buttercup is rare, its new findings are likely. Since the habitats of Bochantsev's buttercup are inaccessible and are not subject to direct anthropogenic impact, it does not yet need special protection measures. However, its features such as narrow-local distribution, rare occurrence and small populations require, at least, monitoring attention.

*The paper contains 4 Figures and 22 References.*

**Key words:** *Ranunculaceae; space distribution; endemism; rare species; flora; Uzbekistan; Tajikistan; Middle Asia.*

**Funding:** The research was supported by the Project "Systematics of dicotyledonous plants of the natural flora of Uzbekistan" (FZMB-2016-0914113123).

**Acknowledgments:** The authors express the gratitude to the National Center for Biodiversity and Biosafety Committee for Environmental Protection under the Government of the Republic of Tajikistan for their cooperation.

*The Authors declare no conflict of interest.*



### References

1. Kuvaev VB. Nekotorye zakonomernosti vysotnogo raspredeleniya rastenii [Some patterns of altitude distribution of plants]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1972;57(9):1108-1115. In Russian
2. Gagnidze RI. Botaniko-geograficheskii analiz florotsenoticheskogo kompleksa subal'piiskogo vysokotrav'ya Kavkaza [Botanical and geographical analysis of the florocenotic complex of subalpine tall grass of the Caucasus]. Tbilisi: Metsniereba Publ.; 1974. 226 p. In Russian
3. Tojibaev KSh, Beshko NYu, Popov VA. Botaniko-geograficheskoe raionirovanie Uzbekistana [Botanical-geographical regionalization of Uzbekistan]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2016;101(10):1105-1132. In Russian
4. Sennikov AN, Tojibaev KSh, Khassanov FO, Beshko NYu. The Flora of Uzbekistan Project. *Phytotaxa*. 2016;282(2):107-118. doi: [10.11646/phytotaxa.282.2.2](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.282.2.2)
5. Fernández Prieto JA, Sanna M, Pérez M, Pérez Haase A, Molero Mesa J, Cires E. Evolutionary and biogeographic relationships of related *Ranunculus* taxa: dispersal, vicariance and pseudovariance as mechanisms of change. *Plant Ecology & Diversity*. 2017;10(5-6):379-387. doi: [10.1080/17550874.2018.1430187](https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1430187)
6. Popov MG. Osnovnye periody formoobrazovaniya i immigratsii vo flore Srednei Azii v vek antofitov i reliktovye tipy etoi flory [The main periods of establishment and immigration in the Middle Asian flora in the epoch of anthophytes and it's relic types]. In: *Problemy reliktov vo flore SSSR* [Problems of relic plants in the flora of USSR]. Moscow-Leningrad: AS USSR Publ.; 1938. pp. 25-67. In Russian
7. Korovin EP. Rastitel'nost' Srednei Azii i Yuzhnogo Kazahstana [Vegetation of Middle Asia and South Kazakhstan]. Tashkent: AS UzSSR Publ; 1962. 547 p. In Russian
8. Kamelin RV. Florogeneticheskii analiz estestvennoi flory gornoj Srednei Azii [The florogenetical analysis of native flora of the mountain Middle Asia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1973. 356 p. In Russian
9. Vasil'chenko IT, Vasil'eva LI. Endemichnye i redkie rasteniya Zapadnogo Gissara [Endemic and rare plants of Western Gissar]. In: *Rasteniya Srednei Azii* [Plants of Central Asia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1985. pp. 42-121. In Russian
10. Khassanov FO. Endemichnye rasteniya yugo-zapadnyh otrogov Gissarskogo khrebtta [Endemic plant species of south-western branches of Hissar range]. *Uzbekskiy Biologicheskii zhurnal = Uzbek Biological Journal*. 1991;2:41-45. In Russian
11. Nowak A, Nobis M. Tentative list of endemic vascular plants of the Zeravshan Mts in Tajikistan: Distribution, habitat preferences and conservation status of species. *Biodiversity Research and Conservation*. 2010;19(1):65-80. doi: [10.11110/kjpt.2017.47.3.171](https://doi.org/10.11110/kjpt.2017.47.3.171)
12. Tozhibaev KSh, Turginov OT. Novye i redkie vidy flory Uzbekistana iz Baisuntau (Gissarskii khrebet) [New and rare species of flora of Uzbekistan from Baysuntau (Gissar range)]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2012;97(7):966-971. In Russian
13. Tojibaev KSh, Beshko NYu, Batashov AR, Karimov FI, Lee D-H, Turginov OT, Usmonov MX, Kodirov UH, Tajeddinova D. Ten new records of vascular plants for the flora of Uzbekistan (Asteraceae). *Korean Journal of Plant Taxonomy*. 2017;47(3):171-179. doi: [10.11110/kjpt.2017.47.3.171](https://doi.org/10.11110/kjpt.2017.47.3.171)
14. Tojibaev KSh, Beshko NYu, Turginov OT, Karimov FI, Batashov A, Usmanov M, Nobis M. New records to the flora of Uzbekistan (Middle Asia). *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales*. 2017;66(1):35-40. doi: [10.1515/cszma-2017-0003](https://doi.org/10.1515/cszma-2017-0003)
15. *ArcGIS Pro*. ESRI, 2020. [Electronic resource]. Available at: <http://www.esri.com/ru-ru/arcgis/products/arcgis-pro> (access 19.02.2020).
16. Ovchinnikov PN. Novye vidy roda *Ranunculus* L. [New species of the genus *Ranunculus* L.] In: *Botanicheskie materialy Gerbariya botanicheskogo instituta Uzbekskogo filiala Akademii nauk SSSR* [Botanical materials of the Herbarium of the Botanical Institute of

- the Uzbek branch of the USSR Academy of Sciences]. Iss. 3. Tashkent: Fan Publ.; 1941. pp. 28-30. In Russian
17. Ovchinnikov PN. Rod 325 (18). *Ranunculus L.* - Lyutik [Genus 325 (18). *Ranunculus L.* - Buttercup]. In: *Flora Uzbekistana* [Flora of Uzbekistan]. Vvedenskii AI, editor. Tashkent: AS UzSSR Publ.; 1953. pp. 474-502. In Russian
  18. Ovchinnikov PN. Rod 299 (19). Lyutik, Chinorak (tadzh.) - *Ranunculus L.* [Genus 299 (19). Buttercup, Tchinatorak (tadz.) - *Ranunculus L.*]. In: *Flora Tadzhikskoi SSR* [Flora of the Tajik SSR]. Ovchinnikov PN, editor-in-chief. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. pp. 92-140. In Russian
  19. Podlech D. Checklist of the Flowering Plants of Afghanistan. München: Ludwig-Maximilians Universität Publ.; 2012. 301 p.
  20. Kovalevskaya SS. *Ranunculus L.* In: *Opredelitel' rastenij Srednej Azii* [Key to plants of Middle Asia]. Bondarenko OM and Nabiev MM, editors. Tashkent: FAN Publ.; 1972. pp. 204-225. In Russian
  21. Hörandl E, Emadzade K. Evolutionary classification: A case study on the diverse plant genus *Ranunculus L.* (Ranunculaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2012;14(4):310-324. [10.1016/j.ppees.2012.04.001](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.04.001)
  22. Baltisberger M, Hörandl E. Karyotype evolution supports the molecular phylogeny in the genus *Ranunculus* (Ranunculaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2016;18:1-14. doi: [10.1016/j.ppees.2015.11.001](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.11.001)

Received 01 February 2020; Revised 08 March 2020;

Accepted 09 March 2020; Published 27 March 2020.

**Author info:**

**Shchegoleva Natalia V.**, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2710-6131>

E-mail: [schegoleva@outlook.com](mailto:schegoleva@outlook.com)

**Turginov Orzimat T.**, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of the Flora of Uzbekistan, Botanical Institute of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 32 Durmon Yuli Str., Tashkent 100125, Uzbekistan.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7120-1895>

E-mail: [orzimat@mail.ru](mailto:orzimat@mail.ru)

**Jabborov Anvarbek M.**, Junior Researcher, Laboratory of the Flora of Uzbekistan, Botanical Institute of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 32 Durmon Yuli Str., Tashkent 100125, Uzbekistan.

E-mail: [anvarbekj@bk.ru](mailto:anvarbekj@bk.ru)

**Kodirov Ulugbek H.**, Junior Researcher, Laboratory of Inventory and Monitoring of Rare Plant Species, Botanical Institute of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 32 Durmon Yuli Str., Tashkent 100125, Uzbekistan.

E-mail: [qodirovu@mail.ru](mailto:qodirovu@mail.ru)