



ВЕСТНИК
ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА

ISSN 1998-8591
EISSN 2311-2077

БИОЛОГИЯ

2025 № 72



TOMSK STATE UNIVERSITY
Journal of Biology

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2025

№ 72

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, в которых
должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций
на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой
степени доктора наук» Высшей аттестационной комиссии

16+



Учредитель – Томский государственный университет

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 6–9 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 редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт; сайт: <http://journals.tsu.ru/biology/>

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Воробьев Д.С. – гл. редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)
Артемов Г.Н. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Баранова О.Г. – редактор (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия)
Бобровский М.В. – редактор (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Россия)
Волокитина А.В. – редактор (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия)
Горошкевич С.Н. – редактор (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия)
Громоных Т.И. – редактор (Московский политехнический университет, Москва, Россия)
Денисов Е.В. – редактор (НИИ онкологии Томского НИМЦ РАН, Томск, Россия)
Дорогина О.В. – редактор (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия)
Зверев А.А. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Иванов Ю.В. – редактор (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)
Кривец С.А. – редактор (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия)
Кулижский С.П. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Лойко С.В. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Минеева Н.М. – редактор (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, пос. Борок, Россия)
Симакова А.В. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Тарасов В.В. – редактор (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия)
Франк Ю.А. – редактор (Томский государственный университет, Томск, Россия)
Шефтель Б.И. – редактор (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
Штерншис М.В. – редактор (Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар, Россия)
Раудина Т.В. – отв. секретарь (Томский государственный университет, Томск, Россия), e-mail: biotsu@mail.ru

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); **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 В.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лодыгин Е.Д.** (Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия); **Лунашин 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); **Пердисе 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); **Торчик В.И.** (Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США).

Издательство: Издательство Томского государственного университета. Редактор Е.В. Иванова; редактор-переводчик В.В. Воздвиженский; компьютерная верстка Е.В. Ивановой; дизайн обложки Л.Д. Кривцовой.

Подписано в печать 21.01.2026 г. Формат 70×108^{1/16}. Усл. печ. л. 31,5. Тираж 50 экз. Заказ № 6632. Цена свободная. Дата выхода в свет 28.01.2026 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательства ТГУ.

пр. Ленина, 36, Томск, 634050, Россия. Тел. +7 (382 2) 52-98-49. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

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

Founder - Tomsk State University

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 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 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: 6-9 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

e-mail: biotsu@mail.ru, <http://journals.tsu.ru/biology/en/>

Editor-in-Chief - Danil S. Vorobiev, Tomsk State University (Tomsk, Russia)

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

Associate Editor - Tatiana V. Raudina, Tomsk State University (Tomsk, Russia)

EDITORIAL BOARD

Danil S. Vorobiev - Editor-in-Chief, Tomsk State University, Tomsk, Russia

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

Gleb N. Artemov - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Olga G. Baranova - Editor, Komarov Botanical Institute, RAS, St. Petersburg, Russia

Maxim V. Bobrovsky - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS, Pushchino, Russia

Alexandra V. Volokitina - Editor, Sukachev Institute of Forest, SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

Sergei N. Goroshkevich - Editor, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia

Tatyana I. Gromovyykh - Editor, Moscow Polytechnic University, Moscow, Russia

Evgeny V. Denisov - Editor, Cancer Research Institute of Tomsk NRC, Tomsk, Russia

Olga V. Dorogina - Editor, Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia

Andrei A. Zverev - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Yury V. Ivanov - Editor, Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS, Moscow, Russia

Svetlana A. Krivets - Editor, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia

Sergey P. Kulizhskiy - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Sergey V. Loiko - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Natalya M. Mineeva - Editor, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia

Anastasia V. Simakova - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Vladimir V. Tarasov - Editor, Institute of Plant and Animal Ecology, RAS, Yekaterinburg, Russia

Yulia A. Frank - Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia

Boris I. Sheftel - Editor, Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

Margarita V. Shternshis - Editor, All-Russian Research Institute of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia

Tatiana V. Raudina - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia, e-mail: biotsu@mail.ru

EDITORIAL COUNCIL

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'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); **Lodygin ED**, Institute of Biology of Komi Scientific Centre, UB RAS (Syktyvkar, Russia); **Lupashin VV**, University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Maximov TC**, Institute for Biological Problems of the Cryolithosphere, SB RAS (Yakutsk, Russia); **Nosov AM**, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Oleennikov 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); **Torchyk VI**, Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk, Republic of Belarus); **Sharakhov IV**, Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

PUBLISHER: TSU Publ. (Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation).

Editor EV Ivanova; Translator/Editor VV Vozdvizhenskij; computer layout by EV Ivanova; cover design by LD Krivtsova.

Passed for printing 21.01.2026. Format 70×108¹/₁₆. Conventional printed sheets 31,5. Circulation is 50 copies. Orders No. 6632. Open price. Date of publication 28.01.2026.

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

СОДЕРЖАНИЕ

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Кузьмина Д.М., Лойко С.В., Курасова А.О., Дудко А.А., Васильева Ю.А., Константинов А.О., Кулижский С.П. Влияние микрорельефа на морфометрическую характеристику морфологических паттернов подзолов: результаты цифрового анализа изображений	7
Раудина Т.В., Копысов С.Г., Чернова Н.А., Крупин А.М. Запасы почвенного углерода в лесных экосистемах Томь-Яйского междуречья (Западная Сибирь)	38
Соколова Н.А., Куйдина С.А., Соколов Д.А. Запасы углерода в почвах естественной и постагрогенной лесных экосистем и динамика эмиссии CO ₂ на территории карбонового полигона «BioCarbon» (г. Новосибирск)	60

БОТАНИКА

Прокопьев А.С., Катаева Т.Н., Ямбуров М.С. <i>Allium altaicum</i> на территории Горного Алтая: состояние ценопопуляций, репродуктивный потенциал, перспективы для интродукции	82
Прокопьев А.С., Катаева Т.Н. <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch. (Rosaceae) на восточной границе ареала	108
Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции континентальных березовых и черново-таежных видов растений в таежной и широколиственно-лесной зонах Европейской России и Урала	137

ЗООЛОГИЯ

Гуреев С.П., Нехорошев О.Г. Распространение и численность соловья-свистуна <i>Luscinia sibilans</i> и синего соловья <i>Luscinia cyane</i> на юго-востоке Западной Сибири	182
Интересова Е.А., Бабкина И.Б., Шаталин В.А., Митяев Е.М., Цапенков А.В., Шиповалов Л.А., Балацкий П.С. Поправочный коэффициент при анализе многолетних данных о промысловой длине рыб	216
Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) в энтомокомплексе ксилотрофного агарикомикета <i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill (1903) в Челябинской области (Южный Урал)	232
Мухаметова О.Н., Мухаметов И.Н., Частиков В.Н. Ихтиопланктон шельфовых вод юго-восточного Сахалина и залива Анива	258

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Mishko A.E., Klukina A.V., Mozhar N.V., Miftakhova S.R. Physiological response of pear cultivars to short-term high temperature stress	287

ЭКОЛОГИЯ

Боровкова А.Д., Гаврилова В.А., Донец М.М., Беланов М.А., Цыганков В.Ю. Стойкие органические загрязнители и программа Mussel Watch в акваториях Японского моря (залив Петра Великого)	304
Веснина Л.В., Безматерных Д.М., Веснин Ю.А., Лассый М.В. Морфометрические характеристики популяции рачка артемии в разные фазы водности озера Кулундинское Алтайского края	322
Ильясов Р.А., Ильясова А.Ю., Королев А.В., Богуславский Д.В., Саттаров В.Н. Эффективность методов борьбы с клещом <i>Varroa destructor</i> и некоторые перспективы селекции устойчивых к нему популяций медоносных пчел	341

TABLE OF CONTENTS

SOIL SCIENCE

Kuzmina DM, Loiko SV, Kurasova AO, Dudko AA, Vasileva YuV, Konstantinov AO, Kulizhskiy SP. Microtopography influences morphometric characteristics of morphological patterns of Podzols: results of digital image analysis	7
Raudina TV, Kopysov SG, Chernova NA, Krupin AM. Soil carbon stock in forest ecosystems of the Tom-Yaya interfluvium (Western Siberia)	38
Sokolova NA, Kuydina SA, Sokolov DA. Carbon pools emissions in the soils of natural and post-agrogenic forest ecosystems and the dynamics of CO ₂ of the “BioCarbon” carbon polygon (Novosibirsk)	60

BOTANY

Prokopyev AS, Kataeva TN, Yamburov MS. <i>Allium altaicum</i> in the Altai Mountains: state of coenopopulations, reproductive potential, and prospects for introduction	82
Prokopyev AS, Kataeva TN. <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch. (Rosaceae) at the eastern border of its range	108
Kuchеров IB, Zverev AA. Phytocoenotical positions of continental betular and subnemoral dark-coniferous forest plants in boreal- and nemoral-forest zones of European Russia and the Urals	137

ZOOLOGY

Gureev SP, Nekhoroshev OG. Distribution and abundance of Rufous-tailed Robin <i>Luscinia sibilans</i> and Siberian Blue Robin <i>Luscinia cyane</i> in the south-east of Western Siberia	182
Interesova EA, Babkina IB, Shatalin VA, Mityaev EM, Tsapenkov AV, Shipovalov LA, Balatsky PS. The correction factor for analysis of long-term data on the standard length of fish	216
Krasutsky BV. Coleoptera (Insecta, Coleoptera) in the entomocomplex of the xylophagous agaricomycete <i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill (1903) in Chelyabinsk Oblast (South Urals)	232
Mukhametova ON, Mukhametov IN, Chastikov VN. Ichthyoplankton of the shelf waters of southeastern Sakhalin and Aniva Bay	258

PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

Mishko AE, Klukina AV, Mozhar NV, Miftakhova SR. Physiological response of pear cultivars to short-term high temperature stress	287

ECOLOGY

Borovkova AD, Gavrilova VA, Donets MM, Belanov MA, Tsygankov VYu. Persistent Organic Pollutants and the Mussel Watch Program in the Sea of Japan (Peter the Great Bay)	304
Vesnina LV, Bezmaternyh DM, Vesnin YA, Lassyi MV. Morphometric characteristics of the population of <i>Artemia</i> crustaceans in Lake Kulundinskoe of Altai Krai	322
Ilyasov RA, Ilyasova AYU, Korolev AV, Boguslavsky DV, Sattarov VN. Effectiveness of <i>Varroa destructor</i> mite control methods and some prospects for breeding honey bee populations resistant to it	341

ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Научная статья

УДК 579.64

doi: 10.17223/19988591/72/1

Влияние микрорельефа на морфометрическую характеристику морфологических паттернов подзолов: результаты цифрового анализа изображений

**Дарья Михайловна Кузьмина¹, Сергей Васильевич Лойко²,
Алина Олеговна Курасова³, Александр Андреевич Дудко⁴,
Юлия Александровна Васильева⁵,
Александр Олегович Константинов⁶,
Сергей Павлинович Кулижский⁷**

^{1, 2, 3, 6, 7} *Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*

⁴ *Научно-производственный центр «АРХЕО», Омск, Россия*

⁵ *Ямальская археологическая экспедиция, Салехард, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-9121-5407>, kuzmina.d.m.95@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0003-2020-4716>, s.loyko@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>, kurasovalina@gmail.com

⁴ a-dudko9@mail.ru

⁵ jvsl@mail.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>, konstantinov.alexandr72@gmail.com

⁷ <https://orcid.org/0000-0001-5545-1296>, kulizhskiy@yandex.ru

Аннотация. Одной из ключевых задач современной морфологии почв является объективная количественная оценка неоднородности почв и дешифрирование почвенной памяти, закодированной в макроморфологических паттернах. Цифровые методы анализа изображений открывают новые возможности для её решения. В работе предложен подход цифрового морфометрического анализа зачисток подзолов (Glossic Stagnic/Folic Albic Podzols) среднетаежной подзоны Западной Сибири, сформированных на песчаных отложениях в двух формах микрорельефа – гриве и западине. Методология включала обработку фотографий горизонтальных и вертикальных зачисток, полученных при археологических раскопках, в программах Adobe Photoshop и ImageJ с выделением морфонов генетических горизонтов (O, E, Eh, BF1, BF2, BC, Vox, [AY]) и расчётом их площадных и геометрических параметров. Установлены статистически значимые различия в распределении морфонов между элементами рельефа: в западинах выявлены гидрогенно-ожелезнённые (Vox) и погребённые серогумусовые ([AY]) морфоны раннеголоценового возраста (7,8–8,5 тыс. кал. л.н.), а на гривах – псевдофибры. Показано, что формирование сложной морфонной организации является результатом сочетания процессов заполнения корневых ходов, ветровальных нарушений и последующей элювиально-иллювиальной дифференциации. Подход подтверждает перспективность цифровой морфометрии для количественной оценки внутрипрофильной неоднородности почв, реконструкции их генезиса и уточнения запасов почвенного органического углерода.

Ключевые слова: подзолы иллювиально-железистые, подзолы языковатые, ветровалы, геoarхеология, радиоуглеродный возраст, генезис почв, остаточно-гумусовые морфоны

Источник финансирования: исследования выполнены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2024-0006).

Для цитирования: Кузьмина Д.М., Лойко С.В., Курасова А.О., Дудко А.А., Васильева Ю.А., Константинов А.О., Кулижский С.П. Влияние микрорельефа на морфометрическую характеристику морфологических паттернов подзолов: результаты цифрового анализа изображений // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 7–37. doi: 10.17223/19988591/72/1

SOIL SCIENCE

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/1

Microtopography influences morphometric characteristics of morphological patterns of Podzols: results of digital image analysis

Daria M. Kuzmina¹, Sergey V. Loiko², Alina O. Kurasova³,
Alexander A. Dudko⁴, Yulia V. Vasileva⁵, Alexander O. Konstantinov⁶,
Sergey P. Kulizhskiy⁷

^{1, 2, 3, 6, 7} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

⁴ Research and Production Center “ARKHEO”, Omsk, Russian Federation

⁵ Yamal Archaeological Expedition, Salekhard, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-9121-5407>, kuzmina.d.m.95@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0003-2020-4716>, s.loyko@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-4479-3789>, kurasovalina@gmail.com

⁴ a-dudko9@mail.ru

⁵ jvsl@mail.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-6950-2207>, konstantinov.alexandr72@gmail.com

⁷ <https://orcid.org/0000-0001-5545-1296>, kulizhskiy@yandex.ru

Summary. This study addresses the fundamental need for a quantitative assessment of soil profile heterogeneity and the interpretation of genetic information encoded in macromorphological patterns. Digital image analysis offers a powerful new methodology for this task, particularly for soils with complex internal organisation, such as Podzols. The presented research develops and tests a digital morphometric approach for analysing soil sections.

The work was conducted in the middle taiga of Western Siberia on the left-bank terrace of the Bolshoy Yugan River (60°24'29.4840" N, 73°56'56.6808" E). The study objects were Glossic Stagnic/Folic Albic Podzols (WRB) formed on light alluvial deposits within two conjugate microtopographic elements: a ridge and an inter-ridge depression. The methodology utilised high-quality photographic records from large-scale archaeological excavations. In total, 76 horizontal and vertical soil sections with a combined area of 1653 m² were analysed.

The core methodology comprised processing section photographs in Adobe Photoshop CC 2018 for the preliminary delineation of horizons and morphons, followed by quantitative analysis in ImageJ 1.45 software. For each identified morphon of the genetic horizons (O, E, Eh, BF1, BF2, BC, Box, [AY]), key morphometric parameters were calculated: Area (%), Perimeter (cm), Aspect Ratio (AR), Circularity, Solidity, and Roundness. Statistical processing was performed using MS Excel 2019 and STATISTICA 12.

The key results are as follows. Statistically significant differences in the composition and spatial distribution of morphons between the ridge and the depression were established. In the depression soils, hydromorphic iron-enriched (Box) morphons and relic buried humus ([AY]) morphons were identified, whereas lamellae (pseudofibers) were characteristic of the ridge soils (*See Figs. 2 and 3*). Radiocarbon dating of charcoal from the [AY] morphons yielded an Early Holocene age of 7801–8546 cal yr BP (*See Table 1*).

Quantitative analysis revealed that the maximum number of eluvial (E) horizon morphons in the ridge soils is twice as high as in the depression at a depth of 25 cm, while their size (perimeter) is larger in the depression (*See Fig. 7*). The maximum area of the illuvial (BF2) horizon in the depression is located 10 cm higher in the profile compared to the ridge. This shift is associated with the occurrence of Box morphons in the depression, which peak in area at 55–65 cm depth (*See Fig. 7*). A previously undescribed contact eluvial-illuvial-humus (Eh) morphon, consistently located between the E and BF1 horizons, was identified and characterised (*See Fig. 3a and Fig. 7e, f*). Principal component analysis of the morphometric data confirmed the paragenesis of most morphons; only the Box morphons formed a distinct cluster due to their different genesis (*See Fig. 11 in Supplement 2*).

In conclusion, the formation of the complex macromorphological pattern in the studied Podzols is conclusively shown to result from three main agents acting in concert: (1) the penetration and die-back of tree root systems, forming deep rounded tongues; (2) windthrow disturbances, creating large elongated or rounded structures; and (3) subsequent eluvial-illuvial differentiation of substances along these biogenic pathways. The developed digital morphometry approach proves highly promising for the objective quantification of intra-profile soil heterogeneity, the reconstruction of pedogenesis, and the refinement of soil organic carbon stock estimates.

The article contains 7 Figures, 2 Tables, 66 References, and 2 Supplements.

Keywords: Glossic Stagnic Folic Albic Podzol и Glossic Folic Albic Podzol (Lamellic), windfalls, geoarchaeology, radiocarbon age, soil genesis, residual humus morphones

Fundings: this work was supported by a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Grant No. FSWM-2024-0006).

For citation: Kuzmina DM, Loiko SV, Kurasova AO, Dudko AA, Vasileva YuA, Konstantinov AO, Kulizhskiy SP. Microtopography influences morphometric characteristics of morphological patterns of Podzols: results of digital image analysis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:7–37. doi: 10.17223/19988591/72/1

Введение

Методы генетического анализа морфологических характеристик почв зародились на ранних этапах развития почвоведения и стали самым простым и очевидным способом получения информации о почвенном теле, его истории и функционировании. Значительный прогресс в области микро-

скопии позволил создать эффективные методы диагностики процессов на субмикро- и микроуровнях организации почвенной массы [1, 2]. Однако на уровне мезо- и макроморфологии подходы к интерпретации почвенных рисунков (паттернов) на зачистках почвенных профилей и естественных поверхностях почвенных отдельностей развивались менее динамично. В результате микроморфологические методы стали более популярными и часто используемыми по сравнению с макроморфологическими.

Макроморфологические исследования, включающие анализ срезов почв метровой размерности, получили развитие в основном для целей выделения почвенных горизонтов [3, 4], классификации и диагностики почв. Развитие макроморфологии всегда было ограничено возможностями фототехники, субъективным фактором при описании и зарисовке почвенных профилей, а также небольшим размером стандартного почвенного среза, невозможностью доставить и хранить крупные почвенные монолиты в лабораториях и депозитариях. Для преодоления этих ограничений предлагалось проводить морфологический анализ почв с использованием балльной системы в поле, а для удобства было введено понятие морфона [5].

Появление и совершенствование цифровой фототехники в последние два десятилетия явилось тем самым драйвером для развития мезо- и макроморфологии почв, как в свое время микроскопия и технологии изготовления шлифов для микроморфологии. Качественные матрицы высокой светочувствительности, автоматические алгоритмы выбора баланса белого, возможности фотовспышек позволяют в достаточной мере правдиво передавать окраску почвы в условиях естественного освещения, что позволяет уйти от субъективизма текстовых описаний, существовавшего в доцифровую эпоху. Современная техника позволила задействовать в исследованиях информацию, что несут в себе морфологические рисунки, вскрываемые на зачистках почв и трудно поддающиеся описаниям. Достаточно уже одного взгляда, чтобы уловить основной мотив строения почвы и, следовательно, главный почвообразовательный процесс. Благодаря современным матрицам фотоаппаратов можно в пределах одного фотоснимка «путешествовать» по нескольким иерархическим уровням сразу – от первых миллиметров (уровень микроагрегатов и элементарных почвенных частиц) до метра и более (уровень педона и полипедона), что было невозможно ещё 20 лет назад. Это, а также программное обеспечение для обработки цифровых изображений вылилось в последние годы в развитие методов цифровой морфометрии почв [6–11].

Дополнительным драйвером прогресса морфологии почв стала концепция памяти почв, объединившая в себе подходы к расшифровке носителей почвенной памяти всех иерархических уровней структурной организации почв [12–15]. Большинство работ по интерпретации морфологического облика почв сосредотачиваются на отдельных факторах, главенствующих в формировании морфологических паттернов. Выполнены исследования, посвященные оценке роли почвенной фауны [16–18], корневых систем деревьев [19], ветровального морфогенеза [20–25], криогенеза [26–36], в том числе и в палеопочвах [37–39]. Реже, в силу большей сложности, про-

водится комплексный морфогенетический анализ почвенного профиля [40–42].

Для цифрового макроморфологического анализа необходимы качественные зачистки стенок почвенных выработок в разных проекциях. На практике получить фотографические материалы такого качества довольно трудозатратно, поэтому полезна кооперация с археологами, проводящими разведочные или спасательные работы на фоновых территориях или за пределами памятников при установлении их границ. Археологические материалы удобны для анализа почвенных морфологических паттернов, так как исследования памятников выполняются с помощью крупных раскопов, выполняемых путём прохождения послойных горизонтальных зачисток, сопровождаемых детальным фотографированием горизонтальных срезов, стратиграфий и детальной съемкой микрорельефа местности. Работа с материалами археологов в почвоведении не нова [43, 44], однако цифровые подходы к извлечению морфогенетической информации ещё малоразработаны. Единично встречаются работы, в которых почвенную информацию получают с помощью цифровой обработки фотографий почв на археологических раскопках, например [45].

В работе предложен подход к цифровому анализу изображений почвенных срезов и интерпретации полученной информации. Для этого выбраны подзолы, так как они обладают достаточно простым строением почвенного профиля, контрастными по цвету горизонтами и морфонами, границы между которыми легко определить. Исходные фотоматериалы были получены во время археологических исследований в средней тайге Западной Сибири.

Цель работы заключалась в применении методов цифрового анализа для выявления различий в генезисе подзолов двух форм микрорельефа в пределах одной катены. Проведение подобного исследования также ставило задачу расширить существующие весьма неполные представления о морфонно-горизонтной организации почв на легких отложениях западносибирской части бореального пояса.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в средней тайге Западной Сибири на левобережной террасе р. Большой Юган (левый приток р. Оби). Терраса сложена легкими аллювиальными слоистыми отложениями, перевесанными с поверхности. На них сформированы подзолы иллювиально-железистые, часто глееватые по WRB [46] Glossic Stagnic Folic Albic Podzol и Glossic Folic Albic Podzol (Lamellic). Для изучения влияния микрорельефа на морфологические свойства почвы использованы фотографии последовательных горизонтальных срезов подзолов. Фотографии были получены при проведении спасательных археологических раскопок на двух объектах – «селище Кулунигый 5» (60°24'29,4840" N, 73°56'56,6808" E) и «могильник Кулунигый 73» (60°24'28,8252" N, 73°56'49,8552" E). Кроме селища и могильника на краю и в глубине террасы имеются другие памятники, датирующиеся

в широком временном диапазоне от эпохи неолита до позднего Средневековья [47].

В рамках спасательных археологических работ на памятниках селище Кулунигый 5 и могильник Кулунигый 73 были заложены масштабные раскопы. В нашем исследовании использованы раскопы, не имеющие признаков антропогенного почвообразования, что позволяет использовать их как примеры типичных фоновых подзолов (рис. 1 в Приложении 2). Раскопы №№ 1–10 расположены в краевой части могильника Кулунигый 73, который находится на гриве (рис. 1В). Раскоп № 4 был заложен на периферии селища Кулунигый 5, в межгрядном понижении (западине). Этот раскоп был разделён на 19 секторов. Перепад высот между формами микрорельефа составляет 2,5–3 метра.

Все раскопы пройдены горизонтальными зачистками, а поуровневые планы фиксировались через каждые 5–10 см, вплоть до глубины в 75 см. Каждый уровень был сфотографирован общим планом с помощью квадрокоптера, а иногда дополнительно – фотоаппаратом по фрагментам с последующим сшиванием в Agisoft PhotoScan 1.4.3. Также фотографировались стратиграфические срезы стенок раскопов.

Для проведения морфометрического анализа были использованы четыре сектора селища Кулунигый 5 и четыре траншеи могильника Кулунигый 73. Общая площадь раскопок составила 158 м². Было проанализировано 76 горизонтальных срезов, общая площадь которых достигла 1653 м². Объём выработки составил 126 м³, что эквивалентно 196 почвенным разрезам глубиной и шириной по 80 см. Площадь вертикальных срезов составила 119 м², что сопоставимо с площадью 186 рабочих стенок почвенных разрезов.

Первый этап работы заключался в обработке фотографий путём выделения контуров следующих горизонтов и морфонов: (1) О – органогенных, (2) Е – подзолистых, (3) Еh – контактно-иллювиально-гумусовых, (4) BF1 и (5) BF2 – иллювиально-железистых, (6) ВС – переходных к почвообразующей породе, (7) Вох – гидрогенно-ожелезненных, (8) [AY] – погребенных серогумусовых. Отметим, что на горизонтальных срезах горизонты обычно выглядят как крупные морфоны.

Предварительно для отработки методики в программе ImageJ были опробованы 4 метода выделения границ перечисленных горизонтов: (1) ручное выделение морфонов инструментом «свободное выделение»; (2) автоматическое выделение функцией Threshold; (3) предварительная подготовка изображения в программе Adobe Photoshop с последующим использованием функции Threshold; (4) выделение функцией Color Threshold.

Выявлено, что площадь ВС горизонта можно вычислить только косвенно по разнице общей и суммарной площади BF и Е, что обусловлено сложностью определения границ между Е и ВС горизонтами. Обработка изображений перечисленными методами позволила получить следующие площади горизонтов в % для методов 1, 2, 3, 4 соответственно: BF – 19/15/32/43, ВС – 52/65/45/37, Е – 27/20/23/20.

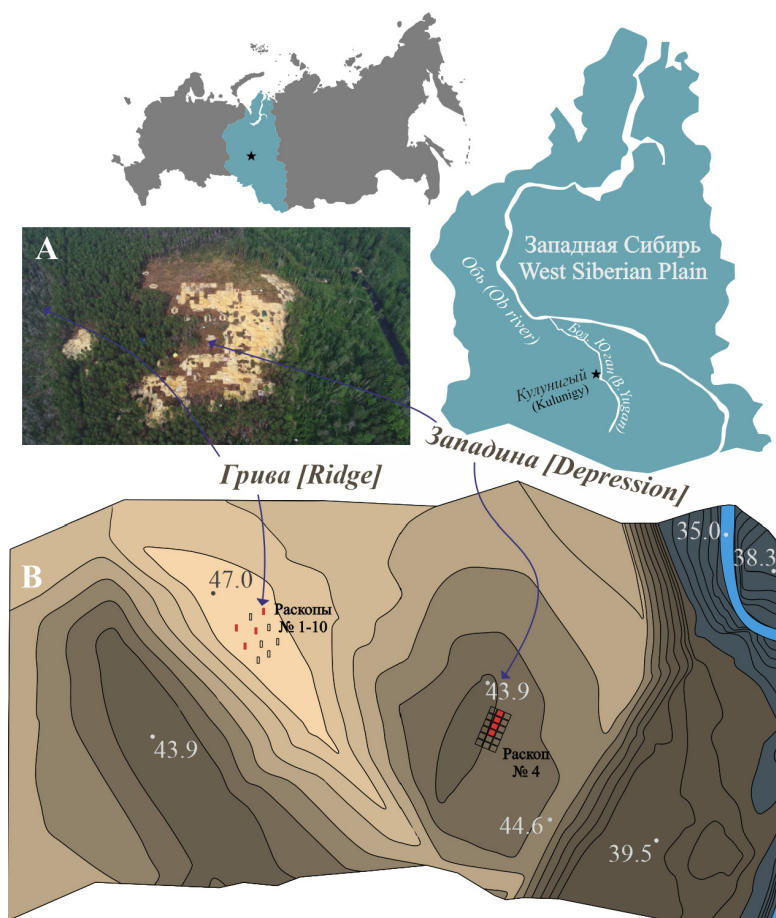


Рис. 1. Расположение объектов исследования: *A* – вид на место проведения археологических раскопок с дрона; *B* – расположение изученных археологических раскопок (красным) в микрорельефе с указанием абсолютных высотных отметок [Fig. 1. Location of the study objects: *A* - view of the archaeological excavation site from a drone; *B* - microtopographic location of the studied soil sections (red) indicating the altitude above sea level]

В методах 1 и 2 площадь неучтенных участков фотографии среза оказалась наибольшей, в связи с этим и завышенные результаты площади ВС горизонта. При использовании методов 3 и 4 классификации поддается большая часть изображения среза.

В случае использования в ImageJ функции автоматического выделения по цветовому диапазону (метод 4) возникает проблема невозможности применения одинаковых настроек ко всем фотографиям, так как условия освещения в момент фотографирования всегда разные. Также остаётся проблемой разделение Е и ВС горизонтов в связи со слабой контрастностью. Метод 3 по сравнению с предыдущим более трудоемкий, так как заключается в подготовке 5–6 вариантов одной фотографии с выделенными на них горизонтами в Adobe Photoshop для дальнейшего подсчета в ImageJ.

Длительность обработки компенсируется качеством, появляется возможность точнее обработать участки с тенью или бликами, непосредственно оценить площадь каждого горизонта, не прибегая к вычислению по разнице. В связи с этим был выбран метод 3, включавший предварительную подготовку фотографий в программе Adobe Photoshop CC 2018.

Второй этап работы включал анализ полученных изображений. Для каждого морфона создавался отдельный файл, в котором искомый морфон окрашивался в белый, а фон – в черный цвет. Далее это бинаризованное изображение открывалось в программе ImageJ 1.45 и с помощью функции Threshold производилось выделение морфонов и их дальнейший анализ. Морфоны размером менее 4 см² игнорировали. Для каждого среза рассчитывали следующие показатели. (1) Количество всех морфонов в шт./м² по глубинам срезов. (2) Количество морфонов каждого типа по глубинам срезов. (3) Area, площадь в % от анализируемого среза. (4) Perimetr, периметр морфона в см. (5) AR, отношение большей оси к меньшей. (6) Circularity (Circ), изометричность формы (значение 1,0 говорит о том, что выделенная область является кругом; чем ближе значение к 0, тем более плоскую форму имеет контур). Этот параметр чувствителен к пустотам в морфоне и неровностям границы. Параметр рассчитан по формуле

$$\text{Circ} = \frac{4\pi \cdot \text{area}}{\sqrt{\text{perimetr}}}.$$

(7) Solidity, схож с Circ ($R^2=0,84$), но в отличие от него он игнорирует форму и волнистость границы, реагирует на наличие лопастей и пустот в морфоне. Параметр рассчитан по формуле

$$\text{Solidity} = \frac{\sqrt{\text{area}/\pi}}{\text{perimetr}/(2\pi)}.$$

(8) Roundness (Round), показатель округлости внешнего контура, игнорирует пустоты в морфоне и форму границы контура. Параметр рассчитан по формуле

$$\text{Round} = \frac{4 \cdot \text{area}}{\pi \sqrt{\text{major} \cdot \text{axis}}}.$$

Статистическая и графическая обработка проведена в программах MS Excel 2019, STATISTICA 12, Grapher 15. Три образца углей были датированы в Познанской радиоуглеродной лаборатории (Poz) Университета имени Адама Мицкевича (Познань, Польша). Калибровка радиоуглеродного возраста проводилась с помощью онлайн-версии OxCal 4.4 на основе калибровочной кривой IntCal20 для Северного полушария [48].

Результаты исследования

Морфоаналитическая характеристика почв гряды и западины. Морфологический анализ горизонтальных и вертикальных срезов почв позволил выявить следующие почвенные морфологические элементы (горизонты) (рис. 2, 3):

О – органогенные морфоны, смесь белесо-серого песка, углей и детрита разной степени разложения. На горизонтальных срезах имеют вид небольших пятен.

Е – подзолистый горизонт, белесый песок в верхней части профиля на вертикальном сечении имеет сплошное простираие, относительно ровную верхнюю границу, за исключением случаев с механическим нарушением строения профиля. Нижняя граница горизонта волнистая, часто формирует разнообразные карманистые и языковатые структуры.

Eh – контактный подзоло-иллювиально-гумусовый морфон. На вертикальном срезе выглядит как серая или темно-серая полоска шириной 2–6 см на контакте горизонтов Е–BF1 или Е–BF2. На горизонтальном срезе выглядит как кайма вокруг Е морфонов.

BF1 (иллювиально-железистый горизонт) – 5–6 см полоса, ниже Eh, Е и реже О горизонтов. Имеет интенсивную темно-охристую окраску, часто по нижней границы встречаются железисто-марганцевые микроконкреции.

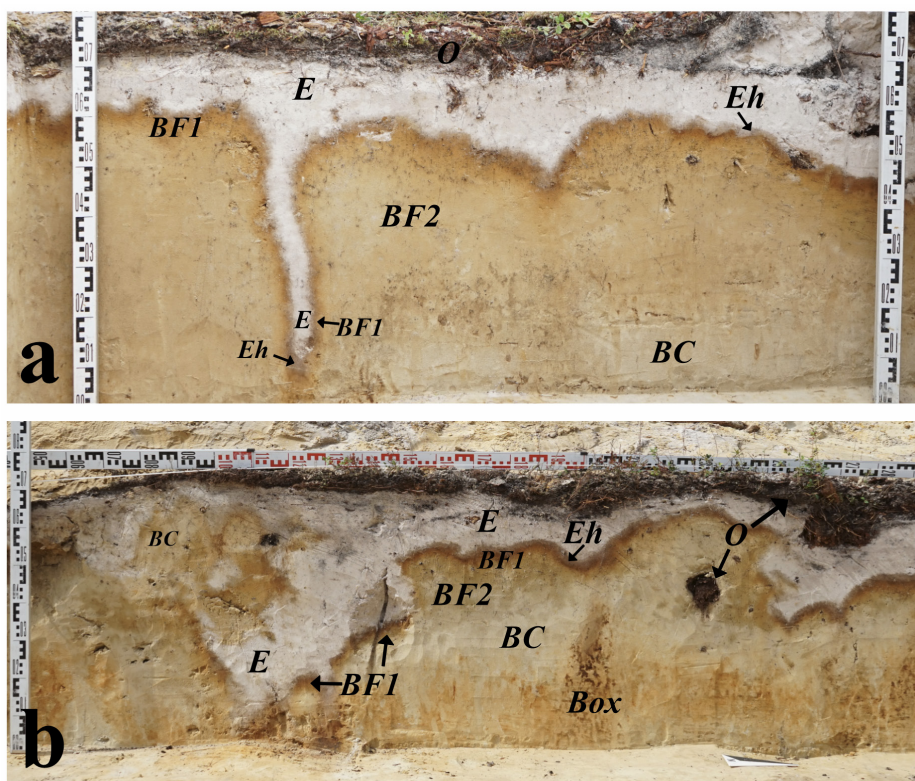


Рис. 2. Горизонты и морфоны профилей изученных почв:
a – подзол иллювиально-железистый языковатый на гряде;
b – подзол иллювиально-железистый языковатый глееватый в западине
 [Fig. 2. Horizons and morphons of the studied soil profiles: *a* - Glossic Albic Podzol (Lamellic) on the ridge; *b* - Glossic Stagnic Albic Podzol in the depression]

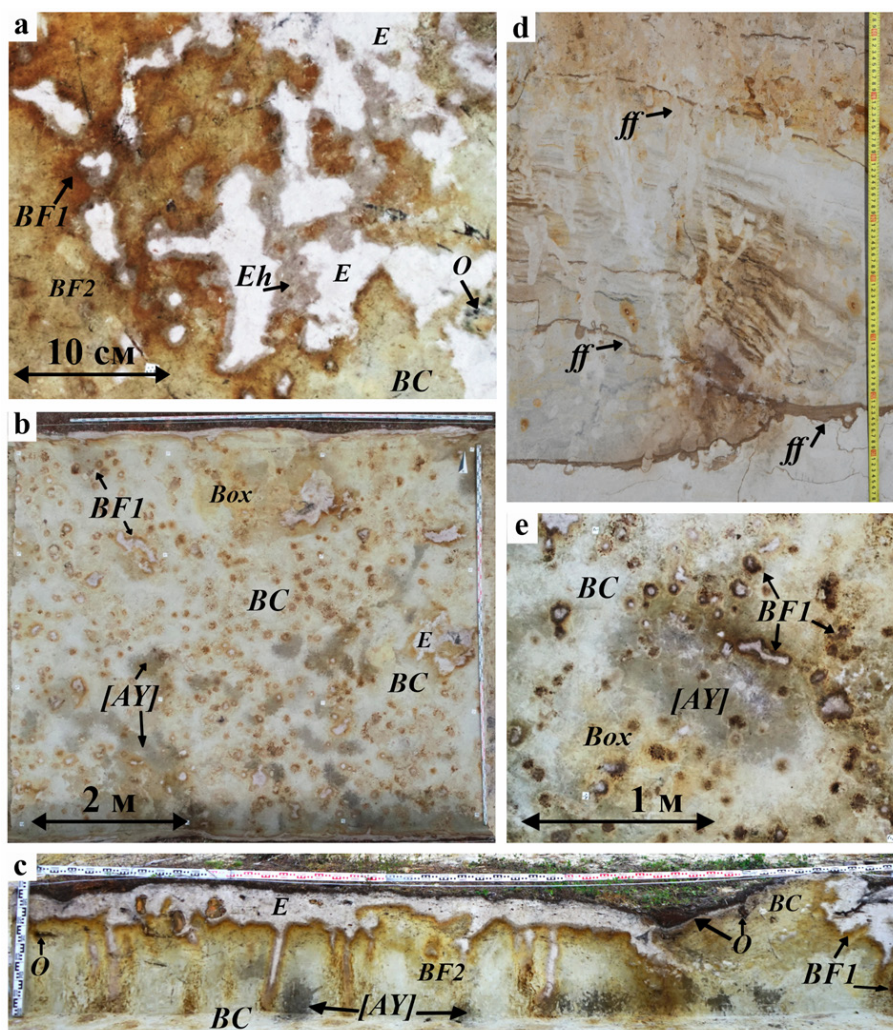


Рис. 3. Горизонты и морфоны профилей изученных почв: *a* – горизонтальный срез с морфонами O, E, Eh, BF1, BF2, BC; *b* – горизонтальный срез с морфонами E, [AY], BF1, Box, BC; *c* – профиль траншеи с морфонами O, E, BF1, BF2, [AY], BC; *d* – профиль с псевдофибрами; *e* – горизонтальный срез с морфонами [AY], BF1, Box, BC

[Fig. 3. Horizons and morphons of the studied soil profiles: *a* - horizontal section of morphons O, E, Eh, BF1, BF2, BC; *b* - horizontal section of morphons E, [AY], BF1, Box, BC; *c* - trench profile demonstrating the configuration of morphons O, E, BF1, BF2, [AY], BC; *d* - profile showing the distribution of lamellae; *e* - horizontal section of morphons [AY], BF1, Box, BC]

BF2 – морфоны светло-охристой окраски имеют крупные размеры. На стратиграфическом срезе всегда находится под BF1 горизонтом. Данный тип морфонов обладает слабоконтрастными границами по отношению к BF1 и BC морфонам.

Вох – гидрогенно-ожелезненные ржаво-охристые морфоны описаны в почвах западин (см. рис. 2b, 3b, 3e) в почвенном профиле имеют вид крупных пятен яркого-ржавого охристого цвета. Обычно они приурочены к ВС горизонту реже к BF1 и BF2, в этом случае имеют плохо различимые границы.

ВС – светло-палевый песок, в некоторых случаях он может иметь слоистую структуру, слабый охристый оттенок, псевдофибры.

[AY] – погребенные серогумусовые морфоны сохранившиеся от серогумусовой стадии почвообразования. В горизонтальном и вертикальном сечении представляют собой крупные песчаные морфоны серого цвета, если они находятся в ВС горизонте. Часто на данный тип может накладываться более позднее гидрогенное или иллювиальное ожелезнение, что приводит к усилению интенсивности окраски обоих типов морфонов. Из этих морфонов были отобраны образцы древесного угля для радиоуглеродного анализа. Полученные результаты показали раннеголоценовый возраст: 7801 ± 60 , 8346 ± 59 , 8546 ± 64 кал. л. н. (табл. 1). Значит, эти морфоны унаследованы от почв первой половины голоцена.

Псевдофибры – полосы, к которым в большинстве случаев приурочена смена гранулометрического состава. Имеют светло- и темно-охристую окраску и толщину, варьирующуюся в пределах 0,5–3 см. Ламели приурочены к ВС горизонту.

Е, BF1, BF2 и ВС горизонты присутствуют в почвах двух изученных форм рельефа, но имеют разную глубину нижней границы (табл. 1 в Приложении 1; рис. 4). Глубина нижней границы этих горизонтов статистически не различается.

В каждой форме рельефа имеются топоприуроченные типы морфонов. Псевдофибры характерны только для почв гривы, в основном они присутствуют в ВС горизонте, имеют различную интенсивность окрашивания и толщину. Иногда они могут находиться и в BF2 горизонте, однако в этом случае они или проявляются очень слабо, или сильно нарушены ветровалами и корнями (см. рис. 3d).

Таблица 1 [Table 1]

Результаты радиоуглеродного датирования углей из горизонтов [AY]
[Results of radiocarbon dating of coals from horizon [AY]]

Лаб. шифр [Lab code]	Разрез [Soil profile]	Глубина, см [Depth, cm]	Радиоуглеродный возраст, л. н. [Radiocarbon age, BP]	Калиброванный радиоуглеродный возраст, кал. лет назад [Calibrated radiocarbon age, cal. yr. BP]			
				Среднее [Average]	От [From]	До [To]	%
Poz-145308	Ky20-2	57	7780 ± 50	8546 ± 64	8645	8420	95,4
Poz-145310	Ky20-2	65	7550 ± 50	8346 ± 59	8424	8200	95,4
Poz-145311	Ky20-3	75	6970 ± 40	7801 ± 60	7926	7692	95,4

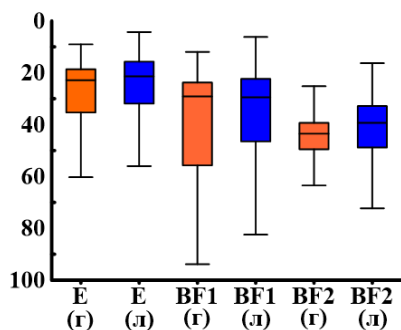


Рис. 4. Глубины нижних границ горизонтов. По оси x – глубины, по оси y – горизонты (медиана, нижние верхние квартили, минимум, максимум)

[Fig. 4. Depths of lower boundaries of horizons. On the x-axis depths are shown, and on the y-axis horizons are shown (median, lower and upper quartiles, minimum, maximum)]

В почвах западины встречаются Вох и [AY]. Первые встречаются в почвенных профилях в виде пятен в диапазоне глубин 20–70 см, максимальное их количество приурочено к 50 см. Вторые, погребенные серогумусовые, встречаются в диапазоне глубин 20–75 см и глубже (рис. 5).

Почвы западин характеризуются повышенными концентрациями углерода, железа и алюминия, демонстрируя элювиально-иллювиальный характер распределения (табл. 2). В горизонтах E и Eh содержание $C_{орг}$ варьируется от 0,12% до 0,43% в почвах западин, тогда как в почвах грив этот показатель не превышает 0,28% в горизонте Eh. Горизонты BF1 (0,50–0,57%) и BF2 (0,11–0,16%) имеют близкие значения. Наиболее низкие показатели характерны для горизонтов E, [AY], BC, не превышающие 0,12%. Содержание аморфного железа достигает максимума в горизонте BF1, причем в почвах грив концентрация этого элемента в 1,5 раза превышает значения, характерные для почв западин. Распределение алюминия имеет обратную тенденцию: наибольшие концентрации наблюдаются в почвах западин, где его содержание достигает 0,83%.

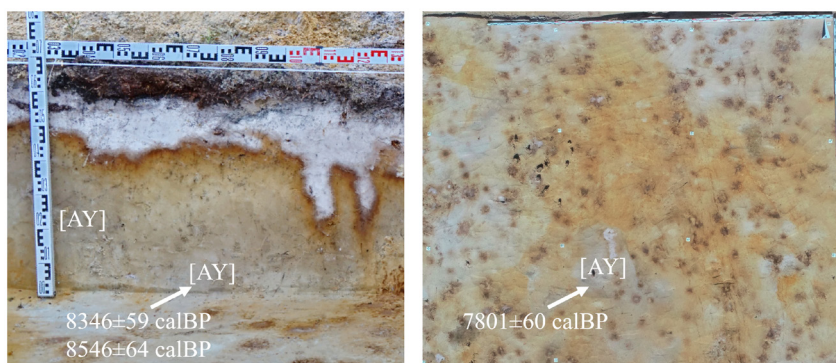


Рис. 5. Морфоны [AY] в изученных почвах западин на вертикальном и горизонтальном срезах

[Fig. 5. Morphons [AY] in the studied soils of depressions on vertical and horizontal sections]

Таблица 2 [Table 2]

Химические и хроматические свойства почв
[Chemical and chromatic properties of soils]

Горизонт/ Морфон [Horizon/ Morphon]	Глубина, см [Depth, cm]	Цвет по CIE L*a*b* [Color according to CIE]				Цвет по системе Манселла [Color according to the Munsell system]				C _{орг} [C _{org}]	Fe ₂ O ₃ (Тамм) [Fe ₂ O ₃ (Тамм)]	Al ₂ O ₃ (Тамм) [Al ₂ O ₃ (Тамм)]
		L*	a*	b*	Тон [Tone]	Светлота [Lightness]	Хрома [Chroma]					
Грива [Ridge]												
Opir	0–3(6)	22,8	1,9	3,5	9,2YR	2,2	0,7	н. о. [n. d.]	н. о. [n. d.]	н. о. [n. d.]	<0,01	<0,01
E	3(6)–28	72,3	3,3	9,8	10,0YR	7,1	1,6	<0,10	<0,10	<0,01	0,04	0,05
Eh	30–32	62,5	5,3	15,0	9,2YR	6,1	2,5	0,28	0,28	0,04	0,77	0,61
BF1	28–30	56,6	9,0	26,0	9,6YR	5,6	4,3	0,57	0,57	0,06	0,07	0,10
BF2	40–43	57,9	8,4	25,5	10,0YR	5,7	4,2	0,11	0,11	0,02	0,17	0,19
[AY-BF]	38–42	52,4	8,8	23,0	9,3YR	5,2	3,9	<0,10	<0,10	0,09	0,12	0,14
BC	77–90	69,3	2,3	16,3	2,3Y	6,8	2,4	<0,10	<0,10	0,07	0,02	0,05
Box	59–63	35,8	12,2	21,1	7,7YR	3,6	4,0	0,37	0,37	0,17	0,09	0,14
Псевдо-фибры [Lamellae]	125–130	53,0	7,6	20,7	9,6YR	5,2	3,5	0,12	0,12	0,09	0,09	0,14
Западина [Depression]												
Epir	14–17	48,6	2,8	6,7	9,1YR	4,7	1,4	0,46	0,46	<0,01	<0,01	0,02
E	10–14	69,1	3,9	11,2	9,0YR	6,8	1,9	0,12	0,12	<0,01	<0,01	<0,01
Eh	21–24	56,5	5,3	14,3	9,2YR	5,5	2,4	0,43	0,43	0,07	0,07	0,18

Горизонт/ Морфон [Horizon/ Morphon]	Глубина, см [Depth, cm]	Цвет по CIE L*a*b* [Color according to CIE]				Цвет по системе Манселла [Color according to the Munsell system]				C _{opr} [C _{org}]	Fe ₂ O ₃ (Тамм) [Fe ₂ O ₃ (Тамм)]	Al ₂ O ₃ (Тамм) [Al ₂ O ₃ (Тамм)]
		L *	a *	b *	Тон [Tone]	Светлота [Lightness]	Хрома [Chroma]					
%												
BF1	16–19	56,2	8,8	27,7	0,1Y	5,5	4,5	0,50	0,49	0,83		
BF2	24–27	62,8	3,8	18,6	1,5Y	6,2	2,8	0,16	0,09	0,59		
[AY]	62–67	61,3	2,2	11,8	1,5Y	6,0	1,7	0,11	0,02	0,13		
BC	74–77	70,4	1,5	13,7	2,3Y	6,9	1,9	<0,10	<0,01	0,11		
E/Box	61–63	47,9	6,3	14,5	8,6YR	4,7	2,5	0,15	<0,01	0,04		
Box	74–76	42,9	9,5	22,1	8,6YR	4,2	3,7	0,27	0,08	0,33		

Характеристика морфонов на горизонтальных срезах. В почвах обеих форм рельефа наибольшее количество морфонов приурочено к средней части профиля, рис. 6а. Крупные и редкие морфоны расположены на верхних срезах до глубины 20 см, рис. 6б. Суммарная площадь морфонов с наименьшей педогенной переработкой материала (BC, BF₂, Вох) постепенно увеличивается к нижней части профиля, рис. 6с (табл. 2 в Приложении 1).

Грива и западина не имеют достоверных различий между средними размерами всех морфонов и площадями морфонов с наименьшей педогенной переработкой материала, однако достоверно различаются по количеству морфонов (табл. 3 в Приложении 1).

Крупные и многочисленные морфоны органогенного горизонта сосредоточены в верхней части профиля (рис. 7а, 7б), проникая вплоть до глубин 50 см. Морфоны О между почвами гривы и западины по площади и количеству не различаются (табл. 7 в Приложении 1). Е горизонт (рис. 7с, 7д) в верхней части профиля имеет крупные единичные морфоны. С глубиной количество Е морфонов увеличивается (максимум на 25 см), а площадь уменьшается. По площади Е морфонов грива и западина не различаются, за исключением глубины 15 см ($p=0,03$, $U=0,0$). По количеству морфонов грива и западина разделились, однако при сравнении по глубинам различия только на 35 см ($p=0,06$, $U=1$). Е_h морфоны (рис. 7е, 7ф) на гриве не отличаются от западины ни по площади, ни по количеству морфонов.

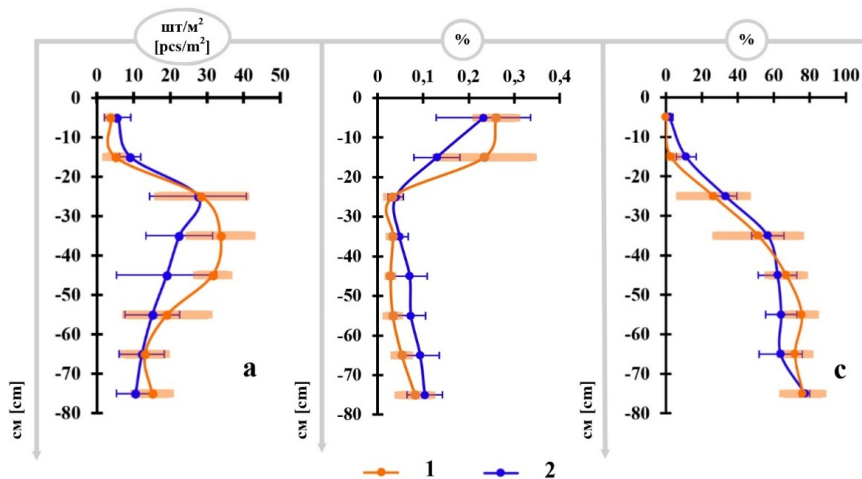


Рис. 6. Изменение по глубине в подзолах гривы (1) и западины (2): а – среднего количества морфонов всех типов на м² среза (штук/м²); б – средней площади единичного морфона от площади среза в % на основе усреднения морфонов всех типов; с – сумма площадей (в % от площади изученного среза) наименее переработанных почвообразованием горизонтов BC, BF₂ на гриве и BC, BF₂, Вох в западине [Fig. 6. Variation with depth in Podzols ridge (1) and depression (2): а - average number of all morphons per m² of section (pieces/m²); б - average area of a single morphon from the section area in % based on averaging of morphons of all types; с - sum of areas (in % of the area of the studied section) of the least transformed by soil processes horizons BC, BF₂ on the ridge and in BC, BF₂, Box in the depression]

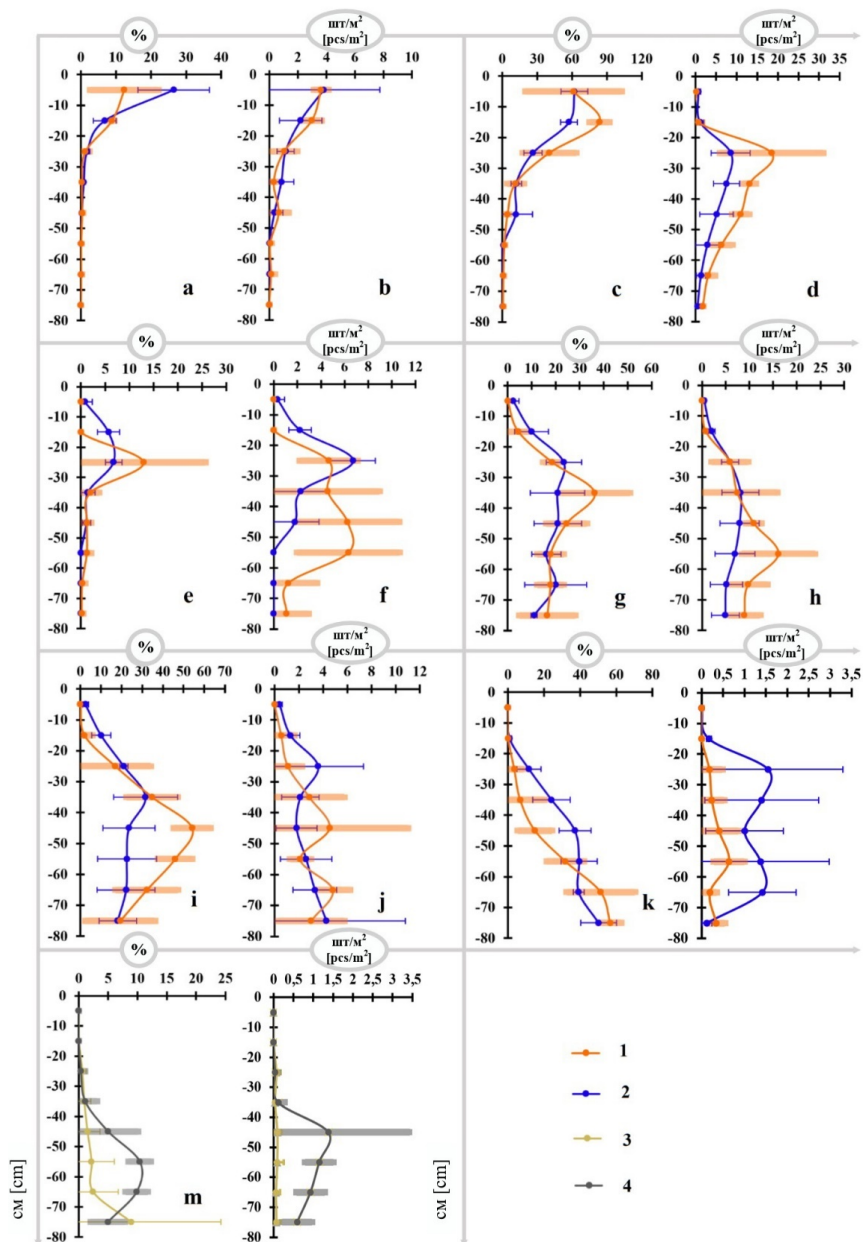


Рис. 7. Распределение по глубинам средних площадей горизонтов (%) и среднего количества морфонов (шт./м²) горизонтов О (а, б), Е (с, d), Еh (е, f), BF1 (g, h), BF2 (i, j), BC (k, l) на гряде (1) и в западине (2). Распределение по глубина средних площадей (м) и среднего количества морфонов на м² (n) Box (3) и [AY] (4) в западине

[Fig. 7. Distribution by depth of average areas (in %) and average number of morphons (pieces/m²) of horizons О (a, b), Е (c, d), Еh (e, f), BF1 (g, h), BF2 (i, j), BC (k, l) on the ridge (1) and in the depression (2). Distribution by depth of average areas (m) and average number of morphons per m² (n) for Box (3) and [AY] (4) in the depression]

Наибольшую площадь E_h занимает на 25 см (табл. 4 в Приложении 1), максимальное количество этих морфонов в западине приурочено к 25 см, а на гриве – к 45–55 см (табл. 5 в Приложении 1). По средней площади и количеству BF1 морфонов (см. рис. 7g, 7h) между гривой и западиной нет различий. По BF2 морфонам (см. рис. 7i, 7j) почвы гривы и западины не различаются, а площадь максимальна на 35 и 45 см соответственно (табл. 4 в Приложении 1). Сравнение по глубинам BC морфонов выявило разницу средней площади морфона на глубине 45 и 55 см ($p=0,03$, $U=0$ и $p=0,06$, $U=1$). В отличие от почв гривы в западине BC морфоны начинают появляться уже в верхней части профиля (см. рис. 7k, 7l).

Окисленно-глеевые морфоны редкие, появляются только в нижней части профиля (см. рис. 7m, 7n и табл. 6 в Приложении 1). Погребенные серогумусовые морфоны [AY] (см. рис. 7m, 7n) залегают глубже 40 см, достигая максимальной площади на срезе 55 см, а максимального количества на 45 см (табл. 6 в Приложении 1).

Морфометрическая характеристика отдельных типов морфонов. Морфометрические показатели органогенного горизонта гривы и западины (рис. 3в в Приложении 2) статистических различий не имеют (табл. 8 в Приложении 1). Solidity (рис. 3d в Приложении 2) имеет схожее распределение по профилю. Морфоны на гриве имеют более округлую форму (рис. 3а в Приложении 2). Эллипсоидность или вытянутость морфонов варьируется в широких пределах (рис. 3b в Приложении 2). Периметр морфонов (рис. 3е в Приложении 2) уменьшается к нижней части профиля.

Геометрия E морфонов (рис. 4 в Приложении 2) между гривой и западиной не различается (табл. 8 в Приложении 1). AR (рис. 4b в Приложении 2), Roundness (рис. 4c в Приложении 2) незначительно меняются по профилю. На гриве встречаются достаточно вытянутые морфоны на глубине 65 см (рис. 4b в Приложении 2). Контур элювиальных морфонов на гриве более волнистый (рис. 4а в Приложении 2). Периметр морфонов уменьшается с глубиной (рис. 4е в Приложении 2).

Морфоны BF1 имеют овальную форму (рис. 5b, 5c в Приложении 2), по профилю AR (рис. 5b в Приложении 2) и Roundness (рис. 5c в Приложении 2) распределены равномерно. В западине морфоны более округлые, чем на гриве (табл. 8 в Приложении 1, рис. 5а в Приложении 2). Высокие значения Solidity указывают на отсутствие «дыр» в морфонах обеих форм рельефа (рис. 5d в Приложении 2). Периметр (рис. 5е в Приложении 2) отличается сильной вариативностью.

BF2 горизонт обладает таким же распределением и значением морфометрических показателей, как и BF1 за исключением нескольких отличий (табл. 8 в Приложении 1, рис. 6 в Приложении 2). Circularity (рис. 6а в Приложении 2) в западине больше, чем на гриве на всех глубинах. На срезах 45 см в почвах гривы морфоны более вытянутые (рис. 6b в Приложении 2). Периметр BF2 (рис. 6е в Приложении 2) меняется на гриве в более широком диапазоне. В основном представляет собой изометричные формы, которые не имеют большого количества лопастей и пустот (рис. 6d в Приложении 2).

ВС морфоны между почвами гривы и западины отличаются по двум параметрам *Circularity* и *Solidity* (табл. 8 в Приложении 1). Форма морфонов в западине по сравнению с гривой ближе к кругу (рис. 7а в Приложении 2) по всему профилю, за исключением 35 см, там кривые пересекаются. В почвах гривы и западины ВС представлен сложными морфонами изометричной формы (рис. 7с в Приложении 2), которые имеют плавные границы (рис. 7d в Приложении 2) и небольшое количество полостей (рис. 7с, 7b в Приложении 2).

Морфометрические показатели *Eh* горизонта (табл. 8 в Приложении 1, рис. 8 в Приложении 2) достоверно различаются только по *Roundness* (рис. 8с в Приложении 2). Округлость внешнего контура морфонов на гриве выше, чем в западине. Низкие значения *Circularity* (рис. 8а в Приложении 2) и *Solidity* (рис. 8d в Приложении 2) обусловлены наличием крупных полостей. На гриве округлость постепенно снижается к нижней части профиля, в то время как в западине этот показатель дифференциации не имеет. Вытянутость морфонов меняется незначительно (рис. 8b в Приложении 2). Периметр морфонов к нижней части профиля уменьшается, максимальные значения на гриве и в западине приходятся на разные глубины (рис. 8е в Приложении 2).

В средней части профиля *Вох* морфоны более округлые (рис. 9а в Приложении 2). *Вох* морфоны имеют плавные очертания (рис. 9d в Приложении 2), изометричную вытянутую форму (рис. 9b, 9с в Приложении 2). [АУ] морфоны имеют вытянутую (рис. 9а в Приложении 2) овальную форму (рис. 9b в Приложении 2) с плавными ровными границами (рис. 9d в Приложении 2), не имеют пустот (рис. 9с в Приложении 2).

В табл. 9–15 (Приложение 2) для всех горизонтов приведены морфометрические параметры изученных морфонов по двум формам рельефа.

Анализ морфометрических данных методом главных компонент был проведён для двух выборок. Первая выборка представляла собой морфометрические параметры и глубины залегания для 23 137 морфонов гривы и западины (рис. 10а, 10с в Приложении 2). Её анализ позволил выделить три кластера: параметры (*Rnd*, *Sld*, *Cr*), положительно скоррелированные с первым и вторым фактором; положительно – с первым и отрицательно со вторым фактором (*Ar*, *ArT*, *P*); отрицательно – с двумя факторами (*D*, *AR*). Видно, что большая часть морфонов в почвах гривы и западины в этих факторах распределена одинаково (рис. 10а в Приложении 2). Выделяется небольшая группа морфонов западины, отличающаяся размерами и сложностью формы. Наиболее круглые морфоны залегают глубже по почвенному профилю и имеют небольшой размер. Крупные морфоны имеют более вытянутую форму. Вторая выборка состояла из средних значений морфонов для каждого среза всех индивидуальных секторов и траншей раскопов. Кластеризация параметров оказалась менее выраженной (рис. 10b, 10d в Приложении 2).

Далее проанализировали распределение отдельных горизонтов в пространстве двух выявленных факторов. При рассмотрении индивидуальных морфонов видно их схожее распределение, копирующее групповой общий

паттерн. Выбиваются только морфоны Вох горизонта (рис. 11 в Приложении 2). Однако различия в распределении морфонов в пространстве факторов, полученном по выборке средних значений параметров на единичный, выражены сильнее (рис. 12 в Приложении 2). Особенно это заметно у Е и ВС, формирующих очень крупные контуры сложной формы.

Обсуждение результатов

Выполненная работа продолжает серию морфоаналитических исследований песчаного почвообразования в континентальных условиях Западной Сибири [49–53]. Данное исследование сосредоточено на макроморфологическом уровне изучения результатов педогенеза в условиях хорошо фильтрующих древнеэоловых песчаных отложений под бореальной растительностью в пределах речных среднетаёжных террас, имеющих довольно сложную климатическую историю почвообразования [54], осложненную антропогенными воздействиями древних обществ [47, 55], что нашло отражение в пирогенных архивах района исследования [51]. Как отмечал В.Д. Тонконогов [56], при сильном колебании свойств почв на небольшом пространстве, как это наблюдается для подзолов, характер пространственных закономерностей изменения свойств почв и причин, их обуславливающих, может быть установлен достаточно достоверно только количественными методами исследования.

Микротопография является важным фактором, контролирующим формирование катен на песчаных почвообразующих породах. В таких катенах в условиях гумидного климата при движении от верхних частей склонов к их подножьям происходит уменьшение мощности подзолистого горизонта и увеличение мощности иллювиального, одновременно с ростом содержания в нём органического вещества. Такие закономерности расположения подзолистых катен характерны для разных континентов и климатических условий [57, 58]. Главную роль в формировании подобных катенарных сочетаний отводят латеральной подзолизации [59], в ходе которой вдоль склона мигрируют алюмо-железо-органические коллоиды.

Рассмотренное сопряжение подзолов по микрорельефу развивается на перепаде высот 3,1 м в условиях коротких склонов от гривы к центру западины. Это небольшой перепад, поэтому латеральная подзолизация проявилась в изученном сопряжении не столь ярко, как это описывается в литературе для длинных склонов. В почве гривы площадь морфонов Е горизонта была больше до глубины 35 см, ниже площадь этих морфонов больше уже в западине до глубины 55 см, после чего они сравниваются (см. рис. 7; табл. 4 в Приложении 1). Такое изменение можно объяснить большим проникновением по языкам водных растворов в условиях западины. Хотя в приповерхностной части условия складываются для оподзоливания лучше на гриве, как это и бывает наиболее часто [29, 50, 57–59]. Если рассматривать глубину нижней границы горизонтов Е и ВF1 как показатель степени оподзоливания, то заметна лишь тенденция к более близкому расположению этих границ к поверхности почвы (см. рис. 4).

Неожиданным результатом оказалось глубокое проникновение морфонов О горизонта, который является поверхностным. Он фиксировался вплоть до глубины в 65 см, хотя его площадь и упала ниже 1% с глубины 35 см. Такое расположение этого горизонта связано с корневыми ходами и западинами ветровалов, в которые погружены эти морфоны.

Самые яркие и характерные морфоны, осложняющие горизонтное строение подзолов средней тайги Западной Сибири – языки и карманы [30]. В средней тайге языки в основном биогенного и фильтрационного элювиально-иллювиального происхождения [51], севернее широко распространены языки криогенного происхождения [60]. Полученные данные в полной мере отражают эту особенность строения. Так, если в среднем глубина нижней границы горизонта Е укладывается в 20–25 см (см. рис. 4, 7с), после чего площадь Е морфонов резко уменьшается. То количество этих морфонов, наоборот, возрастает, имея максимум на глубине 25 см. На гриве их количество на этой глубине больше в 2 раза, чем в западине. Ниже происходит плавное падение их числа. На глубине 75 см в почвах гривы встречаемость языков составляет в среднем $1,7 \pm 0,2$ шт./м², а в западине $0,5 \pm 0,8$ шт./м². При этом размер, если его оценивать по периметру, больше у языков западины, что также подтверждает большее количество мигрирующих вод по этим преимущественным путям миграции влаги.

Впервые для подзолов описан контактный подзоло-иллювиально-гумусовый Еh морфон, залегающий всегда между горизонтами Е и BF1 (см. рис. 3а и рис. 7е, 7f). Толщина его на вертикальном срезе превышает 2 см только лишь в языках, где он достигает мощности нескольких см. При анализе литературы не удалось найти описание данного морфона. Его аналитические свойства показывают накопление в нём в основном углерода органических соединений, в отличие от горизонта BF1, где резко увеличено содержание оксалатно-растворимого железа, в сравнении с Е горизонтом. Отмечено, что этот морфон отсутствует в местах недавних ветровальных нарушений. Возможно, его формирование связано с адсорбцией органических коллоидов на контакте с BF1 горизонтом [61], песчаные зерна которого покрыты железистыми пленками.

В поведении иллювиально-железистых горизонтов прослеживают общие черты для обеих форм рельефа. На гриве заметно большее количество BF1 морфонов (см. рис. 7g, 7h), как и Е морфонов, связанных с языками. Их максимум в почвах гривы смещен вглубь относительно максимума в западине. Число языков в почвах гривы больше, а размер их меньше. Число BF2 морфонов в почвах гривы и западины схоже, а вот размер уже больше в почвах гривы. Максимум площади BF2 горизонта в западине расположен на 10 см выше, чем в почве гривы. Это связано с появлением морфонов Вох в почве западины, с максимумом площади в диапазоне глубин 55–65 см.

Кроме Вох, вторым топоприуроченным морфоном является погруженный серогумусовый [AY] материал реликтового горизонта первой половины голоцена, о чём свидетельствует возраст древесных углей, извлеченных из этих морфонов (см. табл. 1). И хотя в средней тайге Западной Сибири

гумусовые голоценовые реликты только начали изучаться [62], учитывая общий контекст распространения вторых гумусовых горизонтов на Восточно-Европейской равнине и в Западной Сибири [63], предсказуемым является и их встречаемость в среднетаёжных почвах, что демонстрируют полученные данные. Площадь реликтов [AY] достигает $10,4 \pm 1,9\%$ на горизонтальном срезе на глубине 55 см (см. рис. 7*м*). Полученные результаты свидетельствуют, что дальнейшие поиски гумусовых реликтов целесообразнее всего проводить в микропонижениях, где они лучше сохраняются, будучи защищенными капиллярной каймой.

Полученные геометрические параметры почвенных морфонов свидетельствуют об их парагенезисе, что наглядно показал метод главных компонент (рис. 11 в Приложении 2). Лишь в западине выделена группа морфонов, отличающаяся размерами и сложностью формы. Это морфоны Вох горизонта, имеющего иной генезис. Остальные морфоны имеют не только близкие геометрические параметры, но и размеры, совпадающие с размером корневых систем деревьев.

В формировании морфологических паттернов в подзолах иных регионов мира основное участие принимают процессы, связанные с жизнью корневых систем деревьев, их отмиранием и движением воды по сформированным преимущественным путям миграции влаги [19, 64, 65]. Ранее для ключевого участка мы описали основные фитогенные морфологические структуры подзолов [51], а для более северных районов показали глубокие ветровальные нарушения почв сосной обыкновенной [66].

Проведенная работа подтвердила, что в распределении морфонов по профилю, изменении их формы с глубиной принимают участие три основных агента, связанных с биомеханикой и параллельной гидролого-биогеохимической дифференциацией.

Первый – это проникновение корневых систем вглубь. Благодаря этому формируются многочисленные глубокие языки округлой формы в горизонтальном сечении. Второй – ветровальные нарушения почв, приводящие к формированию крупных вытянутых или округлых, эллипсовидных структур. Эти два агента отвечают и за проникновение морфонов О горизонта вплоть до глубин 60 см. Морфоны горизонта ВС благодаря ветровалам встречаются уже на глубине 15 см. Можно предположить большую активность ветровального морфогенеза в западинах, так как площадь ВС морфонов выше в верхней части почв западин в сравнении с аналогичными глубинами почв на гриве. Все геометрические параметры показали заметную изометричность, округлость описанных морфонов. Третий – это элювиально-иллювиальная дифференциация по корневым ходам и ветровальным почвенным комплексам. Благодаря этим процессам происходят расширение исходных нарушений, а также их углубление, в том числе и ниже 50 см горизонтов E, BF1 и BF2.

Проведенный морфоаналитический анализ подзолов демонстрирует перспективность данного подхода для оценки внутрипочвенной неоднородности, в том числе и связанной с содержанием углерода. Выполненная работа расширяет представление о генезисе западносибирских среднетаёжных

подзолов. Дополнительно данный подход можно применять и для более точных референсных расчётов запасов почвенного органического углерода и сопряженных с ним химических элементов. Предложенный подход мог бы быть применен и в иных природных зонах. Однако в представленной методологии работа является весьма трудоемкой, и на современном технологическом этапе её вполне можно автоматизировать благодаря алгоритмам искусственного интеллекта.

Заключение

На основе материалов археологических раскопов разработан и успешно апробирован метод цифрового макроморфометрического анализа почвенных срезов с использованием программ Adobe Photoshop и ImageJ. Получены количественные данные о распределении и геометрических параметрах (площадь, периметр, форма) морфонов генетических горизонтов (O, E, Eh, BF, BC, B_{ox}, [AY]) в подзолах западносибирской средней тайги. Установлены статистически значимые различия в составе и строении почв двух сопряженных форм микрорельефа (грива, западина). В почвах западин диагностированы гидрогенно-ожелезнённые (B_{ox}) и реликтовые погребённые серогумусовые ([AY]) морфоны раннеголоценового возраста, а на гривах – псевдофибры. Показано, что формирование сложной морфонной организации подзолов является результатом совместного воздействия трёх основных агентов: проникновения корневых систем деревьев, ветровальных нарушений почвы и последующей элювиально-иллювиальной дифференциации вещества по созданным биогенным проводящим путям. Подтверждена перспективность цифрового морфометрического подхода для объективной количественной оценки пространственной неоднородности почвенного профиля, что открывает новые возможности для реконструкции генезиса почв и уточнения запасов почвенного органического углерода.

Приложения 1, 2 доступны по ссылке <https://doi.org/10.17223/19988591/72/1>

Список источников

1. Герасимова М.И., Губин С.В., Шоба С.А. Микроморфология почв природных зон СССР. Пушкино : ОНТИ ПНЦ РАН, 1992. 214 с.
2. Stoops G., Sedov S., Shoba S. Regoliths and soils on volcanic ash // Interpretation of micromorphological features of soils and regoliths / ed. by G. Stoops, V. Marcelino, F. Mees. 2nd ed. Amsterdam : Elsevier, 2018. PP. 721–751. doi: 10.1016/B978-0-444-63522-8.00025-5
3. Bockheim J.G. Diversity of diagnostic horizons in soils of the contiguous USA: A case study // Catena. 2018. Vol. 168. PP. 5–13. doi: 10.1016/j.catena.2017.10.016
4. Hartemink A.E., Zhang Y., Bockheim J.G., Curi N., Silva S.H.G., Grauer-Gray J., Lowe D.J., Krasilnikov P. Soil horizon variation: A review // Advances in Agronomy / ed. by D.L. Sparks. USA : Elsevier, 2020. Vol. 160, № 1. PP. 125–185. doi: 10.1016/bs.agron.2019.10.003
5. Корнблум Э.А., Михайлов И.С., Ногина Н.А., Таргульян В.О. Базовые шкалы свойств морфологических элементов почв. М. : Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 1982. 57 с.

6. Martínez F.S.J., Muñoz-Ortega F.J., Caniego Monreal F.J., Kravchenko A.N., Wang W. Soil aggregate geometry: Measurements and morphology // *Geoderma*. 2015. Vol. 237–238. PP. 36–48. doi: 10.1016/j.geoderma.2014.08.003
7. Hartemink A.E., Minasny B. Towards digital soil morphometrics // *Geoderma*. 2014. Vol. 230–231, № 2. PP. 305–317. doi: 10.1016/j.geoderma.2014.03.008
8. Bryk M. Macrostructure of diagnostic B horizons relative to underlying BC and C horizons in Podzols, Luvisol, Cambisol, and Arenosol evaluated by image analysis // *Geoderma*. 2016. Vol. 263. PP. 86–103. doi: 10.1016/j.geoderma.2015.09.014
9. Grauer-Gray J., Hartemink A.E. Raster sampling of soil profiles // *Geoderma*. 2018. Vol. 318. PP. 99–108. doi: 10.1016/j.geoderma.2017.12.029
10. Zhang Y., Hartemink A.E. A method for automated soil horizon delineation using digital images // *Geoderma*. 2019. Vol. 343. PP. 97–115. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.02.002
11. Плотникова О.О., Романис Т.В., Куст П.Г. Сравнение методов цифрового анализа изображений для морфометрической характеристики почвенных агрегатов в шлифах // *Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева*. 2020. № 104. С. 199–222. doi: 10.19047/0136-1694-2020-104-199-222
12. Козловский Ф.И., Горячкин С.В. Почва как зеркало ландшафта и концепция информационной структуры почвенного покрова // *Почвоведение*. 1996. № 3. С. 288–297.
13. Таргульян В.О., Горячкин С.В. Память почв: почва как память биосферно геосферно-антропогенных взаимодействий. М. : Изд-во ЛКИ, 2008. 692 с.
14. Лойко С.В., Герасько Л.И., Кулижский С.П. Группировка носителей почвенной памяти (на примере северной части ареала черневых систем) // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2011. № 3. С. 38–49.
15. Таргульян В.О., Бронникова М.А. Память почв: теоретические основы концепции, современное состояние и перспективы развития // *Почвоведение*. 2019. № 3. С. 259–275. doi: 10.1134/S0032180X19030110
16. Abe S.S., Yamamoto S., Wakatsuki T. Soil-particle selection by the mound-building termite *Macrotermes bellicosus* on a sandy loam soil catena in a Nigerian tropical savanna // *Journal of Tropical Ecology*. 2009. Vol. 25, № 4. PP. 449–452. doi: 10.1017/S02664674090006142
17. Pietsch D. Krotovinas—soil archives of steppe landscape history // *Catena*. 2013. Vol. 104. PP. 257–264. doi: 10.1016/j.catena.2012.12.003
18. Ponomarenko D., Ponomarenko E. Describing krotovinas: A contribution to methodology and interpretation // *Quaternary international*. 2019. Vol. 502. PP. 238–245. doi: 10.1016/j.quaint.2018.05.037
19. Pawlik, Ł., Šamonil P. Biomechanical and biochemical effects recorded in the tree root zone – soil memory, historical contingency and soil evolution under trees // *Plant and Soil*. 2018. Vol. 426. PP. 109–134. doi: 10.1007/s11104-018-3622-9
20. Карпачевский Л.О., Дмитриев Е.А., Скворцова Е.А., Басевич В.Ф. Роль вывалов в формировании структуры почвенного покрова // *Структура почвенного покрова и использование почвенных ресурсов*. М. : Наука, 1978. С. 37–42.
21. Shaetzl J.S., Johnson D.L., Burns S.F., Small T.W. Tree uprooting: Review of terminology, process, and environmental implications // *Canadian Journal of Forest Research*. 1989. Vol. 19, № 1. PP. 1–11. doi: 10.1139/x89-00
22. Васенев И.И., Таргульян В.О. Ветровал и таежное почвообразование: Режимы, процессы, морфогенез почвенных сукцессий. М. : Наука, 1995. 247 с.
23. Бобровский М.В. Лесные почвы европейской России. Биотические и антропогенные факторы формирования / под ред. А.С. Комарова. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 392 с.
24. Bobrovsky M.V., Loyko S.V. Patterns of pedoturbation by tree uprooting in forest soils // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. Vol. 1 (1). PP. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2016-1-3

25. Brantley S.L., Eissenstat D.M., Marshall J.A., Godsey S.E., Balogh-Brunstad Z., Karwan D.L., Papuga S.A., Roering J., Dawson T.E., Evaristo J., Chadwick O., McDonnell J.J., Weathers K.C. Reviews and syntheses: On the roles trees play in building and plumbing the critical zone // *Biogeosciences*. 2017. Vol. 14, № 22. PP. 5115–5142. doi: 10.5194/bg-14-5115-2017
26. Васильевская В.Д., Иванов В.В. Почвы севера Западной Сибири. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1986. 225 с.
27. Bockheim J.G., Tarnocai C. Recognition of cryoturbation for classifying permafrost-affected soils // *Geoderma*. 1998. Vol. 81, № 3–4. PP. 281–293. doi: 10.1016/S0016-7061(97)00115-8
28. Ping C.L., Bockheim J.G., Kimble J.M., Michaelson G.J., Walker D.A. Characteristics of cryogenic soils along a latitudinal transect in Arctic Alaska // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 1998. Vol. 103 (D22). PP. 28917–28928. doi: 10.1029/98JD02024
29. Горячкин С.В. Почвенный покров севера (структура, генезис, экология, эволюция). М. : ГЕОС, 2010. 414 с.
30. Гаврилова И.П., Долгова Л.С. Песчаные почвы среднетаежной подзоны Западной Сибири // *Природные условия Западной Сибири*. М. : Изд-во Моск. ун-та. 1972. № 2. С. 34–50.
31. Матышак Г.В., Богатырев Л.Г., Гончарова О.Ю., Бобрик А.А. Особенности развития почв гидроморфных экосистем северной тайги Западной Сибири в условиях криогенеза // *Почвоведение*. 2017. № 10. С. 1155–1164. doi: 10.7868/S0032180X17100069
32. Murton J.B., Worsley P., Gozdzik J. Sand veins and wedges in cold aeolian environments // *Quaternary Science Reviews*. 2000. Vol. 19, № 9. PP. 899–922. doi: 10.1016/S0277-3791(99)00045-1
33. Смоленцев Б.А. Структура почвенного покрова сибирских увалов (северотаежная подзона Западной Сибири). Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2002. 117 с.
34. Morse P.D., Burn C.R. Field observations of syngenetic ice wedge polygons, outer Mackenzie Delta, western Arctic coast, Canada // *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*. 2013. Vol. 118, № 3. PP. 1320–1332. doi: 10.1002/jgrf.20086
35. Rémillard A.M., Hétu B., Bernatchez P., Buylaert J-P., Murray A.S., St-Onge G., Geach M. Chronology and palaeoenvironmental implications of the ice-wedge pseudomorphs and composite-wedge casts on the Magdalen Islands (eastern Canada) // *Boreas*. 2015. Vol. 44, № 4. PP. 658–675. doi: 10.1111/bor.12125
36. Wolfe S.A., Morse P.D., Neudorf C.M., Kokelj S.V., Lian O.B., O'Neill H.B. Contemporary sand wedge development in seasonally frozen ground and paleoenvironmental implications // *Geomorphology*. 2018. Vol. 308. PP. 215–229. doi: 10.1016/j.geomorph.2018.02.015
37. Макеев А.О. Поверхностные палеопочвы лёссовых водоразделов Русской равнины. М. : Молнет, 2012. 300 с.
38. Bertran P., Andrieux E., Antoine P., Sylvie C., Deschodt L., Gardere P., Marion H., Legentil C., Arnaud L., Liard M., Mercier N., Moine O., Sitzia L., Van Vliet-Lanoë B. Distribution and chronology of Pleistocene permafrost features in France: Database and first results // *Boreas*. 2014. Vol. 43, № 3. PP. 699–711. doi: 10.1111/bor.12025
39. Овчинников А.Ю., Алифанов В.М., Худяков О.И. Влияние палеокриогенеза на формирование серых лесных почв Центральной России // *Почвоведение*. 2020. № 10. С. 1170–1181. doi: 10.31857/S0032180X20100147
40. Makeev A., Lebedeva M., Kaganova A., Rusakov A., Kust P., Romanis T., Yanina T., Kurbanov R. Pedosedimentary environments in the Caspian Lowland during MIS5 (Srednaya Akhtuba reference section, Russia) // *Quaternary International*. 2021. Vol. 590. PP. 164–180. doi: 10.1016/j.quaint.2021.03.015
41. Kust P., Makeev A., Lessovaia S., Milanovsky E., Rusakov A., Abrosimov K., Belyaev V., Ryazantsev P. Polygenetic features in Retisols, formed in Moscow (Late Saalian)

- glacial till // *Catena*. 2022. Vol. 214, № 106245. PP. 1–21. doi: 10.1016/j.catena.2022.106245
42. Garankina E.V., Lobkov V.A., Shorkunov I.G., Belyaev V.R. Identifying relict periglacial features in watershed landscape and deposits of Borisoglebsk Upland, Central European Russia // *Journal of the Geological Society*. 2022. Vol. 179, № 5. doi: 10.1144/jgs2021-135
 43. Воробьева Г.А. Почва как летопись природных событий Прибайкалья: проблемы эволюции и классификации почв. Иркутск : Изд-во ИГУ, 2010. 205 с.
 44. Долгих А.В., Александровский А.Л. Почвы и культурный слой Великого Новгорода // *Почвоведение*. 2010. № 4. С. 515–526. doi: 10.1134/S1064229310050017
 45. Wang Q., Hartemink A.E., Jiang Z., Jin N., Sun Z. Digital soil morphometrics of crotonas in a deep Alfisol derived from loess in Shenyang, China // *Geoderma*. 2017. Vol. 301. PP. 11–18. doi: 10.1016/j.geoderma.2017.04.010
 46. 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.
 47. Дудко А.А., Васильева Ю.А., Бычков Д.А. Результаты полевых археологических работ Юганского отряда в Сургутском районе Ханты-Мансийского автономного округа-Югры в 2018 году // *Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий*. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2018. Т. 24. С. 470–473.
 48. Reimer P.J., Austin W.E.N., Bard E. et al. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP) // *Radiocarbon*. 2020. Vol. 62, № 4. PP. 725–757. doi: 10.1017/RDC.2020.41
 49. Konstantinov A., Loiko S., Kurasova A., Konstantinova E., Novoselov A., Istigechev G., Kulizhskiy S. First findings of buried late-glacial paleosols within the dune fields of the Tomsk Priobye region (SE Western Siberia, Russia) // *Geosciences*. 2019. Vol. 9, № 2. 82. doi: 10.3390/geosciences9020082
 50. 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) // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2020. № 49. С. 6–24. doi: 10.17223/19988591/49/1
 51. Лойко С.В., Кузьмина Д.М., Дудко А.А., Константинов А.О., Васильева Ю.А., Курасова А.О., Лим А.Г., Кулижский С.П. Древесные угли в подзолах средней тайги Западной Сибири как индикатор истории геосистем // *Почвоведение*. 2022. № 2. С. 176–192. doi: 10.31857/S0032180X22020083
 52. Loiko S.V., Klimova N.V., Kritkov I.V., Kuzmina D.M., Kulizhsky S.P. Soils and vegetation of the riverside floodplain in the hydrological continuum of the southern tundra within the Pur–Taz interfluvium (Western Siberia) // *Acta Biologica Sibirica*. 2023. Vol. 9. PP. 293–315. doi: 10.5281/zenodo.7879848
 53. Loiko S.V., Krickov I.V., Shefer N.V., Nedyak I., Manasypov R.M., Kulizhskiy S.P. Soils and vegetation of the permafrost floodplain of the small river Tenyakha (Meso-yakha basin, Western Siberia) // *Acta Biologica Sibirica*. 2024. Vol. 10. PP. 1779–1803. doi: 10.5281/zenodo.14542969
 54. Pupyshcheva M.A., Blyakharchuk T.A. The impact of wildfires on the dynamics of vegetation cover in the middle taiga subzone of Western Siberia during the Holocene // *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2024. Vol. 15, № 3. PP. 200–210. doi: 10.18822/edgccc634013
 55. Визгалов Г.П., Фролов И.В., Никулин М.С. Селище Кулунигый 5: история археологического изучения и новые открытия // *История и современное мировоззрение*. 2022. Т. 4, № 4. С. 103–112. doi: 10.33693/2658-4654-2022-4-4-103-112
 56. Тонконогов В.Д. Опыт статистического анализа географических закономерностей почвообразования на примере песчаных подзолов севера Русской равнины // *Почвоведение*. 1971. № 2. С. 17–27.

57. Bourgault R.R., Ross D.S., Bailey S.W. Chemical and morphological distinctions between bertical and lateral podzolization at Hubbard Brook // Soil Science Society of America Journal. 2024. Vol. 79. PP. 428–439. doi: 10.2136/sssaj2014.05.0190
58. Jankowski M. The evidence of lateral podzolization in sandy soils of Northern Poland // Catena. 2014. Vol. 112. PP. 139–147. doi: 10.1016/j.catena.2013.03.013
59. Sommer M., Halm D., Geisinger C., Andruschkewitsch I., Zarei M., Stahr K. Lateral podzolization in a sandstone catchment // Geoderma. 2001. Vol. 103 (3–4). PP. 231–247. doi: 10.1016/S0016-7061(01)00018-0
60. Sheinkman V.S., Sedov S.N., Ovchinnikov A.Y., Maksharov A.M. Role of cryogenic and cryopedogenic processes of the past in the formation of Al-Fe-humus soils in the Nadym–Pur interfluvium, north of Western Siberia // Eurasian Soil Science. 2025. Vol. 58. 182. doi: 10.1134/S1064229325602409
61. Moens C., Dondeyne S., Panagea I., Smolders E. Depth profile of colloidal iron in the pore water of an Albic Podzol // European Journal of Soil Science. 2022. Vol. 73, № 5. 13305. doi: 10.1111/ejss.13305
62. Курасова А.О. Природно-антропогенная эволюция почв среднетаежной подзоны Западной Сибири в голоцене : дис. ... канд. биол. наук. Томск : Томский государственный университет, 2025. 189 с.
63. Alexandrovskiy A.L., Chendev Y.G., Yurtaev A.A. Soils with the second humus horizon, paleochernozems, and the history of pedogenesis at the border between forest and steppe areas // Eurasian Soil Science. 2022. Vol. 55. PP. 127–146. doi: 10.1134/S1064229322020028
64. Schaetzl R.J. Effects of treethrow microtopography on the characteristics and genesis of Spodosols, Michigan, USA // Catena. 1990. Vol. 17 (2). PP. 111–126. doi: 10.1016/0341-8162(90)90002-U
65. Martinez P., Buurman P., do Nascimento D.L., Vidal-Torrado P. Substantial changes in podzol morphology after tree-roots modify soil porosity and hydrology in a tropical coastal rainforest // Plant Soil. 2021. Vol. 463. PP. 77–95. doi: 10.1007/s11104-021-04896-y
66. Истигечев Г.И., Лойко С.В., Кузьмина Д.М., Крицков И.В., Кулижский С.П. Ветровальные почвенные комплексы в ареале альфегумусовых почв северной тайги Западной Сибири // Почвенные ресурсы Сибири: вызовы XXI века : сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 110-летию выдающегося организатора науки и первого директора ИПА СО РАН Романа Викторовича Ковалева, 4–8 декабря 2017 г., г. Новосибирск / отв. ред. А.И. Сысо. Томск : Издательский Дом Томского государственного университета, 2017. Ч. I. С. 71–75. doi: 10.17223/9785946216456/16

References

1. Gerasimova MI, Gubin SV, Shoba SA. Mikromorfologiya pochv prirodnikh zon SSSR [Micromorphological features of the USSR zonal soils]. Dobrovol'skiy GV, editor. Pushchino: Pushchino Scientific Center RAS Publ.; 1992. 215 p. In Russian
2. Stoops G, Sedov S, Shoba S. Regoliths and soils on volcanic ash. In: Interpretation of micromorphological features of soils and regoliths, 2nd ed. Stoops G, Marcelino V, Mees F, editors. Amsterdam: Elsevier; 2018. pp. 721–751. doi: 10.1016/B978-0-444-63522-8.00025-5
3. Bockheim JG. Diversity of diagnostic horizons in soils of the contiguous USA: A case study. *Catena*. 2018;168:5–13. doi: 10.1016/j.catena.2017.10.016
4. Hartemink AE, Zhang Y, Bockheim JG, Curi N, Silva SHG, Grauer-Gray J, Lowe DJ, Krasilnikov P. Soil horizon variation: A review. In: Advances in Agronomy. Sparks DL, editor. USA: Elsevier; 2020;160(1):125–185. doi: 10.1016/bs.agron.2019.10.003

5. Kornblyum EA, Mikhaylov IS, Nogina NA, Targul'yan VO. Bazovye shkaly svoystv morfologicheskikh elementov pochv [Basic scales of properties of soil morphological elements]. Moscow: Pochvennyy instiut im. VV. Dokuchaeva Publ.; 1982. 57 p. In Russian
6. Martinez FSJ, Muñoz-Ortega FJ, Caniego Monreal FJ, Kravchenko AN, Wang W. Soil aggregate geometry: Measurements and morphology. *Geoderma*. 2015;237-238:36-48. doi: 10.1016/j.geoderma.2014.08.003
7. Hartemink AE, Minasny B. Towards digital soil morphometrics. *Geoderma*. 2014;230-231(2):305-317. doi: 10.1016/j.geoderma.2014.03.008
8. Bryk M. Macrostructure of diagnostic B horizons relative to underlying BC and C horizons in Podzols, Luvisol, Cambisol, and Arenosol evaluated by image analysis. *Geoderma*. 2016;263:86-103. doi: 10.1016/j.geoderma.2015.09.014
9. Grauer-Gray J, Hartemink AE. Raster sampling of soil profiles. *Geoderma*. 2018;318:99-108. doi: 10.1016/j.geoderma.2017.12.029
10. Zhang Y, Hartemink AE. A method for automated soil horizon delineation using digital images. *Geoderma*. 2019;343:97-115. doi: 10.1016/j.geoderma.2019.02.002
11. Plotnikova OO, Romanis TV, Kust PG. Comparison of digital image analysis methods for morphometric characterization of soil aggregates in thin sections. *Dokuchaev Soil Bulletin*. 2020;104:199-222. doi: 10.19047/0136-1694-2020-104-199-222
12. Kozlovskiy FI, Goryachkin SV. Pochva kak zerkalo landshafta i kontseptsiya informatsionnoy struktury pochvennogo pokrova [Soil as a mirror of landscape and the concept on informational structure of soil cover]. *Pochvovedenie*. 1996;3:288-297. In Russian
13. Targul'yan VO, Goryachkin SV. Pamyat' pochv: pochva kak pamyat' biosferno geosferno-antropogennykh vzaimodeystviy [Soil memory: Soil as a memory of biosphere-geosphere-anthropogenic interactions]. Moscow: LKI Publ.; 2008. 692 p. In Russian
14. Loyko SV, Gerasko LI, Kulizhsky SP. Grouping the carriers of soil memory (the case of the northern area chernovaya taiga). *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;3(15):38-49. In Russian, English summary
15. Targulian VO, Bronnikova MA. Soil memory: Theoretical basics of the concept, its current state, and prospects for development. *Eurasian Soil Science*. 2019;52:229-243. doi: 10.1134/S0032180X19030110
16. Abe SS, Yamamoto S, Wakatsuki T. Soil-particle selection by the mound-building termite *Macrotermes bellicosus* on a sandy loam soil catena in a Nigerian tropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*. 2009;25(4):449-452. doi: 10.1017/S0266467409006142
17. Pietsch D. Krotovinas-soil archives of steppe landscape history. *Catena*. 2013;104:257-264. doi: 10.1016/j.catena.2012.12.003
18. Ponomarenko D, Ponomarenko E. Describing krotovinas: A contribution to methodology and interpretation. *Quaternary international*. 2019;502:238-245. doi: 10.1016/j.quaint.2018.05.037
19. Pawlik Ł, Šamonil P. Biomechanical and biochemical effects recorded in the tree root zone - soil memory, historical contingency and soil evolution under trees. *Plant and Soil*. 2018;426:109-134. doi: 10.1007/s11104-018-3622-9
20. Karpachevskiy LO, Dmitriev EA, Skvortsova EA, Basevich VF. Rol' vyvalov v formirovaniy struktury pochvennogo pokrova [The role of landfalls in the formation of the structure of soil cover]. *Struktura pochvennogo pokrova i ispol'zovanie pochvennykh resursov*. Moscow: Nauka, 1978. pp. 37-42. In Russian
21. Shatzel JS, Johnson DL, Burns SF, Small TW. Tree uprooting: Review of terminology, process, and environmental implications. *Canadian Journal of Forest Research*. 1989;19(1):1-11. doi: 10.1139/x89-00
22. Vasenev II, Targulyan VO. Windthrow and taiga soil formation (regimes, processes, morphogenesis of soil successions). Moscow: Nauka; 1995. 247 p.
23. Bobrovsky MV. Forest soil in European Russia: Biotic and anthropogenic factors of soil formation. Komarov AS, editor. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2010. 359 p. In Russian, English summary

24. Bobrovsky MV, Loyko SV. Patterns of pedoturbation by tree uprooting in forest soils. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1:1-21. doi: 10.21685/2500-0578-2016-1-3
25. Brantley SL, Eissenstat DM, Marshall JA, Godsey SE, Balogh-Brunstad Z, Karwan DL, Papuga SA, Roering J, Dawson TE, Evaristo J, Chadwick O, McDonnell JJ, Weathers KC. Reviews and syntheses: On the roles trees play in building and plumbing the critical zone. *Biogeosciences*. 2017;14(22):5115-5142. doi: 10.5194/bg-14-5115-2017
26. Vasil'evskaya VD, Ivanov VV. Pochvy severa Zapadnoy Sibiri [Soils of the north Western Siberia]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1986. 225 p. In Russian
27. Bockheim JG, Tarnocai C. Recognition of cryoturbation for classifying permafrost-affected soils. *Geoderma*. 1998;81(3-4):281-293. doi: 10.1016/S0016-7061(97)00115-8
28. Ping CL, Bockheim JG, Kimble JM, Michaelson GJ, Walker DA. Characteristics of cryogenic soils along a latitudinal transect in Arctic Alaska. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 1998;103(22):28917-28928. doi: 10.1029/98JD02024
29. Goryachkin SV. Pochvennyy pokrov Severa (struktura, genesis, ekologiya, evolyutsiya) [The soil cover of the North (structure, genesis, ecology, evolution)]. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 414 p. In Russian
30. Gavrilova IP, Dolgova LS. Peschanye pochvy srednetaezhnoy podzony Zapadnoy Sibiri [Sandy soils of the middle taiga subzone of Western Siberia]. In: *Prirodnye usloviya Zapadnoy Sibiri* [Natural conditions of Western Siberia]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1972. pp. 34-50. In Russian
31. Matyshak GV, Bogatyrev LG, Goncharova OY, Bobrik AA. Specific features of the development of soils of hydromorphic ecosystems in the northern taiga of Western Siberia under conditions of cryogenesis. *Eurasian Soil Sciences*. 2017;50:1115-1124. doi: 10.1134/S1064229317100064
32. Murton JB, Worsley P, Gozdzik J. Sand veins and wedges in cold aeolian environments. *Quaternary Science Reviews*. 2000;19(9):899-922. doi: 10.1016/S0277-3791(99)00045-1
33. Smolentsev BA. Struktura pochvennogo pokrova sibirskikh uvalov (severotaezhnaya podzona Zapadnoy Sibiri) [Structure of the soil cover of the Siberian ridges (northern taiga subzone of Western Siberia)]. Novosibirsk: Siberian Branch Publ.; 2002. 117 p. In Russian
34. Morse PD, Burn CR. Field observations of syngenetic ice wedge polygons, outer Mackenzie Delta, western Arctic coast, Canada. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*. 2013;118(3):1320-1332. doi: 10.1002/jgrf.20086
35. Rémillard AM, Hétu B, Bernatchez P, Buylaert J-P, Murray AS, St-Onge G, Geach M. Chronology and palaeoenvironmental implications of the ice-wedge pseudomorphs and composite-wedge casts on the Magdalen Islands (eastern Canada). *Boreas*. 2015;44(4):658-675. doi: 10.1111/bor.12125
36. Wolfe SA, Morse PD, Neudorf CM, Kokelj SV, Lian OB, O'Neill HB. Contemporary sand wedge development in seasonally frozen ground and palaeoenvironmental implications. *Geomorphology*. 2018;308:215-229. doi: 10.1016/j.geomorph.2018.02.015
37. Makeev AO. Poverkhnostnye paleopochvy lessovykh vodorazdelov Russkoy ravniny [Surface paleosols of loess areas in the center of the Russian plain]. Moscow: Molnet; 2012. 260 p. In Russian
38. Bertran P, Andrieux E, Antoine P, Sylvie C, Deschodt L, Gardere P, Marion H, Legentil C, Arnaud L, Liard M, Mercier N, Moine O, Sitzia L, Van Vliet-Lanoë B. Distribution and chronology of Pleistocene permafrost features in France: Database and first results. *Boreas*. 2014;43(3):699-711. doi: 10.1111/bor.12025
39. Ovchinnikov AY, Alifanov VM, Khudyakov OI. The impact of paleocryogenesis on the formation of gray forest soils in Central Russia. *Eurasian Soil Sciences*. 2020;53:1354-1364. doi: 10.1134/S1064229320100142
40. Makeev A, Lebedeva M, Kaganova A, Rusakov A, Kust P, Romanis T, Yanina T, Kurbanov R. Pedosedimentary environments in the Caspian Lowland during MIS5 (Srednaya Akhtuba reference section, Russia). *Quaternary International*. 2021;590:164-180. doi: 10.1016/j.quaint.2021.03.015

41. Kust P, Makeev A, Lessovaia S, Milanovsky E, Rusakov A, Abrosimov K, Belyaev V, Ryazantsev P. Polygenetic features in Retisols, formed in Moscow (Late Saalian) glacial till. *Catena*. 2022;214(106245):1-21. doi: 10.1016/j.catena.2022.106245
42. Garankina EV, Lobkov VA, Shorkunov IG, Belyaev VR. Identifying relict periglacial features in watershed landscape and deposits of Borisoglebsk Upland, Central European Russia. *Journal of the Geological Society*. 2022;179(5). doi: 10.1144/jgs2021-135
43. Vorob'eva GA. Pochva kak letopis' prirodnikh sobytiy Pribaykal'ya: problemy evolyutsii i klassifikatsii pochv [Soil as a chronicle of natural events in the Baikal region: problems of soil evolution and classification]. Irkutsk: Izd-vo Irkut. gos. un-ta; 2010. 205 p. In Russian
44. Dolgikh AV, Aleksandrovskii AL. Soils and cultural layers in Velikii Novgorod. *Eurasian Soil Science*. 2010;43(5):477-487. doi: 10.1134/S1064229310050017
45. Wang Q, Hartemink AE, Jiang Z, Jin N, Sun Z. Digital soil morphometrics of crotonas in a deep Alfisol derived from loess in Shenyang, China. *Geoderma*. 2017;301:11-18. doi: 10.1016/j.geoderma.2017.04.010
46. 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.
47. Dudko AA, Vasilyeva YuA, Bychkov DA. Results of field archaeological works of the Yugansk detachment in the Surgut region of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug (Yugra) in 2018. *Archeology, Ethnography, and Anthropology of Siberia and Adjacent Territories*. 2018;24:470-473. In Russian
48. Reimer PJ, Austin WEN, Bard E et al. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*. 2020;62(4):725-757. doi: 10.1017/RDC.2020.41
49. Konstantinov A, Loiko S, Kurasova A, Konstantinova E, Novoselov A, Istigechev G, Kulizhskiy S. First findings of buried late-glacial paleosols within the dune fields of the Tomsk Priobye region (SE western Siberia, Russia). *Geosciences*. 2019;9(2):82. doi: 10.3390/geosciences9020082
50. 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
51. Loiko SV, Kuz'mina DM, Dudko AA, Konstantinov AO, Vasil'eva YA, Kurasova AO, Lim AG, Kulizhskii SP. Charcoals in the Middle Taiga Podzols of Western Siberia as an Indicator of Geosystem History. *Eurasian Soil Science*. 2022;55(2):154-168. doi: 10.1134/S1064229322020089
52. Loiko SV, Klimova NV, Kritkov IV, Kuzmina DM, Kulizhsky SP. Soils and vegetation of the riverside floodplain in the hydrological continuum of the southern tundra within the Pur–Taz interfluvium (Western Siberia). *Acta Biologica Sibirica*. 2023;9:293-315. doi: 10.5281/zenodo.7879848
53. Loiko SV, Krickov IV, Shefer NV, Nedyak I, Manasyov RM, Kulizhskiy SP. Soils and vegetation of the permafrost floodplain of the small river Tenyakh (Messoyakh basin, Western Siberia). *Acta Biologica Sibirica*. 2024;10:1779-1803. doi: 10.5281/zenodo.14542969
54. Pupyshcheva MA, Blyakharchuk TA. The impact of wildfires on the dynamics of vegetation cover in the middle taiga subzone of Western Siberia during the Holocene. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2024;15(3):200-210. doi: 10.18822/edgccc634013
55. Vizgalov GP, Frolov IV, Nikulin MS. Selishche Kulunigyy 5: istoriya arkhеologicheskogo izucheniya i novye otkrytiya [Kulunigyy 5 settlement: The history of archaeological research and new discoveries]. *History and Modern Perspectives*. 2022;4(4):103-112. doi: 10.33693/2658-4654-2022-4-4-103-112. In Russian
56. Tonkonogov VD. Opyt statisticheskogo analiza geograficheskikh zakonornostey pochvoobrazovaniya na primere peschanykh podzolov severa Russkoy ravniny [Experience in

- statistical analysis of geographical patterns of soil formation using the example of sandy podzols in the north of the Russian Plain]. *Pochvovedenie*. 1971;2:17-27. In Russian
57. Bourgauff RR, Ross DS, Bailey SW. Chemical and morphological distinctions between vertical and lateral podzolization at Hubbard Brook. *Soil Science Society of America Journal*. 2024;79:428-439. doi: 10.2136/sssaj2014.05.0190
 58. 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
 59. Sommer M, Halm D, Geisinger C, Andruschkewitsch I, Zarei M, Stahr K. Lateral podzolization in a sandstone catchment. *Geoderma*. 2001;103(3-4):231-247. doi: 10.1016/S0016-7061(01)00018-0
 60. Sheinkman VS, Sedov SN, Ovchinnikov AY, Maksharov AM. Role of cryogenic and cryopedogenic processes of the past in the formation of Al-Fe-humus soils in the Nadym-Pur interfluvium, North of Western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2025;58:182 doi: 10.1134/S1064229325602409
 61. Moens C, Dondeyne S, Panagea I, Smolders E. Depth profile of colloidal iron in the pore water of an Albic Podzol. *European Journal of Soil Science*. 2022;73(5):13305. doi: 10.1111/ejss.13305
 62. Kurasova AO. *Prirodno-antropogennaya evolyutsiya pochv srednetazhnoy podzony Zapadnoy Sibiri v golotsene* [Natural-anthropogenic evolution of soils in the mid-taiga subzone of Western Siberia during the Holocene. CandSci. Dissertation Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 2025. 189 p. In Russian.
 63. Alexandrovskiy AL, Chendev YG, Yurtaev AA. Soils with the second humus horizon, paleochnozems, and the history of pedogenesis at the border between forest and steppe areas. *Eurasian Soil Science*. 2022;55:127-146. doi: 10.1134/S1064229322020028
 64. Schaetzl RJ. Effects of treethrow microtopography on the characteristics and genesis of Spodosols, Michigan, USA. *Catena*. 1990;17(2):111-126. doi: 10.1016/0341-8162(90)90002-U
 65. Martinez P, Buurman P, do Nascimento DL, Vidal-Torrado P. Substantial changes in podzol morphology after tree-roots modify soil porosity and hydrology in a tropical coastal rainforest. *Plant Soil*. 2021;463:77-95. doi: 10.1007/s11104-021-04896-y
 66. Istigechev GI, Loyko SV, Kuz'mina DM, Kritskov IV, Kulizhskiy SP. Pit-and-mound topography in the podzols area of northern taiga of Western Siberia. In: *Pochvennye resursy Sibiri: vyzovy XXI veka*. Sbornik materialov Vserossiyskoy nauch. konf. s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoy 110-letiyu vydavushchegosya organizatora nauki i pervegogo direktora IPA SO RAN Romana Viktorovicha Kovaleva [Soil Resources of Siberia: Challenges of the 21st Century. Proc. of the All-Russian Sci. Conf. with International Participation Dedicated to the 110th Anniversary of the Outstanding Organizer of Science and the First Director of the Institute of Soil Soils of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Roman Viktorovich Kovalev (Novosibirsk, Russia, 4-8 December, 2017)]. Syso AI, editor. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University; 2017. Part I. pp. 71-75. In Russian. English summary. doi: 10.17223/9785946216456/16

67.

Информация об авторах:

Кузьмина Дарья Михайловна, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9121-5407>

E-mail: kuzmina.d.m.95@gmail.com

Лойко Сергей Васильевич, канд. биол. наук, зав. лабораторией биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

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

E-mail: s.loyko@yandex.ru

Курасова Алина Олеговна, м. н. с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

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

E-mail: kurasovalina@gmail.com

Дудко Александр Андреевич, инженер-исследователь, Научно-производственный центр «АРХЕО» (Омск, Россия).

E-mail: a-dudko9@mail.ru

Васильева Юлия Александровна, инженер-исследователь, Ямальская археологическая экспедиция (Салехард, Россия).

E-mail: jvsl@mail.ru

Константинов Александр Олегович, м. н. с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

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

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

Кулижский Сергей Павлович, д-р биол. наук., зав. каф. почвоведения и экологии почв, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

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

E-mail: kulizhskiy@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Daria M. Kuzmina, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the BioGeoClim Laboratory, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9121-5407>

E-mail: kuzmina.d.m.95@gmail.com

Sergey S. Loiko, Cand. Sci. (Biol.), Head of the BioGeoClim Laboratory, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

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

E-mail: s.loyko@yandex.ru

Alina O. Kurasova, junior researcher of the BioGeoClim Laboratory, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

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

E-mail: kurasovalina@gmail.com

Alexander A. Dudko, research engineer, Scientific and Production Center "ARHEO" (Omsk, Russian Federation)

E-mail: a-dudko9@mail.ru

Yulia A. Vasilyeva, research engineer, Yamal Archaeological Expedition (Salekhard, Russian Federation).

E-mail: jvsl@mail.ru

Alexandr O. Konstantinov, junior researcher of the BioGeoClim Laboratory, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

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

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

Sergey P. Kulizhsky, Doctor Sci. (Biol.), Head of the Department of Soil Science and Soil Ecology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

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

E-mail: kulizhskiy@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.02.2025;
одобрена после рецензирования 25.10.2025; принята к публикации 16.12.2025.*

*The article was submitted 25.02.2025;
approved after reviewing 25.10.2025; accepted for publication 16.12.2025.*

Научная статья

УДК 631.417.1

doi: 10.17223/19988591/72/2

Запасы почвенного углерода в лесных экосистемах Томь-Яйского междуречья (Западная Сибирь)

Татьяна Валериевна Раудина¹, Сергей Геннадьевич Копысов²,
Наталья Александровна Чернова³,
Александр Максимович Крупин⁴

^{1, 2, 3, 4} *Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
Томск, Россия*

^{1, 2, 3} *Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8953-883X>, tanya_raud@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-5478-7385>, kas.sgs@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-1951-7192>, naitina79@mail.ru

⁴ krupinam@rambler.ru

Аннотация. Неотъемлемой частью бореальных ландшафтов являются лесные почвы, играющие ведущую роль в биогеохимическом цикле углерода и содержащие до 40% его общепланетарных запасов. Уровень накопления углерода в этих почвах отличается высокой пространственной неоднородностью, что важно учитывать, оценивая углеродный баланс. В ходе проведенного исследования определены количественные показатели вариабельности содержания углерода и его запасы в серых и темно-серых почвах темнохвойных лесов Западной Сибири на южной границе их распространения. Рассматриваемые почвы отличаются выраженным процессом накопления органических веществ в гумусово-аккумулятивных горизонтах. Так, в верхних 10 см содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) достигает 5–9%, а к иллювиальным горизонтам его содержание падает до 0,3–1%. При этом в серой почве под осинником крупнотравным верхний серогумусовый горизонт отличается самыми низкими значениями (2,4–4,8%). В целом для темно-серых почв запасы $C_{\text{общ}}$ наибольшие и составляют в слое 0–30 см $136,2 \pm 11$ т/га. При этом самые высокие отмечаются в почвах под мелко-травными кедровниками ($127,9 \pm 30,46$ т/га в 30-см слое), а самые низкие под крупнотравным осинником (87,4 т/га в 30-см слое), что связано в первую очередь с более высокой скоростью биологического круговорота, усилением минерализации ежегодно поступающего на поверхность почвы органического вещества в последних. Неоднородная структура древостоев лесных экосистем и микроклиматические различия условий местообитания отражаются на активности гумусово-аккумулятивного процесса, что в свою очередь сказывается на варьировании содержания и запасов почвенного углерода. Исследование позволило выявить различия запасов углерода в зависимости от типа леса, что необходимо учитывать для мониторинга процессов углеродного баланса.

Ключевые слова: органический углерод, серые почвы, структурное разнообразие лесов, типы леса, темнохвойные леса

Источник финансирования: работа выполнена по государственному заданию Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН.

Для цитирования: Раудина Т.В., Копысов С.Г., Чернова Н.А., Крупин А.М. Запасы почвенного углерода в лесных экосистемах Томь-Яйского междуречья (Западная Сибирь) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 38–59. doi: 10.17223/19988591/72/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/2

Soil carbon stock in forest ecosystems of the Tom-Yaya interfluve (Western Siberia)

Tatiana V. Raudina¹, Sergey G. Kopysov², Natalia A. Chernova³,
Aleksandr M. Krupin⁴

^{1, 2, 3, 4} *Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the SB RAS,
Tomsk, Russian Federation*

^{1, 2, 3} *National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8953-883X>, tanya_raud@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-5478-7385>, kas.sgs@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-1951-7192>, naitina79@mail.ru

⁴ krupinam@rambler.ru

Summary. In the context of climate instability and anthropogenic pressure, terrestrial ecosystems play a crucial role in maintaining biosphere stability by accumulating significant carbon stocks and providing numerous vital ecosystem services. The lowland dark coniferous forests of Western Siberia, located in the subtaiga zone, exhibit an insular distribution pattern, typically persisting in remote or protected areas. These forests are predominantly in various stages of successional restoration, a consequence of the increasing degradation rate of coniferous forests. Therefore, when assessing the forest carbon balance, it is essential to account for the high spatiotemporal heterogeneity of forest ecosystems. Forest soils are an integral component of boreal landscapes, playing a central role in the biogeochemical carbon cycle and containing up to 40% of the planet's total carbon stocks. However, insufficient attention has been given to analyzing this issue. Accordingly, this study aims to assess the quantitative indicators of variability in carbon content and its reserves in Luvic Reti Greyzemic Phaeozems (Loamic) of the dark coniferous forests of Western Siberia, located at the southern boundary of their distribution.

District Forestry (Tomsk Oblast, Tomsk District, near the village of Arkashevo; 56.44° N, 85.26° E) (See Fig. 1). The area is located on the western slope of the Tom-Yaya interfluve and is a flat, gently dissected plain. The predominant parent material is loess-like loam underlain by clays. According to climate zoning, the Tom-Yaya interfluve is part of the Tom-Chulym climatic district. The climate is humid continental cyclonic, with moderately warm summers and snowy winters. The average temperature in July is 18.1°C, while in January it is -19.2°C. Precipitation is unevenly distributed throughout the year, ranging from 550 to 630 mm. The vegetation cover of the Tom-Yaya interfluve consists of a complex of plant communities that combine southern taiga and subtaiga. In the study area, 11 soil profiles were placed in different forest (See Table 1). The soils in the area are slightly frozen, which promotes high biological activity on the surface and rapid decomposition of leaf litter. Air-dried samples were analyzed for actual acidity, loss on ignition, total carbon content (CHNS-O, VELP Scientifica, Italy), and particle size distribution. Carbon stocks were calculated for the 0-20 cm, 0-50 cm, and 0-100 cm layers based on total carbon (TC) content and bulk density.

The soil cover has common morphological features and soil profile structures. The humus profile is extended in the form of a series of transitional horizons. The thickness of the humus horizons ranges from 20-45 cm, depending on the sampling location. Based on particle size distribution, the soils are classified as middle loamy soils and, less often as silty clay (See Fig. 1). The silt fraction predominates in all soil profiles (42-74%), which is typical of soils formed on loess-like deposits. The pH of the soil in the upper horizons is slightly acidic. The pH values gradually increase to pH = 6-6.8 towards the illuvial horizons and parent material. In the presence of carbonates or signs of residual carbonate content (P3, P8, P9, P11), the pH shifts to alkaline, ranging from 7.1 to 8.2.

The soils are characterized by a pronounced accumulation of organic matter in the humus-accumulative horizons. In the upper 10 cm, the TC content reaches 5-9%, while in the illuvial horizons, it drops to 0.3-1%. Compared to all other soils, the upper humus horizon in the Luvic Retic Stagnic Greyzemic Phaeozems (Loamic) under the tall-forb aspen forest has the lowest TC values (2.4-4.8%) (See Fig. 3). In turn, the highest carbon stocks are observed in soils under small-forb Siberian stone pine forest (127.87 ± 30.46 t/ha in a 30-cm layer) (See Fig. 4). The soil under the tall-forb aspen forest is characterized by the smallest reserves of total carbon (87.38 t/ha in a 30-cm layer), which is primarily due to the higher rate of biological turnover and increased mineralization of organic matter annually entering the soil surface. The heterogeneity of the species and age structure of the forest ecosystem stand, as well as the overall microclimatic differences in habitat conditions, are reflected in the activity of the humus-accumulative process, which in turn affects the variation in the content and soil carbon stocks. The study revealed the heterogeneity of carbon spatial distribution and established that its content depends on the composition of the plant community, which must be considered when monitoring carbon balance processes.

The article contains 5 Figures, 1 Table, 48 References.

Keywords: organic carbon, Luvic Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic), forest diversity, dark coniferous forests

Fundings: the work was carried out as a part of the state assignment of the Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the RAS.

For citation: Raudina TV, Kopysov SG, Chernova NA, Krupin AM. Soil carbon stock in forest ecosystems of the Tom-Yaya interfluvium (Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:38-59. doi: 10.17223/19988591/72/2

Введение

В условиях климатической нестабильности и антропогенной нагрузки ключевую роль в формировании устойчивости биосферы играют наземные экосистемы, обладающие способностью к аккумулярованию значительных запасов углерода и предоставляющие множество жизненно важных экосистемных услуг. Одной из глобальных проблем исследования круговорота углерода является оценка его запасов и баланса, определение роли отдельных компонентов на биосферном уровне. Так, лесные экосистемы бореальной зоны России, являющиеся одним из самых больших на суше резервуаров углерода биомассы и почв, играют важную роль в глобальном цикле как накопители углерода, так и источники его эмиссии [1–6]. Однако имеющиеся оценки запаса углерода, полученные различными группами исследователей, различаются существенно, практически на порядок (от 58

до 429 Мт С) [7–11]. Это связано с тем, что лес является многофункциональной и динамичной системой с высоким уровнем мозаичности и сложной структурной организацией, в которой функционирование всех его компонентов происходит в различных интервалах углеродного цикла.

Равнинные темнохвойные леса Западной Сибири на южном пределе распространения (в подтаежной зоне) имеют островной характер [12], сохраняясь, как правило, в слабо доступных местах (террасные комплексы крупных рек и долины мелких рек и ручьев) или на природоохранных территориях. Здесь в настоящий момент господствуют леса, находящиеся на разных стадиях восстановительных сукцессий, что связано с повышением темпов деградации хвойных лесов в результате вспышек массового размножения насекомых-дендрофагов, особенно видов инвайдеров, или усиления антропогенной нагрузки [2, 13–15]. Поэтому при оценке лесного углеродного баланса целесообразно учитывать высокую пространственно-временную неоднородность лесных экосистем (тип леса, сукцессионную стадию, позицию в ландшафте, климатические условия, состав почвообразующих пород) [1, 16].

Неотъемлемой частью бореальных ландшафтов являются лесные почвы, играющие ведущую роль в биогеохимическом цикле углерода и содержащие до 40% его общепланетарных запасов [17, 18]. В условиях интенсивной антропогенной нагрузки и глобального изменения климата их роль в регулировании газового состава атмосферы возрастает. К тому же уровень накопления углерода в лесных почвах отличается высокой пространственной изменчивостью, что обусловлено взаимодействием комплекса абиотических и биотических факторов. Изменение состава и структуры растительных сообществ является драйвером динамики запасов почвенного углерода, однако анализу этого вопроса уделено недостаточно внимания. Все это усиливает необходимость в уточнении оценок запасов почвенного органического углерода. В настоящее время достаточно много внимания уделяется проблеме мониторинга и прогнозирования изменений запасов углерода в лесных почвах и выявлению основных факторов, определяющих его пространственную вариабельность на разных ландшафтных уровнях [8, 19–26]. Получены данные, касающиеся оценок почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах европейской территории России [9, 24, 27, 28]. Показано, что лесные экосистемы являются существенным поглотителем атмосферного углерода, главным образом за счет массы древесины и органического вещества почвы, а вариабельность запасов весьма высока. В Западной Сибири исследования в почвах таежных лесов более фрагментарны [15, 16, 29, 30]. Так, установлено, что сукцессионные смены лесов юга таежной зоны неизбежно отражаются на активности процессов почвообразования, прежде всего на накоплении органического вещества на поверхности (подстилки) и в гумусовом профиле почв. Таким образом, для получения реалистичных оценок и качественных прогнозов возможных изменений запасов почвенного углерода особую актуальность приобретает получение данные об их пространственной гетерогенности на разных ландшафтных уровнях с учетом типологического разнообразия лесов.

В связи с вышеотмеченным, целью настоящей работы является определение содержания углерода, его запасов в серых и темно-серых почвах темнохвойных лесов Западной Сибири на южной границе их распространения.

Материалы и методы

Исследования проведены в июле–августе 2023 и 2024 гг. на территории Корниловского участкового лесничества (Томская область, Томский район, окрестности д. Аркашево; 56,44° с. ш., 85,26° в. д.) (рис. 1). В геоморфологическом отношении территория приурочена к западному макросклону Томь-Яйского междуречья и представляет плоскую слабо расчлененную равнину. Среди почвообразующих пород преобладают покровные лёссовидные суглинки, подстилаемые глинами. По климатическому районированию Томь-Яйское междуречье входит в состав Томь-Чулымского климатического округа. Климат континентально-циклонический, влажный с умеренно-теплым летом и многоснежной зимой. Средняя температура июля 18,1°С, а января –19,2°С. Количество осадков в течение года распределено неравномерно и составляет 550–630 мм. При этом значительная доля (до 33%) в годовом количестве атмосферных осадков приходится на зимние осадки. Средняя мощность снежного покрова в лесах варьирует от 65 до 85 см. Глубина промерзания почв в значительной степени определяется толщиной снежного покрова и редко превышает 40 см, что обусловлено в первую очередь экологическими факторами. Соответственно, почвы территории малопрмерзающие, что обеспечивает высокую биологическую активность на поверхности и быструю деструкцию листовенного растительного опада [30, 31].

По схеме почвенного-географического районирования России [32] район исследования находится в зоне серых лесных почв, которая протянулась вдоль южной границы бореальной тайги Западной Сибири. Территория Томь-Яйского междуречья согласно лесорастительному районированию Российской Федерации [33] относится к Западно-Сибирскому южно-таежному равнинному району таежной зоны; по природно-ресурсному районированию Томской области [34] – к Томскому округу вторично-мелкотравных и высокопродуктивных хвойных лесов, высоко и среднебонитетных почв Западно-Сибирской таежной зоны, а по целевому назначению – к эксплуатационным лесам. По геоботаническому районированию территория исследования относится к зоне подтайги [12, 35], которая является экотонном бореальной зоны [36].

Растительный покров территории Томь-Яйского междуречья представлен комплексом растительных сообществ, в котором сочетаются южнотаежные и подтаежные элементы.

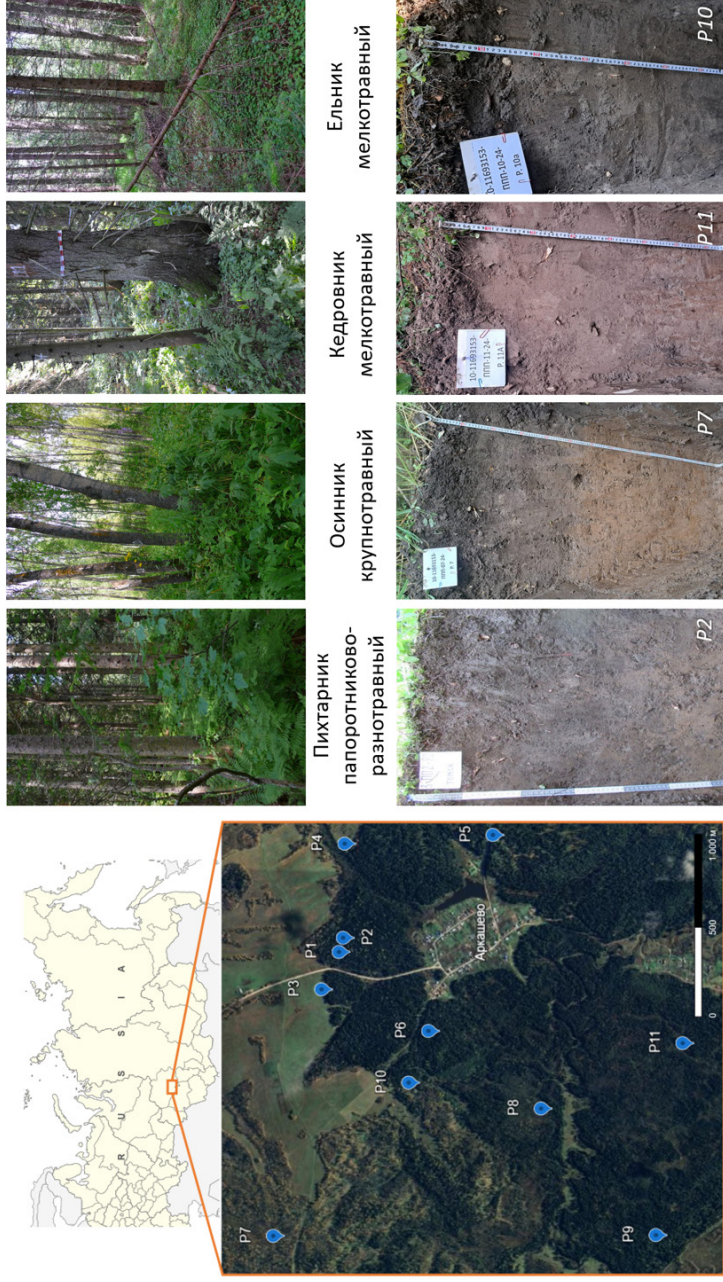


Таблица 1 [Table 1]

Характеристика объектов исследования
[Research objects characteristics]

№ разреза [Soil profile №]	Координаты [Coordinates]	Рельеф, почвообразующие породы [Topography, parent material]	Тип леса [Forests]	Почвы 2004 [39] [Soils, WRB [40]]
P1	56°27'0" N 85°15'48" E	Эрозионно-денудационная равнина, юго-западный склон крутизной 2°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, automorphic position of the southwestern slope of 2° (loess-like loams)]	Пихтарник папоротниково-разнотравный [fern-forb fir forest]	Серая типичная маломощная глубоководная среднесуглинистая [Luvic Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P2	56°26'59" N 85°15'54" E	Эрозионно-денудационная равнина, юго-западный склон крутизной 2°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, automorphic position of the southwestern slope of 2° (loess-like loams)]	Пихтарник папоротниково-разнотравный [fern-forb fir forest]	Серая типичная маломощная глубоководная среднесуглинистая [Luvic Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P3	56°27'3" N 85°15'34" E	Эрозионно-денудационная равнина, юго-западный склон крутизной 4°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, automorphic position of the southwestern slope of 4° (loess-like loams)]	Пихтарник папоротниково-разнотравный [fern-forb fir forest]	Серая типичная маломощная глубоководная глубококарбонатная среднесуглинистая [Luvic Retic Endocalcic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P4	56°29'57" N 85°16'31" E	Эрозионно-денудационная равнина, западный склон крутизной 2°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, automorphic position of the western slope of 2° (loess-like loams)]	Пихтарник папоротниково-разнотравный [fern-forb fir forest]	Серая типичная маломощная глубоководная глубококарбонатная среднесуглинистая [Luvic Retic Endocalcic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P5	56°26'30" N 85°16'36" E	Эрозионно-денудационная равнина, западный склон крутизной 2°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, automorphic position of the western slope of 2° (loess-like loams)]	Пихтарник папоротниково-разнотравный [fern-forb fir forest]	Серая типичная маломощная глубоководная среднесуглинистая [Luvic Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]

P6	56°26'42" N 85°15'19" E	Эрозионно-денудационная равнина, юго-восточный склон крутизной 3°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, automorphic position of the southwestern slope of 3° (loess-like loams)]	Кедровник папоротниково-мелкотравный [fern-small-forb Siberian stone pine forest]	Темно-серая типичная маломощная сверхглубокоосветленная среднесуглинистая [Luvic Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P7	56°27'12" N 85°13'58" E	Эрозионно-денудационная равнина, восточный склон крутизной 1°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, automorphic position of the western slope of 1° (loess-like loams)]	Осинник крупнотравный [tall-forb aspen forest]	Серая глееватая глубокоосветленная среднесуглинистая [Luvic Retic Stagnic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P8	56°26'18" N 85°14'50" E	Эрозионно-денудационная равнина, речная терраса, южный склон крутизной 1°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, river terrace, automorphic position of the western slope of 1° (loess-like loams)]	Ельник мелкотравный [small-forb spruce forest]	Темно-серая типичная среднemoshная неглубокоосветленная глубококарбонатная среднесуглинистая [Luvic Retic Endocalcic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P9	56°25'54" N 85°14'0" E	Эрозионно-денудационная равнина, речная терраса, западный склон крутизной 1°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, automorphic position of the western slope of 1° (loess-like loams)]	Кедровник мелкотравный [small-forb Siberian stone pine forest]	Серая глееватая маломощная сверхглубокоосветленная глубокоосветленная тяжелосуглинистая [Luvic Retic Stagnic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P10	56°26'46" N 85°14'58" E	Эрозионно-денудационная равнина, южный склон крутизной 9°, транзитная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, transit position of the south slope of 9° (loess-like loams)]	Ельник мелкотравный [small-forb spruce forest]	Темно-серая типичная среднemoshная сверхглубокоосветленная среднесуглинистая [Luvic Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]
P11	56°25'51" N 85°15'17" E	Эрозионно-денудационная равнина, речная терраса, южный склон крутизной 3°, автоморфная позиция (лёссовидные суглинки) [Erosion-denudation plain, river terrace, automorphic position of the south slope of 3° (loess-like loams)]	Кедровник мелкотравный [small-forb Siberian stone pine forest]	Серая типичная маломощная сверхглубокоосветленная глубококарбонатная среднесуглинистая [Luvic Retic Endocalcic Greyzemic Phaeozems (Loamic)]

В качестве модельного объекта для изучения типичных для зоны подтайги Западной Сибири мелколиственных лесов был выбран крупнотравный осинник с почти сплошным многовидовым травяным покровом.

В темнохвойных лесах древесный ярус образован кедром сибирским, елью сибирской и пихтой сибирской в разных сочетаниях, лишь с небольшим участием сосны обыкновенной, лиственницы сибирской, березы повислой и осины. Южнотаежные темнохвойные леса отличаются повышенным флористическим разнообразием растительных сообществ, что наиболее ярко проявляется в исследованных нами папоротниково-разнотравных пихтарниках, но мелкотравные ельники и кедровники также имеют более высокое видовое разнообразие травяного покрова по сравнению с аналогичными таежными экосистемами средней тайги.

Специфика почвообразующих пород и рельефа обуславливает широкое распространение почв с повышенным залеганием карбонатов [37, 38]. Для оценки пространственной неоднородности запасов почвенного углерода на территории исследования в типичных лесных экосистемах было выбрано 11 постоянных пробных площадей (50×50 м), в пределах которых заложено по одному почвенному разрезу в автоморфных позициях с уклоном склона не более 4° , за исключением разреза 10, занимающего транзитное положение в рельефе на южном склоне крутизной 9° . Разрезы 8, 9, 11 расположены на речной террасе на высоте 130–135 м, что сильно отличает их от остальных пробных площадей, заложенных на высотах 179–202 м. Высотная дифференциация несомненно влияет на микроклиматические условия, но эти различия нивелируются типом леса (см. табл. 1).

На основе морфологических признаков, отражающих проявления основных почвообразовательных процессов (гумусонакопления и оподзоливания), изучаемые почвы отнесены к типам серых и темно-серых глубоко- и сверхглубоко осветленных маломощных почв (Luvic Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic)) [39, 40]. В типичных биогеоценозах проведены наблюдения за термическим режимом почв с использованием автоматических измерителей почвенной температуры (АИПТ), разработанные в ИМКЭС СО РАН. Температура измерялась на глубинах 0, 2, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 60, 80, 100, 120, 140, 160 и 240 см с периодичностью 1 ч.

Образцы почв в виде смешанной пробы (с интервалом 10 см) отбирались с учетом границ генетических горизонтов почвенных разрезов в соответствии с действующими нормативными документами [41]. В предварительно высушенных до воздушно-сухого состояния пробах определены актуальная кислотность, потеря массы при прокаливании (ППП) путём сжигания образца в муфельной печи [42], содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) на элементном анализаторе CHNS-O (VELP Scientifica, Италия), гранулометрический состав по методу Н.А. Качинского с применением пиррофосфата натрия для диспергирования почвенных частиц [42]. Запасы углерода рассчитывались послойно (0–20, 0–50 и 0–100 см) расчетным путем исходя из содержания общего углерода и с учетом плотности сложения, определенной методом режущего кольца (50 см^3) в трехкратной повторности [43].

Обработка данных происходила с использованием программного обеспечения STATISTICA-12 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA). При сравнении использован U-критерий Манна–Уитни. Результаты считали статистически значимыми при $p < 0,05$. Для построения графического материала использовалась программа MS Excel 2010.

Результаты исследования и обсуждение

Почвенный покров исследованных пробных площадей отражает условия района исследования и имеет общие морфологические черты и строение почвенного профиля. Формируясь в теле относительно рыхлых лессовидных суглинков подстилаемых плотными тайгинскими глинами, почвы имеют специфический профиль, характеризующийся высокой степенью текстурной дифференциации, глубокой оподзоленностью (до 70–80 см).

Гумусовый профиль растянут в виде серии переходных горизонтов. Мощность гумусовых горизонтов согласуется с типовой принадлежностью почв и составляет от 20–30 см в серых и до 30–45 см в темно-серых. Так, профиль состоит из небольшого по мощности дернового горизонта (AW), который сменяется гумусовым (AY или AU). Глубже выделяются светло-серые, светло-бурые элювиальные (AEL, Ael, BEL) и буро-коричневые текстурные (BT, Bt) горизонты, переходящие к бурой, плотной почвообразующей породе. В некоторых профилях встречаются признаки глубинного оглеения (P7 и P9), а также отмечается присутствие карбонатов глубже 80 см (P3 и P8), что отражено в классификационной принадлежности почв. Помимо этого, отмечается языковатость границ перехода между горизонтами, наличие признаки остаточного гумусирования (hh) в виде морфонов (пятен) в области контакта элювиальных, текстурных горизонтов в разрезах 6 и 9.

По гранулометрическому составу почвы относятся к среднесуглинистым, реже – к тяжелосуглинистым разновидностям. В профиле всех почв преобладает фракция пыли (42–74%), что характерно для формирующихся на лессовидных отложениях почв. В нижележащих слоях происходит увеличение доли более тяжелых фракций. Характер распределения илистой фракции (рис. 2) имеет четко выраженный элювиально-иллювиальный тип, что объясняется всей совокупностью формирующих профиль процессов (оподзоливание, лессивирование, оглинивание и др.). В свою очередь темно-серые почвы отличаются более низкими значениями илстых частиц (11–32%) в профиле почв и несколько повышенными значениями физической глины ($p = 0,045$), что способствует стабилизации и накоплению большего количества органического вещества в почвах [44]. При этом в темно-серой почве (P10), находящейся в транзитной позиции склона, наблюдается тенденция к уменьшению илстых частиц в профиле за счет более интенсивного переноса почвенных частиц в нижнюю часть склона.

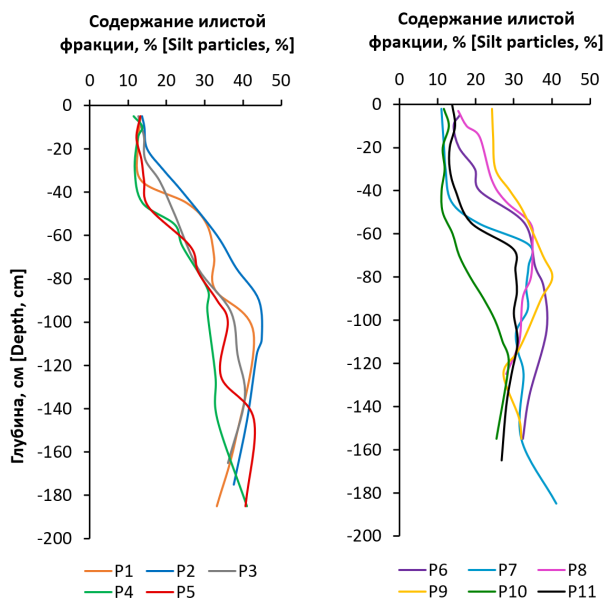


Рис. 2. Распределение илстых частиц (<0,001) по профилю почвенных разрезов 1–11
[Fig. 2. Distribution of silt particles (<0.001) along the soil profiles 1–11]

Как отмечает А.Г. Дюкарев, для почв Томь-Колыванской складчатой зоны [45], развивающихся преимущественно на лессовидных и покровных отложениях суглинистого и тяжелосуглинистого состава, характерно преобладание в гранулометрическом составе лессовой фракции, представленной крупнопылеватыми частицами. Такие особенности гранулометрии отражают специфику почвообразующих пород региона и процессы их постседиментационной трансформации [37, 45].

Реакция среды почвенного раствора в верхних горизонтах рассматриваемых почв слабокислая. Вглубь профиля к иллювиальным горизонтам и почвообразующей породе значение pH постепенно возрастает до pH = 6,0–6,8, сменяясь в сторону щелочной (pH = 7,1–8,2) в случае наличия карбонатов или признаков остаточной карбонатности (P3, P8, P9, P11). Величины ППП максимальны в верхних органогенных горизонтах, уменьшаются с глубиной и коррелируют с содержанием общего углерода ($r = 0,85–0,93$, $p < 0,05$, $n = 103$). Высокая активность биологических процессов в верхних горизонтах лесных почв активизирует и процессы агрегации минеральной массы в структуры разного уровня и рыхлое сложение [16]. Так, плотность сложения верхних горизонтов почв составляет 0,7–0,9 г/см³ в дерновых, 0,9–1,2 г/см³ в темно- и серогумусовых. В нижних тяжелосуглинистых иллювиальных горизонтах, которые характеризуются очень низкой фильтрационной способностью, она достигает максимальных величин (1,6–1,8 г/см³).

Растительность как основной источник поступления органического вещества в почву при взаимодействии с почвенной биотой, перерабатываю-

щей растительный опад, и с абиотическими факторами среды определяет процессы формирования и накопления почвенного органического вещества [25]. В почвах оно образуется преимущественно из надземного и подземного опада древесного яруса и травяного покрова. В свою очередь, накопление углерода в лесной подстилке определяется количеством поступающего опада и интенсивностью его разложения, что существенно зависит от возраста древостоя. Установлена четкая зависимость: с увеличением возраста лесных почв возрастает мощность иллювиального горизонта и его роль в общем запасе почвенного углерода [7]. Серые почвы в ряду текстурно-дифференцированных отличаются более выраженным процессом накопления органических веществ в верхних гумусово-аккумулятивных горизонтах и слабовыраженным подзолистым процессом. При этом содержание гумуса невелико, так как в ходе почвообразовательных процессов (лессиважа и подзолообразования) происходит миграция гумусовых веществ из элювиальных горизонтов в нижележащие слои, и далее основная часть обогащенных органикой минеральных частиц выносится с поверхностным стоком в гидрографическую сеть. Темно-серые типы почв отличаются несколько большим накоплением углерода в темнотемных горизонтах ($p < 0,035$) и его постепенно-убывающим характером в отличие от серых почв. Для всех почв, за исключением P7, отмечается наибольшее содержание общего углерода в дерновом и гумусовом горизонтах, заметно уменьшающегося с глубиной. Так, в верхних 10 см содержание $C_{\text{общ}}$ достигает 5–9%, а на глубине к иллювиальным горизонтам его содержание падает до 0,3–1%. При этом в серой почве под осинником крупнотравным $C_{\text{общ}}$ в верхнем серогумусовом горизонте отличается самыми низкими значениями (2,4–4,8%) по сравнению с другими почвами (рис. 3).

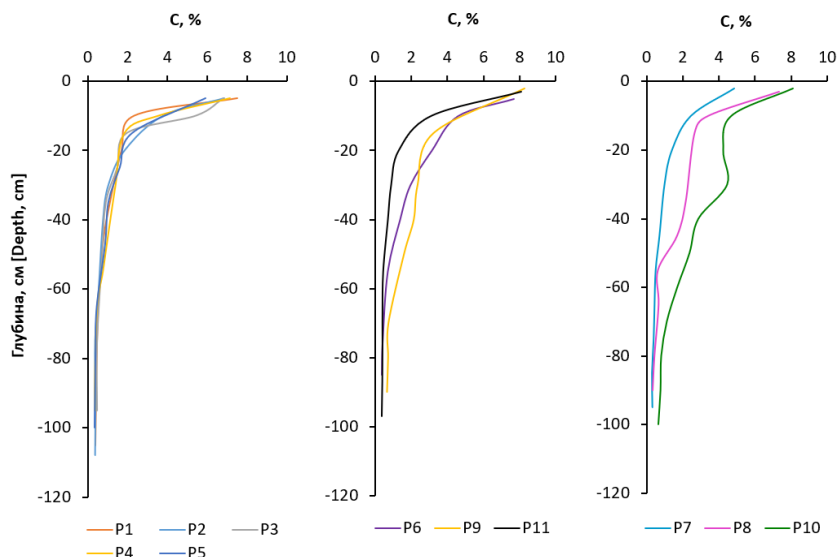


Рис. 3. Профильное распределение $C_{\text{общ}}$ в разрезах 1–11 с учетом типа леса (см. табл. 1)
[Fig. 3. Profile distribution of C_{total} in the soil profiles 1–11 considering the forest (see table 1)]

Согласно Д.С. Орлову и др. [46], содержание органического углерода в серых лесных почвах уменьшается с глубиной в 2–10 и более раз, поэтому на верхний (0–20 см) слой приходится примерно половина от запасов органического углерода в метровой толще. При этом его запасы в 0–100-см слое в 1,2 и 2,6 раза больше, чем в каштановых и дерново-подзолистых почвах, что делает серые и темно-серые почвы значимым глобальным резервуаром и стоком органического углерода. В целом запасы общего углерода в рассматриваемых темно-серых почвах отличаются наибольшими значениями (рис. 4) и составляют в слое 0–30 см $136,2 \pm 11$ т/га. Анализ запасов углерода позволил выявить также различия в почвах в зависимости от состава растительных сообществ. Самые высокие их значения отмечаются в почвах под мелкотравными кедровниками ($127,9 \pm 30,5$ т/га в 30-см слое), варьирующие в более широких пределах от 92,7 т/га на серых почвах до 146 т/га на темно-серых. Особенности почв кедровников являются рыхлое сложение и высокая агрегированность гумусовых горизонтов [47], что создает оптимальные условия водно-воздушного и теплового режима в корнеобитаемой зоне, обуславливает богатство напочвенного покрова, высокую биологическую активность почв и быстрое разложение опада. В мелкотравных ельниках на темно-серых почвах запасы общего углерода также достаточно высоки и находятся в пределах $127 \pm 5,2$ т/га в 30-см слое. В папоротниково-разнотравных пихтарниках запасы углерода в 0,3-м слое почв отличаются уже более низкими значениями ($108,3 \pm 10$ т/га). В свою очередь почва под крупнотравным осинником характеризуется наименьшими величинами (87,38 т/га в 30-см слое), что связано с более высокой скоростью биологического круговорота в нем, активностью разложения листовенного и травянистого опада, а также усилением минерализации ежегодно поступающего на поверхность почвы органического вещества.

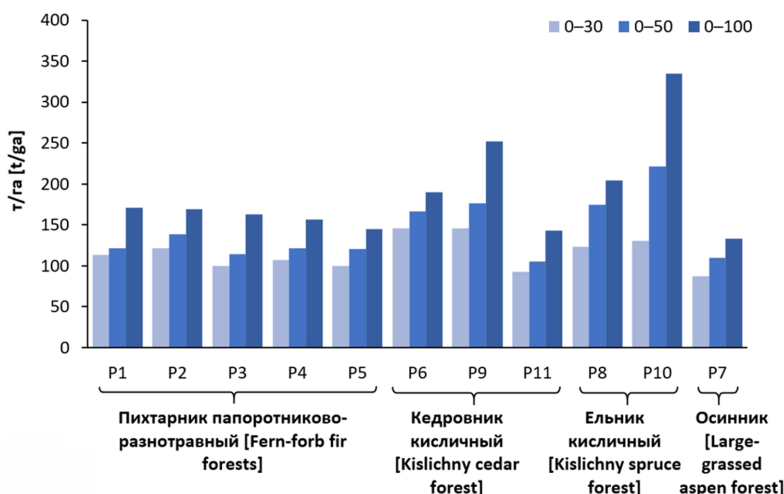


Рис. 4. Запасы общего углерода в разрезах P1–P11 с учетом типа леса
[Fig. 4. Total carbon stocks in the soil profiles P1–P11 considering the forest]

В термическом режиме почв проявляются микроклиматические различия условий местообитания, вызванные особенностями инсоляции под древесным пологом, которые влияют на активность гумусово-аккумулятивного процесса и, соответственно, на содержание и запасы почвенного углерода (рис. 5). Так, по данным мониторинга температурного режима почв за 2023–2025 гг., сумма активных температур ($> 10^{\circ}\text{C}$) на глубине 20 см закономерно уменьшается от 1520°C в осиннике до 1062°C в ельнике. Средняя температура на этой глубине составила: в осиннике $7,2^{\circ}\text{C}$, пихтарнике $6,2^{\circ}\text{C}$, кедровнике $5,6^{\circ}\text{C}$, ельнике $5,4^{\circ}\text{C}$. Глубина проникновения активных температур в осиннике более 2,5 м, пихтарнике – до 2 м, кедровнике – 1,5–1,8 м, а ельнике – всего 0,8–1,0 м. Соответственно, почвы относятся к группе малопрмерзающих, что обусловлено в большей степени особенностями инсоляции под древесным пологом, специфичностью режимов замерзания и оттаивания почв. В зимний период промерзают только самые верхние почвенные горизонты. Проникновение отрицательных температур на глубину до 20 см и ниже характерно только для почв под темнохвойными древостоями, что обусловлено малой мощностью снежного покрова по сравнению с мелколиственными. При этом при наличии более мощного снежного покрова почвы могут полностью оттаивать, что активизирует биологические процессы. Зимнее вторичное промерзание и оттаивание весной в свою очередь влияет на подвижность органического вещества почв и его вынос по мерзлотному экрану в виде растворов или с истыми частицами с внутрипочвенным стоком за пределы лесного ландшафта, снижая потенциальную продуктивность.

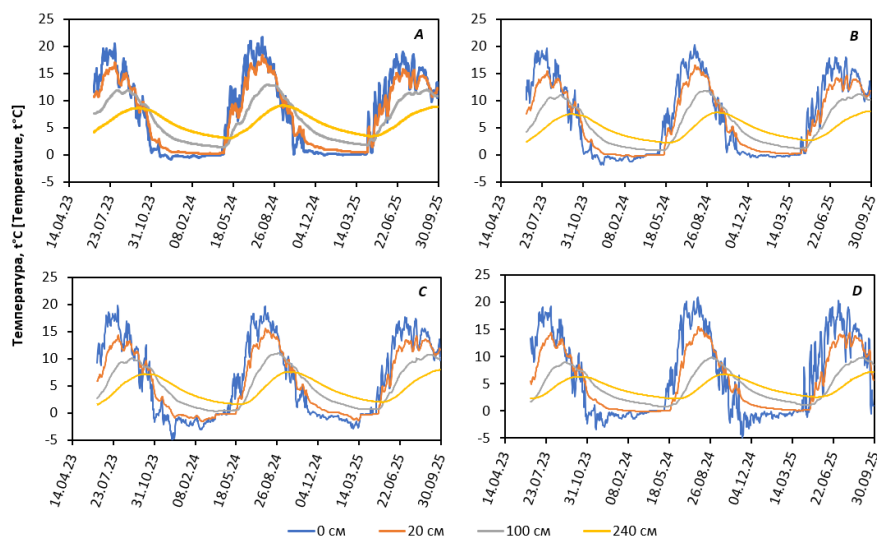


Рис. 5. Средние суточные температуры почв в различных типах леса по глубинам: осинник (A), пихтарник (B), кедровник (C), ельник (D)

[Fig. 5. Average daily temperatures in the soil profiles considering the forests type: aspen forest (A), fir forests (B), Siberian stone pine forests (C), spruce forests (D)]

Обеспеченность термическими ресурсами и влагой, рыхлое сложение в корнеобитаемой зоне, высокая подвижность гумуса и других элементов питания определяют продуктивность и быстрое развитие древесных растений, а при их выпадении и напочвенного покрова [16].

Показано, что изменение инсоляционного и термического режимов насаждения в связи с распадом и сменой древостоя может приводить на разных стадиях сукцессии к значительной изменчивости продуктивности фитоценоза и активности гумусово-аккумулятивного процесса. Соответственно, смена древостоя с темнохвойного на лиственный сопровождается снижением содержания углерода и его общих запасов, что особенно четко проявляется в верхней (0–30 см) части почвенного профиля. Высокая скорость сукцессионных смен, характерная для исследуемых пихтовых и осиновых лесов, которая проявляется в постоянном изменении структуры древостоя, является причиной высокой неоднородности экосистем на всех уровнях – в древостое, подлеске, напочвенном покрове и гумусовом профиле почв [2]. Пространственно-временная динамика лесных сообществ обуславливает внутриландшафтное варьирование содержания углерода и его запасов в почве.

Заключение

Почвы пробных площадей района исследования имеют общие морфологические черты и строение почвенного профиля. Они сформированы на лессовидных суглинках, о чем свидетельствуют данные гранулометрического состава. Характер распределения илистой фракции имеет четко выраженный элювиально-иллювиальный тип, что служит диагностическим признаком протекающих процессов. Основные различия в строении профиля и свойствах почв обусловлены неоднородностью рельефа и связанного с ним перераспределения тепла и влаги, что оказывает влияние на развитие растительного покрова, интенсивность биологического круговорота, усиление гумусонакопления и ослабление текстурной дифференциации. В термическом режиме почв проявляются микроклиматические различия условий местообитания, вызванные особенностями инсоляции под древесным пологом, что, в свою очередь, отражается на варьировании содержания и запасов почвенного углерода. Гумусовый профиль рассматриваемых почв растянут в виде серии переходных горизонтов и достигает глубины 30–50 см в зависимости от условий формирования. Содержание общего углерода преобладает в верхней части профиля, заметно убывает с глубиной. Самые высокие запасы углерода отмечаются в кедровниках и ельниках на темно-серых почвах, а наименьшие зафиксированы в серых почвах осинника. Варьирование содержания углерода обусловлено, прежде всего, неоднородностью видовой и возрастной структуры древостоя лесных экосистем и, как следствие, различной активностью гумусово-аккумулятивного процесса. При смене древостоя с темнохвойного на лиственный происходит уменьшение содержания углерода, особенно в верхней части почвенного профиля, и его общих запасов, вызванное ускорением минерали-

зации органического вещества. Исследование показало, что пространственно-временная неоднородность и микроклиматические особенности разных лесных экосистем обуславливают внутриландшафтное варьирование содержания углерода и его запасов, что необходимо учитывать для мониторинга процессов углеродного баланса.

Список источников

1. Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. № 4. С. 1–90. doi: 10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90
2. Dyukarev A.G., Klimova N.V., Nikiforov A.N., Chernova N.A., Kopysov S.G. Resilience of forest ecosystems to climate change // Contemporary Problems of Ecology. 2022. Vol. 29, № 3. PP. 304–314. doi: 10.15372/SEJ20220305
3. Сергиенко В.Г. Влияние ожидаемого изменения климата на баланс углерода и продуктивность экосистем в лесном секторе Российской Федерации // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2018. № 1. С. 74–90. doi: 10.21178/2079–6080.2018.1.74
4. Ваганов Е.А., Ведрова Э.Ф., Верховец С.В., Ефремов С.П., Ефремова Т.Т., Круглов В.Б., Онучин А.А., Сухинин А.И., Шибистова О.Б. Леса и болота Сибири в глобальном цикле углерода // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 12, № 4. С. 631–650.
5. Замолодчиков Д.Г., Грабовский Д.И., Курц В.А. Управление балансом углерода лесов России: прошлое, настоящее и будущее // Устойчивое лесопользование. 2014. № 2 (39). С. 23–31.
6. Filipchuk A., Moiseev B., Malysheva N., Strakhov V. Russian forests: A new approach to the assessment of carbon stocks and sequestration capacity // Environmental Development. 2018. PP. 68–75. doi: 10.1016/j.envdev.2018.03.002
7. Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / под ред. Н.В. Лукиной. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
8. Углерод в экосистемах лесов и болот России / под ред. В.А. Алексеева, Р.А. Бердси. Красноярск : ТОО ЭКОС, 1994. 224 с.
9. Подвезенная М.А., Рыжова И.М. Изменчивость содержания и запасов углерода в почвах лесных биогеоценозов южной тайги // Лесоведение. 2011. № 1. С. 52–60.
10. Честных О.В., Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И. Общие запасы биологического углерода и азота в почвах лесного фонда России // Лесоведение. 2004. № 4. С. 30–42.
11. Friedlingstein P., O'sullivan M., Jones M.W., Andrew R.M. et al. Global carbon budget 2020 // Earth System Science Data. 2020. Vol. 20, № 4. PP. 3269–3340. doi: 10.5194/essd-12-3269-2020
12. Лашинский Н.Н., Писаренко О.Ю. Темнохвойные леса Западно-Сибирской равнины на южном пределе распространения // Растительность России. 2016. № 28. С. 89–107.
13. Kirpotin S.N., Peregona A.M., Byzaakay A.A. et al. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia // Ambio. 2021. Vol. 50, № 11. PP. 1926–1952. doi: 10.1007/s13280-021-01570-6
14. Demidko D.A., Kerchev I.A., Bisirova E.M., Kulakov S.S., Smirnov N.A., Chernova N.A. Factors contributing to the outbreaks of small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in Siberian stone pine forests of the West Siberian plain // Russian Journal of Biological Invasions. 2025. Vol. 16, № 2. PP. 193–213. doi: 10.1134/S2075111725700031

15. Kerchev I.A., Bisirova E.M., Smirnov N.A., Grachev I.G., Nikiforov A.N., Kalashnikova D.A. Effects of an invasive bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. Outbreak on carbon pool dynamics in West Siberian dark coniferous forests // *Forests*. 2024. Vol. 15 (3). 524. doi: 10.3390/f15030542
16. Дюкарев А.Г., Копысов С.Г., Кривец С.А., Пац Е.Н., Чернова Н.А. Опыт и первые результаты комплексных биогеоценологических исследований в темнохвойных лесах юга таежной зоны Западной Сибири // *Сибирский лесной журнал*. 2024. № 3. С. 11–24. doi: 10.15372/SJFS20240303
17. Pan Y., Birdsey R.A., Fang J. et al. A large and persistent carbon sink in the World's forests // *Science*. 2011. Vol. 333. PP. 988–993. doi: 10.1126/science.1201609
18. Bradshaw C.J.A., Warkentin I.G. Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux // *Glob. Planet. Chang.* 2015. Vol. 128. PP. 24–30. doi: 10.1016/j.gloplacha.2015.02.004
19. Scharlemann J.P., Tanner E.V., Hiederer R., Kapos V. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool // *Carbon Manag.* 2014. Vol. 5. PP. 81–91. doi: 10.4155/cmt.13.77
20. Щепашенко Д.Г., Мухортова Л.В., Швиденко А.З., Ведрова Э.Ф. Запасы органического углерода в почвах России // *Почвоведение*. 2013. № 2. С. 123–132. doi: 10.7868/S0032180X13020123
21. Честных О.В., Грабовский В.И., Замолотчиков Д.Г. Оценка запасов почвенного углерода лесных районов России с использованием баз данных почвенных характеристик // *Лесоведение*. 2022. № 3. С. 227–238. doi: 10.31857/S0024114822030056
22. Чернова О.В., Рыжова И.М., Подвезенная М.А. Оценка запасов органического углерода лесных почв в региональном масштабе // *Почвоведение*. 2020. № 3. С. 340–350. doi: 10.31857/S0032180X20030028
23. Честных О.В., Замолотчиков Д.Г., Уткин А.И., Коровин Г.Н. Распределение запасов органического углерода в почвах лесов России // *Лесоведение*. 1999. № 2. С. 13–21.
24. Подвезенная М.А., Рыжова И.М. Зависимость вариабельности запасов углерода в почве от пространственной структуры растительного покрова лесных биогеоценозов // *Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение*. 2010. № 4. С. 3–9.
25. Кузнецова А.И. Влияние растительности на запасы почвенного углерода в лесах (обзор) // *Вопросы лесной науки*. 2021. № 4. С. 1–54. doi: 10.15372/SJFS20240303
26. Копчик Г.Н., Копчик С.В., Куприянова Ю.В., Кадулин М.С., Смирнова И.Е. Оценка запасов углерода в почвах лесных экосистем как основа мониторинга климатически активных веществ // *Почвоведение*. 2023. № 12. С. 1686–1702.
27. Сорокин А.С., Телеснина В.М., Подвезенная М.А., Мешалкина Ю.Л., Манакова О.И., Самсонова В.П., Кондрашкина М.И., Дядькина С.Е., Чекин М.Р., Ильичев И.А., Кулачкова С.А., Филиппова О.И. Оценка основных пулов углерода в смешанных лесах Московской области // *Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение*. 2025. Т. 80, № 3. С. 30–41. doi: 10.55959/MSU0137-0944-17-2025-80-3-30-41
28. Рыжова И.М., Подвезенная М.А., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Семенюк О.В. Оценка запасов углерода и потенциала продуцирования CO₂ почвами хвойно-широколиственных лесов // *Почвоведение*. 2023. № 9. С. 1143–1154. doi: 10.31857/S0032180X23600713
29. Дюкарев А.Г., Климова Н.В., Копысов С.Г., Никифоров А.Н., Чернова Н.А. Сукцессионная динамика почв и напочвенного покрова в темнохвойных лесах на юге таежной зоны Западной Сибири // *Почвы и окружающая среда*. 2023. С. 757–761. doi: 10.31251/conf1-2023
30. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Дюкарев Е.А. Температурный режим глубокоподзоленных почв Томь-Яйского междуречья // *Современные проблемы генезиса, географии и картографии почв : материалы науч. конф., Томск. Екатеринбург, 2011*. С. 35–38.

31. Петров А.И., Евсеева Н.С., Каширо М.А. Динамика характеристик снежного покрова в ландшафтах Томь-Яйского междуречья // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 371. С. 183–188.
32. Добровольский Г.В., Урусевская И.С., Алябина И.О. Карта почвенно-географического районирования России масштаба 1:15 000 000 // Доклады по экологическому почвоведению. 2008. Вып. 8, № 2. С. 1–18.
33. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 18.08.2014 № 367 «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации». М. : Минприроды РФ, 2014.
34. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Лапшина Е.Д., Березин А.Е., Лыготин В.А., Мульдияров Е.Я. Природно-ресурсное районирование Томской области. Томск : Изд-во «Спектр» ИОА СО РАН, 1997. 40 с.
35. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд., 1985. 250 с.
36. Коломыц Э.Г. Бореальный экотон и географическая зональность : атлас-монография. М. : Наука, 2005. 390 с.
37. Гаджиев И.М. Эволюция почв южной тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука, Сиб. отд., 1982. 278 с.
38. Шеин Е.В. Гранулометрический состав почв: проблемы методов исследования, интерпретации результатов и классификаций // Почвоведение. 2009. № 3. С. 309–317.
39. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
40. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th ed. Vienna, Austria : International Union of Soil Sciences (IUSS), 2022. 234 p.
41. ГОСТ 17.4.3.01-2017. Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. М. : Стандартинформ, 2018. 3 с.
42. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
43. ГОСТ 5180–2015. Методы лабораторного определения физических характеристик. М. : Стандартинформ, 2016. 23 с.
44. Артемьева З.С. Органическое вещество и гранулометрическая система почвы. М. : ГЕОС, 2010. 240 с.
45. Дюкарев А.Г. Ландшафтно-динамические аспекты таежного почвообразования в Западной Сибири. Томск : Изд-во НТЛ, 2005. 283 с.
46. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Суханова Н.И. Органическое вещество почв Российской Федерации. М. : Наука, 1996. 256 с.
47. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Почвы припоселковых кедровников // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 7–22.

References

1. Lukina NV, Geraskina AP, Gornov AV, Shevchenko NE, Kuprin AV, Chernov TI, Chumachenko SI, Shanin VN, Kuznetsova AI, Tebenkova DN, Gornova MV. Biodiversity and climate regulating functions of forests: Current issues and prospects for research. *Forest Science Issues*. 2020;3(4):1-90. In Russian, English summary. doi: 10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90
2. Dyukarev AG, Klimova NV, Nikiforov AN, Chernova NA, Kopysov SG. Resilience of forest ecosystems to climate change. *Contemporary Problems of Ecology*. 2022;29(3): 304-314. doi: 10.15372/SEJ20220305

3. Sergienko VG. The expected impact of climate change on carbon balance and ecosystem productivity in the forest sector of the Russian Federation. *Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute*. 2018;1:74-90. doi: 10.21178/2079-6080.2018.1.74
4. Vaganov EA, Vedrova EF, Verkhovets SV, Efremov SP, Efremova TT, Kruglov VB, Onuchin AA, Sukhinin AI, Shibistova OB. Forests and swamps of Siberia in the global carbon cycle. *Contemporary Problems of Ecology*. 2005;12(4):631-650.
5. Zamolodchikov DG, Grabovskiy DI, Kurts VA. Upravlenie balansom ugleroda lesov Rossii: proshloe, nastoyashchee i budushchee [Managing the carbon balance of Russia's forests: Past, present, and future]. *Sustainable Forestry*. 2014;2(39):23-31. In Russian
6. Filipchuk A, Moiseev B, Malysheva N, Strakhov V. Russian forests: A new approach to the assessment of carbon stocks and sequestration capacity. *Environmental Development*. 2018;26:68-75. doi: 10.1016/j.envdev.2018.03.002
7. Akkumulyatsiya ugleroda v lesnykh pochvakh i suktessionnyy status lesov [Carbon accumulation in forest soils and forest succession status]. Lukina NV, editor. Moscow: KMK Scientific Press Publ.; 2018. 232 p. In Russian
8. Uglerod v ekosistemakh lesov i bolot Rossii [Carbon in the ecosystems of Russia's forests and wetlands]. Alekseev VA, Berdsi RA, editors. Krasnoyarsk: TOO EKOS Publ.; 1994. 224 p. In Russian
9. Podvezennaya MA, Ryzhova IM. Variation of carbon content and reserves in soils of forest biogeocenoses in the Southern taiga. *Forest Science*. 2011;1:52-60. In Russian, English summary
10. Chestnykh OV, Zamolodchikov DG, Utkin AI. Reserves of biological carbon and nitrogen in soils of Russian forest fund. *Forest Science*. 2004;4:30-42. In Russian, English summary
11. Friedlingstein P, O'sullivan M, Jones MW, Andrew RM, et al. Global carbon budget 2020. *Earth System Science Data*. 2020;20:3269-3340. doi: 10.5194/essd-12-3269-2020
12. Lashchinskiy NN, Pisarenko OYu. Dark coniferous forests of the West Siberian plain on their southern limit. *Vegetation of Russia*. 2016;28:89-107. In Russian, English summary
13. Kirpotin SN, Peregon AM, Byzaakay AA, et al. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia. *Ambio*. 2021;50(11):1926-1952. doi: 10.1007/s13280-021-01570-6
14. Demidko DA, Kerchev IA, Bisirova EM, Kulakov SS, Smirnov N.A, Chernova NA. Factors contributing to the outbreaks of small Spruce Bark Beetle *Ips amitinus* (Eichhoff) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in Siberian stone pine forests of the West Siberian plain. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2025;16(2):193-213. doi: 10.1134/S2075111725700031
15. Kerchev IA, Bisirova EM, Smirnov NA, Grachev IG, Nikiforov AN, Kalashnikova DA. Effects of an invasive bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf. outbreak on carbon pool dynamics in West Siberian dark coniferous forests. *Forests* 2024;15(3):524. doi: 10.3390/f15030542
16. Dyukarev AG, Kopysov SG, Krivets SA, Pats EN, Chernova NA. An experience and first results of complex biogeocenological studies in dark coniferous forests in the south of the taiga zone of Western Siberia. *Siberian Journal of Forest Science*. 2024;3:11-24. In Russian, English summary. doi: 10.15372/SJFS20240303
17. Pan Y, Birdsey RA, Fang J, et al. A large and persistent carbon sink in the World's forests. *Science*. 2011;333:988-993. doi: 10.1126/science.1201609
18. Bradshaw CJA, Warkentin IG. Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux. *Glob. Planet. Chang*. 2015;128:24-30. doi: 10.1016/j.gloplacha.2015.02.004
19. Scharlemann JP, Tanner EV, Hiederer R, Kapos V. Global soil carbon: understanding and managing the largest terrestrial carbon pool. *Carbon Manag*. 2014;5:81-91. doi: 10.4155/cmt.13.77
20. Shchepashchenko DG, Mukhortova LV, Shvidenko AZ, Vedrova EF. Organic carbon reserves in Russian soils. *Eurasian Soil Science*. 2013;2:123. In Russian, English summary. doi: 10.7868/S0032180X13020123

21. Chestnykh OV, Grabovskiy VI, Zamolodchikov DG. Estimate of the soil carbon stock of Russia's forested regions using the soil properties databases. *Forest Science*. 2022;3:227-238. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S0024114822030056
22. Chernova OV, Ryzhova IM, Podvezennaya MA. Assessment of organic carbon pools in forest soils on a regional scale. *Eurasian Soil Science*. 2020;3:340-350. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S0032180X20030028
23. Chestnykh OV, Zamolodchikov DG, Utkin AI, Korovin GN. Distribution of organic carbon reserves in the soils of Russian forests. *Forest Science*. 1999;2:13-21. In Russian, English summary
24. Podvezennaya MA, Ryzhova IM. Relationships between the variability of soil carbon reserves and the spatial structure of plant cover in forest biogeocenoses. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie*. 2010;4:3-9. In Russian, English summary
25. Kuznetsova AI. Influence of vegetation on soil carbon stocks in forests (review). *Forest Science Issues*. 2021;4:1-54. In Russian, English summary. doi: 10.15372/SJFS20240303
26. Koptsik GN, Koptsik SV, Kupriyana IV, Kadulin MS, Smirnova IE. Estimation of carbon stocks in soils of forest ecosystems as a basis for monitoring climatically active substances. *Eurasian Soil Science*. 2023;56(12):2009-2023. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S0032180X23601329
27. Sorokin AC, Telesnina VM, Podvezennaya MA, Meshalkina YuL, Manakova OI, Samsonova VP, Kondrashkina MI, Dyad'kina SE, Chekin MR, Il'ichev IA, Kulachkova SA, Filippova OI. An assessment of the most important carbon pools in the mixed forests of the Moscow region. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie*. 2025; 80(3):30-41. In Russian, English summary. doi: 10.55959/MSU0137-0944-17-2025-80-3-30-41
28. Ryzhova IM, Podvezennaya MA, Telesnina VM, Bogatyrev LG, Semenyuk OV. Assessment of carbon stock and CO₂ production potential for soils of coniferous-broad-leaved forests. *Eurasian Soil Science*. 2023;9:1143-1154. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S0032180X23600713
29. Dyukarev AG, Klimova NV, Kopysov SG, Nikiforov AN, Chernova NA. Successional dynamics of soils and ground cover in dark coniferous forests in the south of the taiga zone of Western Siberia. In: *Pochvy i okruzhayushchaya sreda. Materialy nauch. konf.* [Soils and the environment. Proc. of the Sci. Conf. (Novosibirsk, Russia, 2-6 October, 2023)]. Institute of Soil Science and Agrochemistry Siberian Branch of the Russian Academy of Science Publ.; 2023:757-761. In Russian. doi: 10.31251/conf1-2023
30. Dyukarev AG, Pologova NN, Dyukarev EA. Temperaturnyy rezhim glubokopodzolennykh pochv Tom'-Yayskogo mezhdurech'ya [Temperature regime of deeply podzolized soils in the Tom-Yai interfluvium]. In: *Sovremennyye problemy genezisa, geografii i kartografii pochv* [Modern Problems of Soil Genesis, Geography, and Cartography. Proc. of the Sci. Conf. (Tomsk, 21-23 September, 2011)]. Tomsk: Tomsk Publ.; 2011:35-38. In Russian
31. Petrov AI, Evseeva NS, Kashiro MA. Dynamics of snow cover characteristics in landscapes of the Tom-Yaya interfluvium. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2013;371:183-188. In Russian, English summary
32. Dobrovol'skiy GV, Urusevskaya IS, Alyabina IO. The soil-geographical zoning map of Russia at a scale of 1:15 000 000. *Doklady po ekologicheskomu pochvovedeniyu*. 2008;8(2):1-18. In Russian
33. Order of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation dated 08.18.2014 No. 367 "On approval of the List of forest-growing inhabitants of the Russian Federation and the List of forest areas of the Russian Federation." Moscow: Ministry of Natural Resources of the Russian Federation, 2014.
34. Dyukarev AG, Pologova NN, Lapshina ED, Berezin AE, L'gotin VA, Mul'diyarov EY. Prirodno-resursnoe rayonirovanie Tomskoy oblasti [Natural and resource zoning of the Tomsk Region]. Tomsk: Spektr Publ.; 1997. 40 p. In Russian

35. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West Siberian Plain]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1985. 250 p. In Russian
36. Kolomyts EG. Boreal ecotone and geographic zonality. Moscow: Nauka Publ.; 2005. 390 p. In Russian
37. Gadzhiev IM. Evolyutsiya pochv yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Evolution of the Southern Taiga Soils of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otделение Publ.; 1982. 278 p. In Russian
38. Shein EV. Granulometric composition of soils: problems of research methods, interpretation of results, and classifications. *Eurasian Soil Science*. 2009;3:309-317. In Russian, English summary
39. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of Russian soils]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 341 p. In Russian
40. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps, 4th ed. International Union of Soil Sciences (IUSS). Vienna, Austria; 2022. 234 p.
41. GOST 17.4.3.01-2017. Nature protection. Soils. General requirement for sampling. Moscow: Standartinform Publ.; 2018. 3 p. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200159508> (access 18.12.2024).
42. Theory and practice chemical analysis of soils. Vorobyova LA, editor. Moscow: GEOS; 2006. 400 p.
43. GOST 5180-2015. Soils. Laboratory methods for determination of physical characteristics. Moscow: Standartinform, Publ.; 2016. 23 p. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200126371> (access 18.12.2024).
44. Artem'eva ZS. Organicheskoe veshchestvo i granulometricheskaya sistema pochvy [Organic matter and soil granulometric system]. Russian State Agrarian University-Moscow Timiryazev Agricultural Academy. Moscow: GEOS Publ.; 2010. 240 p. In Russian
45. Dyukarev AG. Landshaftno-dinamicheskie aspekty taezhnogo pochvoobrazovaniya v Zapadnoy Sibiri [Landscape-dynamic aspects of taiga soil formation in Western Siberia]. Tomsk: Izd-vo NTL Publ.; 2005. 283 p. In Russian
46. Orlov DS, Biryukova ON, Sukhanova NI. Organicheskoe veshchestvo pochv Rossiyskoy Federatsii [Organic matter of the soils of the Russian Federation]. Moscow: Nauka Publ.; 1996. 256 p. In Russian
47. Dyukarev AG, Pologova NN. Soils of *Pinus sibirica* forests near settlements. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2013;2(22):7-22. In Russian, English summary

Информация об авторах:

Раудина Татьяна Валериевна, канд. биол. наук, доцент кафедры почвоведения и экологии почв, Национальный исследовательский Томский государственный университет; в. н. с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8953-883X>

E-mail: tanya_raud@mail.ru

Копысов Сергей Геннадьевич, канд. геогр. наук, в. н. с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН; доцент кафедры гидрологии, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3245-9364>

E-mail: wosypok@mail.ru

Чернова Наталья Александровна, канд. биол. наук, с. н. с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО

РАН; доцент кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1951-7192>

E-mail: naitina79@mail.ru

Крупин Александр Максимович, инженер лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск, Россия).

E-mail: krupinam@rambler.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Tatiana V. Raudina, Cand. Sci. (Biol.), leading researcher of the Laboratory of the Forest Ecosystem Monitoring, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the SB RAS; Assoc. Prof., Department of Soil Science and Soil Ecology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8953-883X>

E-mail: tanya_raud@mail.ru

Sergey G. Kopysov, Cand. Sci. (Geography), leading researcher of the Laboratory of the Forest Ecosystem Monitoring, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the SB RAS; Assoc. Prof., Department of Hydrology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3245-9364>

E-mail: wosypok@mail.ru

Natalia A. Chernova, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of the Forest Ecosystem Monitoring, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the SB RAS; Assoc. Prof., Department of Botany, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1951-7192>

E-mail: naitina79@mail.ru

Aleksandr M. Krupin, research engineer of the Laboratory of the Forest Ecosystem Monitoring, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the SB RAS (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: krupinam@rambler.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 25.06.2025;
одобрена после рецензирования 23.10.2025; принята к публикации 16.12.2025.*

*The article was submitted 25.06.2025;
approved after reviewing 23.10.2025; accepted for publication 16.12.2025.*

Научная статья

УДК 631.4

doi: 10.17223/19988591/72/3

Запасы углерода в почвах естественной и постагрогенной лесных экосистем и динамика эмиссии CO₂ на территории карбонового полигона «BioCarbon» (г. Новосибирск)

**Наталья Александровна Соколова¹,
Софья Александровна Куйдина², Денис Александрович Соколов³**

*^{1, 2, 3} Институт почвоведения и агрохимии Сибирского отделения РАН,
Новосибирск, Россия*

*^{1, 2} Новосибирский национальный исследовательский государственный университет,
Новосибирск, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8927-4280>, nsokolova@issa-siberia.ru

² s.kuidina@g.nsu.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-7859-7244>, sokolovdenis@issa-siberia.ru

Аннотация. Для территорий Западной Сибири исследования пулов углерода и в особенности его эмиссии в лесах крайне немногочисленны. В связи с этим целью исследования было сравнение пулов углерода и динамика эмиссии CO₂ в естественном и молодом вторичном березняках на территории карбонового полигона «BioCarbon» (г. Новосибирск). Общий углерод и азот определяли методом сухого сжигания на CHN-анализаторе 2400 Series II. Содержание органического углерода почв устанавливали методом бихроматного окисления (метод Тюрина). Запасы углерода в почвах определялись расчетным путем в слое 0–20, 0–50 и 0–100 см. Измерения потоков CO₂ с поверхности почвы проводились ежемесячно с мая по сентябрь в 2023–2024 гг. при помощи портативного инфракрасного газоанализатора LI-COR 8250. Запасы углерода в почве под спелым березняком в слое 0–20 см составили 38 т/га, в слое 0–50 см – 46 т/га. В почве залежи под вторичным березняком запасы углерода в слое 0–20 см были меньше (33 т/га), но в полуметровой толще превышали показатели естественной почвы (62 т/га). В почве под естественным лесом запасы углерода в подстилке (2,2 т/га) выше, чем под вторичным лесом (1,8 т/га). В среднем за два года наблюдения эмиссия CO₂ была минимальной в мае (2,1–3,3 мкмоль/м²с); максимальная интенсивность потока CO₂ с поверхности почвы под спелым березняком достигается в июле (13,3 мкмоль/м²с), тогда как под вторичным лесом максимальная эмиссия CO₂ отмечена в июне (10,8 мкмоль/м²с). Исследования показывают, что агрогенная трансформация свойств дерново-подзолистых почв приводит к повышению чувствительности дыхания почв к изменению гидротермических условий и вариабельности потока CO₂ по годам.

Ключевые слова: запасы углерода, лесные экосистемы, эмиссия углекислого газа, постагрогенное восстановление, температура почв

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке проекта Министерства образования и науки Российской Федерации № FSUS-2024-0024 и по договору о НИР № 1162-2022 от 01.12.2022 г.

Для цитирования: Соколова Н.А., Куйдина С.А., Соколов Д.А. Запасы углерода в почвах естественной и постагрогенной лесных экосистем и динамика эмиссии CO₂ на территории карбонового полигона «BioCarbon» (г. Новосибирск) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 60–81. doi: 10.17223/19988591/72/3

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/3

Carbon pools emissions in the soils of natural and post-agrogenic forest ecosystems and the dynamics of CO₂ of the “BioCarbon” carbon polygon (Novosibirsk)

Natalia A. Sokolova¹, Sofia A. Kuydina², Denis A. Sokolov³

^{1, 2, 3} *Institute of Soil Science and Agrochemistry, SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation*

^{1, 2} *Novosibirsk National Research State University, Novosibirsk, Russian Federation*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8927-4280>, nsokolova@issa-siberia.ru

² s.kuidina@g.nsu.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-7859-7244>, sokolovdenis@issa-siberia.ru

Summary. In Western Siberia, studies on carbon pools in forest ecosystems, particularly regarding carbon dioxide emissions from natural and post-agrogenic forests, are extremely limited. Therefore, the aim of this study was to compare carbon pools and examine the dynamics of CO₂ emissions in natural and secondary birch forests within the “BioCarbon” carbon polygon in Novosibirsk Oblast. The research was conducted from 2022 to 2024 on test areas of the “BioCarbon” carbon polygon located at the Central Siberian Botanical Garden site, under natural birch forest and approximately 20-year-old fallow land. The test areas (TA2, natural birch forest, and TA4, secondary birch forest) are situated within the transition zone from the upper floodplain terrace of the Ob River to the subaerial complex of the denudation-accumulative Pre-Salair plain (See Fig. 1). The soils are classified as Albic Luvisols (loamic) (See Fig. 2). Bulk density, porosity, and soil moisture content were determined using the thermostatic-weight method. Total carbon and nitrogen were measured at the ISSA SB RAS testing laboratory by dry combustion using a 2400 Series II CHN analyzer. Soil organic carbon (SOC) content was determined by wet oxidation with K₂Cr₂O₇ in 50% H₂SO₄ solution. Carbon pools in soils were calculated for the 0-20, 0-50, and 0-100 cm layers. Carbon pools in the litter were measured using the frame-square method according to the Ministry of Natural Resources’ recommendations. CO₂ fluxes from the soil surface were measured once monthly in the morning from May to September using a portable LI-COR 8250 infrared gas analyzer. During greenhouse gas flux measurements, soil temperature and humidity sensors were used at depths of 5-10 cm. The total carbon content in the studied soils varied within a relatively narrow range, not exceeding 2.3%. Notably, the soil under the natural forest exhibited a more pronounced decrease in soil organic carbon content with depth, whereas the agrogenically transformed soil at the TA4 site showed a gradual decrease in carbon content down the profile (See Table 1). The total carbon pool in the soil under the natural birch forest was 38 t/ha in the 0-20 cm layer and 46 t/ha in the 0-50 cm layer. In contrast, under the secondary birch forest, the total carbon pool was lower in the 0-20 cm layer (33 t/ha) but exceeded that of the natural soil in the 0-50 cm layer (62 t/ha). Conversely, the carbon pool in the litter was higher under the natural forest (2.2 t/ha) than under the secondary forest (1.8 t/ha). Over the two years of observation, average CO₂ emissions were minimal in May (2.1-3.3 μmol/m²s). The maximum

CO₂ flux from the soil surface under the natural birch forest occurred in July (13.3 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$), whereas under the secondary forest, the peak emission was observed in June (10.8 $\mu\text{mol/m}^2\text{s}$). By September, emission values declined again (See Fig. 3). Hydrothermal conditions in the topsoil varied across the test sites. Soil properties, which influence these conditions, affect the CO₂ flux from the soil surface during the growing season. This relationship is demonstrated by the dependence of CO₂ flux on temperature in the 0-5 cm soil layer over two years (See Fig. 4). Thus, the incorporation of infertile soils within the Novosibirsk Scientific Center into agricultural use has led to long-term changes in their properties. The agrogenic transformation of soil properties increases the sensitivity of soil respiration to changes in hydrothermal conditions and contributes to greater variability in CO₂ flux over the years.

The article contains 4 Figures, 1 Tables, 50 References.

Keywords: carbon pools, forest ecosystems, carbon dioxide emissions, postagrogenic restoration, soil temperature

Fundings: the work was carried out with the support of the project of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation No. FSUS-2024-0024 and under the research agreement No. 1162-2022 dated 12/01/2022.

For citation: Sokolova NA, Kuydina SA, Sokolov DA. Carbon pools emissions in the soils of natural and post-agrogenic forest ecosystems and the dynamics of CO₂ of the “BioCarbon” carbon polygon (Novosibirsk). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:60-81. doi: 10.17223/19988591/72/3

Введение

В связи с деятельностью человека концентрации парниковых газов в атмосфере возрастают быстрее, чем происходит секвестрация углерода в биосфере. По мнению большинства ученых, это способствует ускорению глобального потепления, сопряженного с увеличением количества климатических аномалий на региональном уровне, что имеет негативные как экологические, так и экономические последствия [1]. Глобальные тренды декарбонизации экономики, направленные на уменьшение последствий климатических изменений, открывают для нашей страны новые возможности. Учитывая огромный потенциал Российской Федерации в секвестрации углерода биологическими системами, развертывание сети карбоновых полигонов, а также карбоновых ферм может стать востребованным высокотехнологичным бизнесом [2]. Сегодня на территории России в различных природных и агроэкосистемах организована сеть карбоновых полигонов с целью мониторинга процессов эмиссии и депонирования соединений углерода, выступающих источниками парниковых газов. Особенно велика роль почв как природного долговременного резервуара органического углерода. Кроме того, карбоновые полигоны предоставляют возможность для унификации методологии исследований и воспроизводимости их результатов. Так, предложен ряд параметров количественной и качественной оценки почвенного органического вещества, для определения которых существуют утвержденные стандартные методики [3].

Ранее показано, что в бореальных лесах скорость круговорота углерода ниже, чем в других экосистемах, поэтому сокращение площади лесов явля-

ется одним из главных факторов увеличения концентраций парниковых газов в атмосфере, а накопление запасов углерода в почве и древесине становится приоритетной задачей. На примере опыта разных стран выявлено, что оптимальной стратегией консервации углерода является сохранение естественных лесов, а также управление рубками и содействие лесовосстановлению [4]. Исследования запасов, секвестрации и потерь углерода в лесных экосистемах России в настоящее время ведутся на 19 разных карбоновых полигонах [5–8]. В Новосибирской области с 2022 г. ведутся исследования лесных экосистем на карбоновом полигоне «BioCarbon».

Опыт прогнозного моделирования углеродного баланса естественных лесных экосистем в среднем Поволжье показывает, что при существующем климатическом тренде до 2100 г. в березняках и осинниках будут преобладать потери углерода из экосистем, тогда как в молодых вторичных лесах, напротив, будет происходить его аккумуляция [9]. Моделирование динамики пулов углерода в лесных экосистемах южной тайги в зависимости от различных факторов показывает, что при возрастании температур воздуха во всех типах леса продуктивность экосистем возрастает. При этом возрастает и скорость минерализации органического вещества в почвах и уменьшается его запас в подстилке [10]. В вышеперечисленных исследованиях на территории Европейской части России (ЕТР) березовые леса рассматриваются в качестве вторичных, т.е. переходных после антропогенного воздействия к зональным типам леса. На территории Западной Сибири березовые леса являются коренными типами леса [11], поэтому исследования запасов углерода в спелых березняках могут быть экстраполированы на значительные территории.

Динамика различных пулов углерода при восстановлении лесных экосистем после антропогенного воздействия также достаточно хорошо изучена для территории Восточной Европы и ЕТР. Показано, что на постагрогенных территориях происходит восстановление растительности и экологических функций почв [12–15]. При постагрогенном восстановлении происходит сначала увеличение, а затем снижение скорости круговорота углерода в экосистеме до достижения устойчивого состояния [16, 17]. Это связывается с запасами углерода в почве: сначала идет минерализация органического углерода удобрений, а затем накопление подстилки и подземной фитомассы и увеличение общего пула углерода в почвах. Внутрисезонная динамика почвенного дыхания зависит в первую очередь от температуры почвы [18]. Кроме того, в связи с увеличением разнообразия растительности возрастают неоднородность состава подстилки, разнообразие и специфичность почвенных ферментов [19].

Для территорий Западной Сибири исследования пулов углерода в лесных экосистемах и в особенности его эмиссии в естественных и постагрогенных лесах крайне немногочисленны. В связи с этим целью настоящего исследования было сравнение пулов углерода и динамика эмиссии CO₂ в естественном и молодом вторичном березняках на территории карбонового полигона «BioCarbon» в Новосибирской области.

Материалы и методы

Карбоновый полигон «BioCarbon», расположенный в Новосибирской области, представляет собой четыре постоянных пробных площади, три из которых находятся в пределах участка лесоклиматических исследований Центрального сибирского ботанического сада и являются фрагментами зональных травяных березовых и осиновых лесов Западной Сибири на дренированных возвышенных равнинах. Две пробных площади представлены березовыми лесами – спелым березняком и вторичным березняком на залежи возрастом около 20 лет (рис. 1).

Пробные площади № 2 (ПП2, спелый березовый лес) и № 4 (ПП4, вторичный березовый лес) расположены в пределах переходной зоны от верхней надпойменной террасы реки Обь, сложенной песчано-супесчаными гляциально-паводковыми отложениями к субэразальному комплексу денудационно-аккумулятивной Присалаирской равнины [20].

Район исследований относится к лесостепной зоне Западной Сибири, где зональными являются серые почвы, оподзоленные и выщелоченные черноземы. В то же время особенности почвенного покрова пробных площадей карбонового полигона характеризуются азональностью в связи с близостью к долине р. Обь и влиянием литолого-геоморфологической специфики территории Новосибирского научного центра. Почвы на пробных площадях принадлежат к одному отделу: дерново-подзолистая типичная среднемощная сверхглубокоосветленная супесчаная на ПП2 и агродерново-подзолистая типичная мощная глубоко-контактно-осветленная легкосуглинистая постагрогенная на ПП4.



Рис. 1. Схема расположения района исследований
[Fig. 1. The location of the research area]

В пределах пробных площадей, в связи с расположением на выровненных участках и невыраженностью нанорельефа, строение профиля и основные свойства почв варьируют незначительно. Почва под спелым березняком имеет формулу профиля АУ–ЕЛ–ВТ, типичную для дерново-подзолистых почв региона, а под молодым березняком, соответственно, Рра–ЕЛ–ВТ (рис. 2). Пробная площадь № 4 расположена на участке, в 90-е гг. XX в. использовавшемся под посадки картофеля и овощных культур, но с начала 2000-х гг. заброшенном и подверженном зарастанию лесом.

Доминирует в древесном ярусе на обеих пробных площадях береза повислая (*Betula pendula* Roth) с разницей в высоте деревьев (20–30 м в спелом березняке, 10–15 м во вторичном) и количестве деревьев на пробную площадь (от 80 в спелом березняке до 1000 во вторичном). Подлесок в спелом березняке представлен рябиной (*Sorbus sibirica* Hedl.) и черемухой (*Padus avium* Mill.), тогда как во вторичном березняке как таковой отсутствует, за исключением малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.), вероятно, занесенной из расположенных поблизости дачных сообществ. В травянистом ярусе спелого березняка доминируют традиционные для травяных лесов Сибири сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) и орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). В травянистом ярусе вторичного березняка наряду с лесными видами (медуница мягчайшая (*Pulmonaria mollissima* A. Kern.), грушанка малая (*Pyrola minor* L.), чина весенняя (*Lathyrus vernus* L. Bernh.), хвощ (*Equisetum sylvaticum* L.)) присутствуют синантропные виды (валериана лекарственная (*Valeriana officinalis* L.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Desv.), недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora* DC.), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (L.) Scop.)).

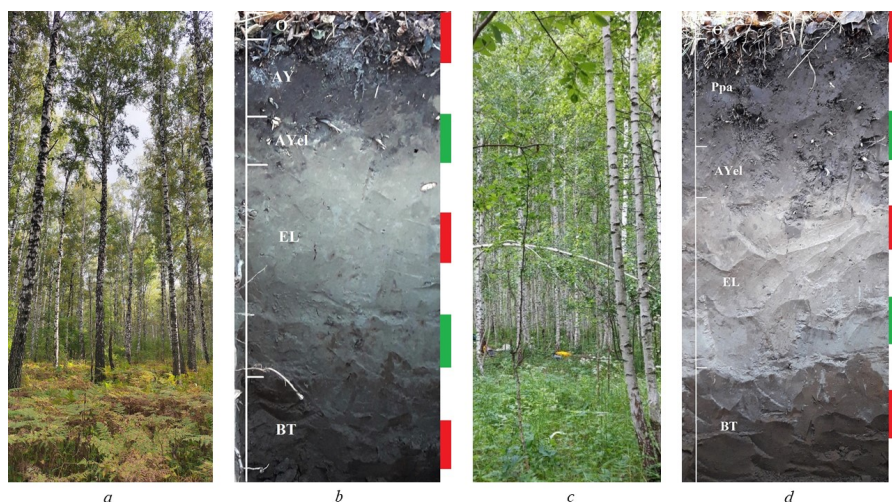


Рис. 2. Фото пробных площадей и профили почв: *a, b* – ПП2, спелый березняк, дерново-подзолистая; *c, d* – ПП4, вторичный березняк, агродерново-подзолистая постагрогенная

[**Fig. 2.** Photos of test areas (TA) and soil profiles: *a, b* - TA2, natural birch forest; Albic Luvisol; *c, d* - TA4, secondary birch forest on fallow; Plaggic Albic Luvisol]

Полевые исследования почв выполнялись в соответствии с требованиями действующих нормативных документов, методических указаний и рекомендаций по обследованию и оценке состояния почвенного и растительного покрова, используемых при почвенных, агрохимических и экологических изысканиях, установлении загрязнения почв и растений, мониторинге загрязнения окружающей среды. Диагностику почв выполняли по «Классификации и диагностике почв России» [21].

На пробных площадках отбирались смешанные пробы из генетических горизонтов почвенных разрезов, в соответствии с действующими нормативными документами [22–24]. В лабораторных условиях отобранные образцы сушили на воздухе при комнатной температуре. Затем проводили рассев всех образцов на стандартных ситах с диаметром ячеек 1 мм. Из отсеянных образцов каждой фракции вручную отбирали и взвешивали грубые корни диаметром более 1 мм [25]. Общие запасы корней определялись расчетным путем исходя из их содержания в образце и параметров почвы (объемный вес). Содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) и азота ($N_{\text{общ}}$) определяли в испытательной лаборатории ИПА СО РАН методом сухого сжигания при помощи CHN-анализатора 2400 Series II (Perkin Elmer, США). Содержание углерода органических соединений ($C_{\text{орг}}$) устанавливали методом мокрого сжигания 0,4 н $K_2Cr_2O_7$ в 50% растворе H_2SO_4 (метод Тюрина в модификации согласно [26]). Качество органического вещества почв оценивали тремя способами: 1) по отношению $C_{\text{общ}}/N_{\text{общ}}$; 2) по отношению $C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{общ}}$ при расчете степени внутримолекулярной окисленности [27, 28]; 3) при окислительном фракционировании. В последнем случае в зависимости от времени нагревания и температуры в $C_{\text{орг}}$ выделяются фракции трудно-, средне- и легкоокисляемых соединений [29].

Плотность сложения, порозность и содержание влаги определяли термостатно-весовым методом в двукратной повторности [30].

Запасы углерода в почвах определялись расчетным путем в т/га в слоях 0–20, 0–50 и 0–100 см исходя из содержания общего или органического углерода и физических свойств почв (плотности сложения) [31]. Расчет производился по формуле:

$$З(C) = C_{\text{общ}} \times dV \times h,$$

где $З(C)$ – запасы углерода; $C_{\text{общ}}$ – содержание углерода в генетическом горизонте, %; dV – плотность сложения горизонта, $г/см^3$; h – мощность горизонта, см.

Запасы углерода в подстилке измеряли методом рамок-квадратов: снимали слой подстилки в пределах квадрата $0,5 \times 0,5$ м, определяли его массу, содержание влаги, а затем по ГОСТ 23740-2016 содержание органического вещества и углерода, согласно рекомендациям Минприроды [32].

Измерение общего дыхания почвы (R), включающего дыхание как корней растений, так и гетеротрофов, на пробных площадях Карбонового полигона «BioCarbon» проводилось в 2023 и 2024 гг. Измерения проводились в утренние часы ежемесячно с июня по сентябрь в 2023 г., с мая по сентябрь в 2024 г. Предварительно в почву на глубину 10 см были врезаны

стационарные кольца, фиксирующие объем исследуемого воздуха. При помощи портативного инфракрасного газоанализатора LI-COR 8250 регистрировали потоки углекислого газа с поверхности почвы. Закрытые камеры размещали как под кронами деревьев, так и в межкроновом пространстве (в двух повторностях). Во время измерения потоков парниковых газов при помощи сенсоров учитывали температуру и влажность почвы в слое 5–10 см.

Для непрерывной регистрации температур верхнего слоя почвы организована система мониторинга при помощи автоматических логгеров Termochron на глубине 5, 10 и 20 см. Одновременно фиксировали температуру воздуха под пологом леса на высоте 2 м над уровнем почвы.

Статистическую обработку данных проводили в программах PAST v.2.17 и MS Excel. В таблице приведены средние значения, стандартные ошибки (*SE*); на графиках – минимальные, максимальные, медианные значения, 25 и 75 процентиля.

Результаты исследования и обсуждение

Характерной морфологической особенностью почв исследуемых экосистем является наличие мощных элювиальных горизонтов. Серогумусовый горизонт (AY) дерново-подзолистей почвы имеет относительно небольшую мощность (12 см). Преобладание серых и светло-серых оттенков в цветовой гамме гумусовых горизонтов (AY, P) свидетельствует о низком содержании органических веществ, что является нормой для дерново-подзолистых почв. Агродерново-подзолистая почва (под вторичным березняком) характеризуется более мощным гумусовым горизонтом и более насыщенной темно-серой окраской в верхней части профиля. Дифференциация профиля ярко выражена по окраске, грансоставу и плотности, несмотря на легкий (супесчано-легкосуглинистый) состав.

Более мощный гумусовый горизонт в почвах под вторичным березняком является, очевидно, следствием интенсивного агрогенного использования с гомогенизацией свойств пахотного горизонта. Это подтверждается небольшим уплотнением в нижней части гумусового горизонта по сравнению с выше- и нижележащей толщей, а также распределением содержания общего и органического углерода по профилю почв (табл. 1). В связи с морфологической неоднородностью в нижней части серогумусового и ниже агрогенного горизонтов выделен подгоризонт AYel.

Проведенные исследования показали, что содержание общего углерода в изученных почвах варьирует в сравнительно узком диапазоне значений и не превышает 2,3%. Максимальные значения отмечаются в серогумусовом (AY) и агрогенном (Pra) горизонтах (от 1,5 до 2,3%). Минимальное количество $C_{\text{общ}}$ ожидаемо фиксируется в элювиальных (EL) и текстурно-дифференцированных (BT) горизонтах, где значения опускаются до 0,2%. В переходных (AYel) подгоризонтах содержание общего углерода составляет 1,0–1,1%. При этом следует отметить, что в агрогенно преобразованной почве участка ПП4 наблюдается постепенное снижение содержания углерода вниз по профилю (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Содержание общего и органического углерода и различных фракций органического вещества
 [The content of total and organic carbon and various fractions of organic matter]

Горизонт [Horizon]	Глубина отбора проб, см [Depth, cm]	Плотность слоения, г/см ³ [Bulk density, g/cm ³]	C _{орг} , % [SOC, %]	C _{общ} , % [C _{tot} , %]	C _{общ} /N _{общ} [C _{tot} /N _{tot}]	СВО*, % [DIO*, %]	Содержание [Content]			
							трудно- [hard-]	средне- [medium]	легко- [easy]	
										окисляемых соединений в % от C _{орг} [oxidized compounds in % of SOC]
ПП 2. Дерново-подзолистая почва под спелым березняком										
О	0-3	0,10 ± 0,02	30,08 ± 0,06**	н/о	н/о	н/о	н/о	н/о	н/о	н/о
AY	3-10	0,87 ± 0,07	1,88 ± 0,38	2,33 ± 0,47	15	19,3	0,0	61,2	38,8	
AYel	10-20	1,12 ± 0,06	0,99 ± 0,20	1,10 ± 0,22	18	10,0	0,0	65,7	34,3	
EL	35-45	1,21 ± 0,05	0,25 ± 0,05	0,25 ± 0,05	20	0,0	31,3	62,9	5,8	
BT	90-100	1,25 ± 0,07	0,24 ± 0,05	0,26 ± 0,05	8	7,7	32,3	44,6	23,1	
ПП4. Агродерново-подзолистая почва под вторичным березняком										
О	0-2	0,09 ± 0,02	27,88 ± 2,76**	н/о	н/о	н/о	н/о	н/о	н/о	н/о
Рра	5-15	1,06 ± 0,06	1,16 ± 0,23	1,54 ± 0,31	16	24,7	5,0	67,8	27,2	
AYel	33-39	1,27 ± 0,08	0,91 ± 0,18	1,01 ± 0,20	13	9,9	20,6	57,3	22,1	
EL	50-60	1,23 ± 0,06	0,24 ± 0,05	0,28 ± 0,06	23	14,3	38,7	61,3	0,0	
BT	90-100	1,29 ± 0,09	0,23 ± 0,05	0,23 ± 0,05	8	0,0	69,7	26,8	3,5	

Примечание. * СВО – степень внутримолекулярной окисленности органического вещества; ** определено по ГОСТ 28268-89; н/о – не определялось.
 [Note. * DIO - degree of intramolecular oxidation of organic matter; ** determined according to GOST 28268-89; н/о - not determined].

Содержание углерода органических соединений несколько ниже и в целом коррелирует с $C_{\text{общ}}$. При этом коэффициент корреляции Пирсона в почве спелого березняка демонстрирует более высокие значения, по сравнению с почвой вторичного – 0,97 против 0,95 при $n = 8$. Отмеченное свидетельствует об увеличении доли органических соединений, устойчивых к бихроматному окислению, которое выражается в увеличении значений степени внутримолекулярной окисленности органического вещества почв вторичного березняка. Увеличение доли трудноокисляемых соединений в составе $C_{\text{орг}}$ также говорит о большем содержании кислородсодержащих функциональных групп в составе органического вещества [28] и, как следствие, большей его подвижности и включении в биологический круговорот. Более ранними исследованиями [33, 34] установлено, что в процессе восстановительных сукцессий в первую очередь происходит приращение пула легкодоступных соединений, что подтверждают и наши результаты.

Соотношение C/N в верхней толще почв характеризуется несколько отличными значениями: в верхних гумусовых горизонтах ненарушенной почвы оно выше, чем в почве залежи (16,5 и 14,5 соответственно), тогда как в элювиальном горизонте картина обратная (20 и 23 соответственно). Вышеуказанные особенности подтверждают выраженное агрогенное влияние на количество и качество органического вещества дерново-подзолистых почв. Показано, что увеличение соотношения C/N при постагрогенном восстановлении вначале происходит именно в верхней толще почвы, тогда как в более глубоких горизонтах изменения происходят позже [35].

Расчёты показали, что большими запасами углерода в слое 0–20 см характеризуется дерново-подзолистая почва под зрелым березовым лесом ПП2 (38 т/га). Это объясняется стабильным поступлением в почву органического вещества вместе с опадом древесной и травянистой растительности. Запасы углерода в верхней 20-сантиметровой толще в агродерново-подзолистой почве участка ПП4 снижены по сравнению с ненарушенной почвой (33 т/га). Это согласуется с данными, приводимыми О. Калининой и др. [36], в соответствии с которыми запасы органического вещества в верхней 20-см толще снижены по сравнению с естественными почвами. В то же время запасы углерода в слое 0–50 и 0–100 см в почве залежи под вторичным лесом превышают таковые в ненарушенной почве (46 и 62 т/га; 65 и 81 т/га соответственно). Вероятно, такие значения связаны с особенностями расчета, поскольку плотность сложения почвы под вторичным лесом выше (см. табл. 1) вследствие агрогенной трансформации, что отмечается и в других работах [37].

Мощность подстилки практически не различается на пробных площадях под спелым березняком и под вторичным березняком на залежи (2–3 см), тогда как содержание влаги в ней (32,4% и 40,9%) и запасы органического вещества (3,1 и 2,4 т/га соответственно) и углерода (2,2 и 1,8 т/га соответственно) отличаются значительно. Наши данные показывают существенно более низкие запасы органического вещества в подстилках по сравнению с Предуральем [5], что можно объяснить различием в составе

растительного опада: подстилка на пробных площадях почти наполовину состоит из легкоразлагаемого опада трав, который быстрее вовлекается в биологический круговорот. Запасы средних и тонких корней (растений травянистого яруса) в верхней полуметровой толще в почве под зрелым лесом выше, чем под вторичным (42,4 т/га против 34,9 т/га). Вышеуказанное свидетельствует о том, что в ненарушенной почве потенциал поступления органического вещества в почву выше, а скорость вовлечения в биогенный круговорот ниже. В агрогенно трансформированной почве неспецифическое органическое вещество, вероятно, перешло в пул легкодоступного органического вещества почв вследствие внесения удобрений [38], что иллюстрируют более высокие запасы почвенного углерода. Кроме того, приведенные данные показывают, что 20-летнего срока пребывания в залежи недостаточно для восстановления как запаса потенциально минерализуемого органического вещества, так и качественного состояния системы органических веществ почв [39].

Динамика дыхания почв на пробных площадях различалась по годам. С начала вегетационного сезона в 2023 г. эмиссия CO_2 закономерно увеличивалась и была максимальной в августе, а к сентябрю снова ее интенсивность снижалась. Динамика была сходной на обеих пробных площадях, однако, начиная с июля, поток CO_2 с поверхности почвы в спелом березняке был незначительно выше, чем во вторичном (7,45 и 7,06 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$ в июле; 9,9 и 8,63 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$ в августе и 5,87 и 3,26 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$ в сентябре соответственно). Очевидно, это связано как с нарастанием температуры, так и с изменением химического состава опада, отчего зависит, в том числе, и скорость его разложения [40].

В 2024 г. динамика интенсивности почвенного дыхания была иной. Для спелого березняка значения потока CO_2 с поверхности почвы нарастали к июлю (15,05 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$), а затем в августе и сентябре были существенно ниже (5,85 и 3,42 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$ соответственно). Для вторичного березняка максимальные значения интенсивности дыхания фиксировались в июне (14,9 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$), в июле были существенно ниже, чем в спелом лесу (9,86 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$), а в августе снова повышались (до 11,5 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$). Снижение интенсивности дыхания почв под вторичным лесом в июле связано, по нашему мнению, с более резкими колебаниями влажности подстилки и верхнего слоя почвы [41].

Таким образом, в среднем за два года наблюдения максимальная интенсивность потока CO_2 с поверхности почвы под спелым березняком достигается в июле (13,3 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$), тогда как под вторичным лесом максимальная эмиссия CO_2 отмечена в июне (10,8 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$) (рис. 3). Следует отметить, что, несмотря на более интенсивное выделение CO_2 в июле почвой естественного леса, в июне и августе дыхание почв на залежи было более активным. Ранее показано, что в сукцессионном ряду последовательно увеличивается содержание углерода микробной биомассы, а также интенсивность базального дыхания дерново-подзолистых почв от пахотных к залежным под молодым и вторичным лесом [42].

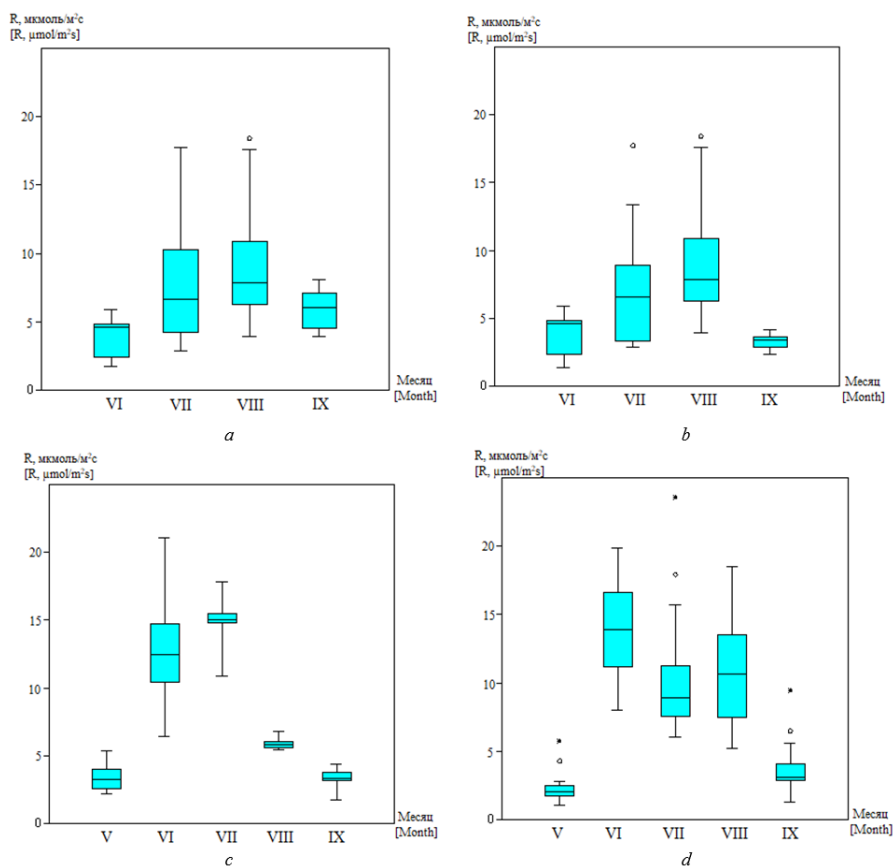


Рис. 3. Дыхание почв (R) $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ под спелым (a, c) и вторичным березняком (b, d) в течение вегетационных периодов 2023 (a, b) и 2024 гг. (c, d)
[Fig. 3. Soil respiration (R) $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ under natural (a, c) and secondary (b, d) birch forests during the growing season 2023 (a, b) and 2024 (c, d)]

Кроме того, установлено, что суммарное годовое дыхание почв достигает уровня естественных экосистем одновременно с восстановлением запасов фитомассы, тогда как запасы углерода в почвах могут оставаться сниженными [43]. Коэффициент вариальности параметра потока CO_2 для спелого березняка максимален в июне (56%), в остальные месяцы находится в пределах 26–33%. Для вторичного березняка на залежи самые высокие коэффициенты вариальности потока CO_2 отмечены в мае и июне (около 44%), в остальные месяцы близки к показателям естественной почвы (26–34%). Очевидно, вариальность дыхания почв связана с условиями конкретного года и свойствами самих почв. Поскольку исследуемые участки расположены в весьма умеренных по увлажнению автоморфных позициях, колебания обеспеченности влагой в весенний-раннелетний период приводят к изменению потока CO_2 . Такая значительная изменчивость в течение вегетационного сезона отмечена и для лесов Бурятии [44].

Более ранними работами установлено, что органическое вещество почв бореальных лесов более чувствительно к повышению средних температур, чем почвы других типов леса [45], поэтому для полноты картины необходимо учитывать ход температуры почв в деятельном слое в течение вегетационного периода и в целом года. Гидротермические условия в верхнем слое почв 0–20 см отличаются на разных пробных площадях на одной глубине и еще сильнее по годам. Это свидетельствует об изменении исходных свойств почв при агрогенной трансформации (более быстрое прогревание верхнего горизонта, меньшая водоудерживающая способность и т.д.), что снижает устойчивость почвы к изменению внешних условий. Морфологические признаки изменений свойств почв сохраняются, по данным исследователей, до 40 лет и более [46].

Колебания температур в верхних горизонтах почвы весьма сглажены по сравнению с температурами воздуха (рис. 4), что связано с влиянием ежегодного опада и подстилки, а также с высотой снежного покрова в лесу. В поверхностном слое температура почвы опускается только до $-1,5 \div -2^\circ\text{C}$, тогда как на глубине в 20 см невысокие положительные температуры сохраняются до конца января. В то же время разница между температурами поверхностного слоя почвы и слоя 10–20 см более заметна в почве залежи, особенно в периоды прогрева/охлаждения, что также связано со сниженными запасами подстилки [47].

Поскольку температура верхнего гумусового слоя почв оказывает существенное влияние на интенсивность почвенного дыхания [48, 49], то и свойства почв, от которых зависят ее теплофизические характеристики (теплоемкость, теплопроводность, водоудерживающая способность), влияя на поток CO_2 с поверхности почв в вегетационный период.

Об этом свидетельствуют и функции зависимости потока CO_2 с поверхности почвы от температуры в слое 0–5 см за два года (рис. 4). Можно отметить, что вариабельность дыхания почв (включающая дыхание гетеротрофов) увеличивается с возрастанием температуры, что связано частично с изменением параметров влажности почвы и подстилки, которая также оказывает значительное влияние на поток CO_2 [50].

Все вышеуказанное свидетельствует о том, что вовлечение в сельскохозяйственный оборот малоплодородных почв, расположенных на территории Новосибирского научного центра, повлекло долговременное изменение их свойств. Минерализация неспецифического органического вещества корней в дерново-подзолистой почве в период сельскохозяйственной эксплуатации увеличила запасы легко мобилизуемого почвенного углерода в метровой толще. В то же время запасы потенциально мобилизуемого органического вещества (в подстилке и корнях травянистых растений) существенно снижены. Агрогенная трансформация физико-химических, водно-физических и теплофизических свойств почв приводит к повышению чувствительности дыхания почв к изменению гидротермических условий и вариабельности потока CO_2 по годам.

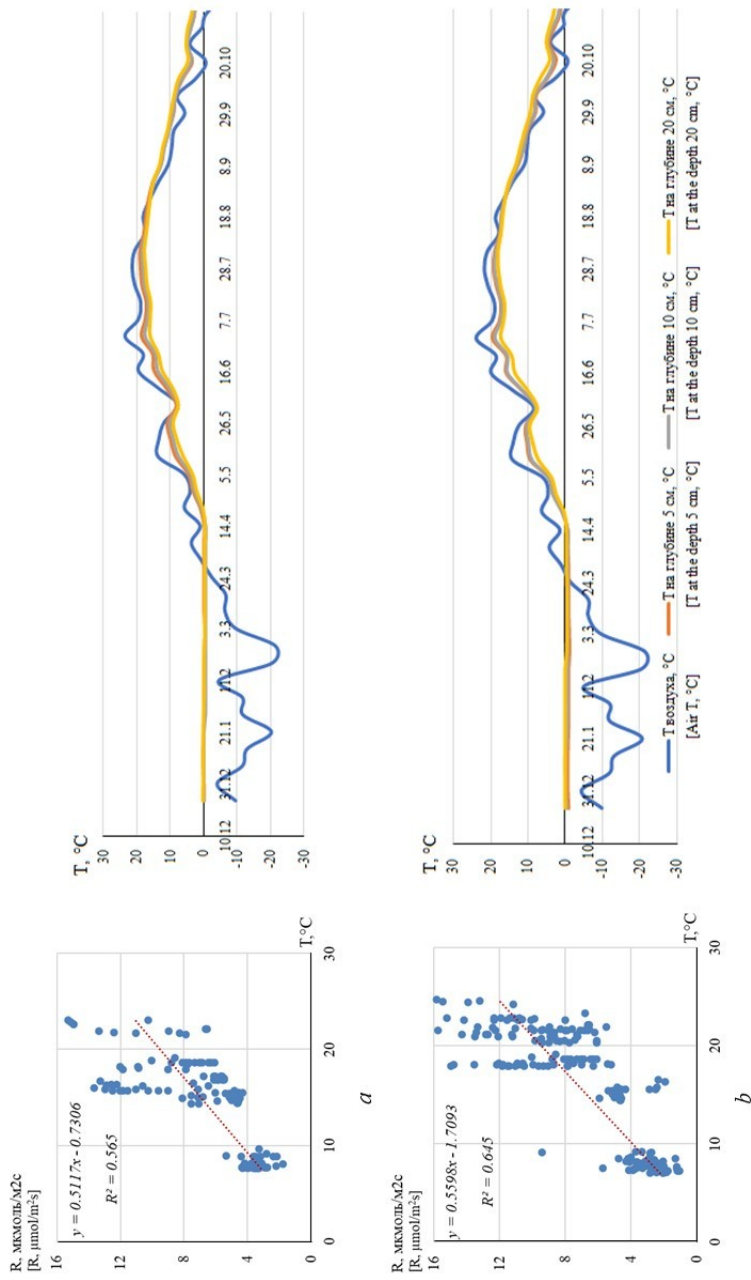


Рис. 4. Зависимость дыхания почв (R) (по оси ординат) от температуры (по оси абсцисс) на глубине 5 см и ход температур воздуха и почв в 2023–2024 гг.: *a* – спелый березняк; *b* – вторичный березняк [Fig.4. Dependence of soil respiration (R) (on the Y-axis) from the soil temperature at 5 cm depth (on the X-axis) and the course of air and soil temperatures in 2023–2024: *a* - natural birch forest; *b* - secondary birch forest]

Выводы

Проведенные исследования по оценке запасов и эмиссии в CO_2 в почвах карбонового полигона BioCarbon позволяют сделать следующие выводы.

1. Запасы общего углерода в верхнем слое 0–20 см почвы под березняком на залежи снижены по сравнению с естественным лесом (33 и 38 т/га). Основная часть запасов (71–77% от общих) приходится на верхнюю полуметровую толщу. В целом почвы характеризуются неравномерным распределением углерода по профилям с преобладанием в серогумусовом (под спелым березняком) и постагрогенном (на залежи) горизонтах.

2. Качественный состав органического вещества (степень внутримолекулярной окисленности, соотношение C/N) характеризуется преобладанием средне- и легкоокисляемых органических соединений в верхней полуметровой толще (80–100%) и снижением их доли (30–68%) в нижнем полуметре. Изменения соотношений различных по устойчивости к окислению фракций в профиле постагрогенной почвы выражены более резко, что указывает на миграцию легкоподвижных органических соединений вследствие антропогенного влияния.

3. Запасы потенциально мобилизуемого углерода в подстилке и корнях травянистых растений выше в спелом березняке (2,2 и 42,4 т/га соответственно), по сравнению со вторичным (1,8 и 34,9 т/га соответственно), что является признаком недостижения климаксной стадии сукцессии и свидетельствует о том, что 20 лет нахождения в залежи недостаточно для восстановления естественных функций почв.

4. Динамика почвенного дыхания в течение вегетационного периода характерна для бореальных лесов: поток CO_2 минимален при низких положительных температурах весной (2,3–3,4 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$), с мая нарастает к июню-июлю (9,9–15,0 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$) и снова снижается в сентябре (3,3–5,9 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$). Интенсивность дыхания связана как с гидротермическими условиями конкретного года, так и со свойствами почв, поэтому при дальнейших исследованиях необходим одновременный учет не только температуры, но и влажности и других параметров.

Список источников

1. Морковина С.С., Шашкин А.П. Карбоновые полигоны в лесных экосистемах: опыт и направления исследований // Инновации и технологии в лесном хозяйстве. Санкт-Петербург: материалы Всерос. научно-практической конф. Санкт-Петербург, 2024. С. 214–219. doi: 10.21178/160524.214
2. Нургулиев Д.К., Селивановская С.Ю., Кожевникова М.В., Галицкая П.Ю. Некоторые вызовы и возможности для России и регионов в плане глобального тренда декарбонизации // Георесурсы. 2021. Т. 23, № 3. С. 8–16. doi: 10.18599/grs.2021.3.2
3. Abakumov E.V., Polyakov V.I., Chukov S.N. Approaches and methods for studying soil organic matter in the carbon polygons of Russia (review) // Eurasian Soil Science. 2022. № 7. С. 849–860. doi: 10.1134/s106422932207002x
4. Королева Т.С., Шунькина Е.А. Обзор мирового опыта консервации углерода в существующих лесных резервуарах // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2014. № 4. С. 22–39.

5. Байтурина Р.Р., Султанова Р.Р., Асылбаев И.Г. Оценка запаса углерода в лесной подстилке и верхнем слое почв насаждений основных лесообразующих пород // *Journal of Agriculture and Environment*. 2023. № 12 (40). 16. doi: 10.23649/JAE.2023.40.24
6. Байтурина Р.Р., Султанова Р.Р. Анализ запасов углерода в почвах на участках Карбонового полигона Республики Башкортостан // *Леса России и хозяйство в них*. 2024. № 1 (88). С. 93–100. doi: 10.51318/FRET.2023.88.1.009
7. Александрова Л., Гордеев А.С., Бабичук В.Р., Курынцева П.А., Селивановская С.Ю. Оценка запасов углерода в почве на территории карбонового полигона «Карбон – Поволжье» // *Российский журнал прикладной экологии*. 2023. № 4 (36). С. 12–21. doi: 10.24852/2411-7374.2023.4.12.21
8. Курганова И.Н., Лопес Де Гереню В.О., Ипп С.Л., Каганов В.В., Хорошаев Д.А., Рухович Д.И., Сумин Ю.В., Дурманов Н.Д., Кузиков Я.В. Пилотный карбоновый полигон в России: анализ запасов углерода в почвах и растительности // *Почвы и окружающая среда*. 2022. Т. 5, № 2. doi: 10.31251/pos.v5i2.169
9. Розенберг Г.С., Коломыйц Э.Г., Шарая Л.С. Углеродный баланс и устойчивость лесных экосистем при глобальном потеплении (опыт прогнозного моделирования) // *Успехи современной биологии*. 2011. Т. 131, № 4. С. 367–381.
10. Шанин В.Н., Быховец С.С., Чертов О.Г., Комаров А.С. Оценка средствами имитационного моделирования влияния внешних факторов на динамику органического углерода в лесах разных типов // *Лесоведение*. 2018. № 5. С. 335–346. doi: 10.1134/S0024114818050091
11. Юрковская Т.К., Сафронова И.Н. Зональное деление растительного покрова Западной Сибири // *Ботанический журнал*. 2019. Т. 104, № 1. С. 3–11. doi: 10.1134/S0006813619010113
12. Del Galdo I., Six J., Peressotti A., Cotrufo M.F. Assessing the impact of land-use change on soil C sequestration in agricultural soils by means of organic matter fractionation and stable C isotopes // *Global Change Biology*. 2003. Vol. 9 (8). PP. 1204–1213. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00657.x
13. Laganier J., Angers D.A., Pare D. Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: A meta-analysis // *Global Change Biology*. 2010. Vol. 16. PP. 439–453. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01930.x
14. Vladychenskii A.S., Telesnina V.M., Rummyantseva K.A., Chalaya T.A. Organic matter and biological activity of postagrogenic soils in the Southern Taiga using the example of Kostroma Oblast // *Eurasian Soil Science*. 2013. Vol. 46 (5). PP. 518–529. doi: 10.1134/S1064229313050141
15. Kurganova I.N., Telesnina V.M., Lopez De Guereny V.O., Lichko V.I., Karavanova E.I. The dynamics of carbon pools and biological activity of retic albic podzols of the southern taiga during postagrogenic evolution // *Eurasian Soil Science*. 2021. Vol. 54, № 3. PP. 337–351. doi: 10.1134/S1064229321030108
16. Deng L., Wang K.B., Tang Z.S., Shangguan Z.P. Soil organic carbon dynamics following a long-term natural vegetation restoration: Evidence from stable carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2016. Vol. 221. PP. 235–244. doi: 10.1016/j.agee.2016.01.048
17. Kalinina O., Giani L., Goryachkin S., Lyuri D., Kurganova I., Lopes de Guereny V., Kuzakov Y., Cherkinsky A., Chertov O. Post-agricultural restoration: implications for dynamics of soil organic matter pools // *Catena*. 2019. Vol. 181. 104096. doi: 10.1016/j.catena.2019.104096
18. Lyuri D.I., Karelin D.V., Kudikov A.V., Goryachkin S.V. Changes in soil respiration in the course of the postagrogenic succession on sandy soils in the southern taiga zone // *Eurasian Soil Science*. 2013. Vol. 46, № 9. PP. 935–947. doi: 10.1134/S1064229313070041

19. Ovsepyan L., Kurganova I., Gerenyu de V.L., Kuzyakov Y. Conversion of cropland to natural vegetation boosts microbial and enzyme activities in soil // *Science of Total Environment*. 2020. Vol. 743. 140829. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.140829
20. Зольников И.Д., Богуславский А.Е., Лямина В.А. Геолого-геоморфологическая основа ландшафтов Академгородка / *Динамика экосистем Новосибирского Академгородка*. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2013. 438 с.
21. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
22. ГОСТ Р 58595-2019. Почвы. Отбор проб. М. : Стандартинформ, 2019. 6 с.
23. ГОСТ 17.4.4.02-2017. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. М. : Стандартинформ, 2018. 10 с.
24. ГОСТ 17.4.3.01-2017. Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. М. : Стандартинформ, 2018. 3 с.
25. Dybzinski R., Kelvakis A., McCabe J., Panock S., Anuchitlertchon K., Vasarhelyi M., McCormack M.L., McNickle G.G., Poorter H., Trinder C., Farrior C.E. How are nitrogen availability, fine-root mass, and nitrogen uptake related empirically? Implications for models and theory // *Glob. Change Biol*. 2019. № 25. PP. 885–899. doi: 10.1111/gcb.14541
26. ГОСТ 26213-2021. Почвы. Методы определения органического вещества. М. : Стандартинформ, 2021. 12 с.
27. Когут Б.М., Фрид А.С. Сравнительная оценка методов определения содержания гумуса в почвах // *Почвоведение*. 1993. № 9. С. 119–123.
28. Abakumov E.V., Popov A.I. Determination of the carbon and nitrogen contents and oxidizability of organic matter and the carbon of carbonates content in one soil sample // *Eurasian Soil Science*. 2005. № 2. PP. 186–194.
29. Androkhonov V.A., Sokolov D.A. Fractional composition of redox systems in soils of coal mine dumps // *Eurasian Soil Science*. 2012. № 45. PP. 399–403. doi: 10.1134/S1064229312020032
30. ГОСТ 28268-89. Почвы. Методы определения влажности, максимальной гигроскопической влажности и влажности устойчивого завядания растений. М. : Стандартинформ, 1989. 8 с.
31. Кленов Б.М. Устойчивость гумуса автоморфных почв Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2000. 176 с.
32. Методика количественного определения объема поглощений парниковых газов. Приложение № 2 к приказу Минприроды России № 371 от 27.05.2022 г. 95 с.
33. Poeplau C., Don A. Sensitivity of soil organic carbon stocks and fractions to different land-use changes across Europe // *Geoderma*. 2013. Vol. 192. PP. 189–201. doi: 10.1016/j.geoderma.2012.08.003
34. Wang Y., Xue D., Kuzyakov Y., Wang Z.L., Hu N., Lou Y., Zhang Q., Zhang L., Zhu P., Gao H., Zhang S., Zhang H., Li D., Song Z., Kurganova I. Post-agricultural restoration of soil organic carbon pools across a climate gradient // *Catena*. 2021. Vol. 200. 105138. doi: 10.1016/j.catena.2020.105138
35. Deng L., Shanguan Zh. Afforestation drives soil carbon and nitrogen changes in China // *Land Degradation and Development*. 2017. Vol. 28, № 1. PP. 151–165. doi: 10.1002/ldr.2537
36. Kalinina O., Goryachkin S., Luyri D., Giani L. Chronosequential development of post-agrogenic soils of different climatic zones in Russia under self-restoration // *Catena*. 2015. Vol. 129. PP. 18–29. doi: 10.1016/j.catena.2015.02.016
37. Зорина С.Ю., Соколова Л.Г., Казановский С.Г., Дорофеев Н.В. Изменение состава растительности и свойств почв в ходе их постагрогенного развития в лесостепной зоне Прибайкалья // *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. 2023. Т. 15, № 5. С. 74–96. doi: 10.12731/2658-6649-2023-15-5-927
38. Лопес Де Гереню В.О., Курганова И.Н., Галибина Н.А., Капица Е.А., Шорохова Е.В. Влияние температуры и минеральных добавок азота и фосфора на процессы

- разложения и состав почвенно-коровых субстратов // Почвоведение. 2021. № 1. С. 45–59. doi: 10.31857/S0032180X21010081
39. Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Честных О.В. Новая оценка баланса углерода в лесах федеральных округов Российской Федерации // Биоразнообразие и функционирование лесных экосистем. М. : Наука, 2021. С. 153–173.
40. Курганова И.Н., Лопес Де Гереню В.О., Галибина Н.А., Капица Е.А., Шорохова Е.В. Влияние температуры на интенсивность биогенного разложения коры осины // Сибирский экологический журнал. 2020. Т. 27, № 6. С. 792–804. doi: 10.15372/SEJ20200610
41. Wang Y., Wang Z.-L., Wang H., Guo C., Bao W. Rainfall pulse primarily drives litterfall respiration and its contribution to soil respiration in a young exotic pine plantation in subtropical China // Canadian Journal of Forest Research. 2012. Vol. 42. PP. 657–666. doi: 10.1139/x2012-017
42. Susyan E.A., Wirth S., Ananyeva N.D., Stolnikova E.V. Forest succession on abandoned arable soils in European Russia – Impacts on microbial biomass, fungal-bacterial ratio, and basal CO₂ respiration activity // European Journal of Soil Biology. 2011. Vol. 47. PP. 169–174. doi: 10.1016/j.ejsobi.2011.04.002
43. Карелин Д.В., Горячкин С.В., Кудиков А.В., Лопес де Гереню В.О., Лунин В.Н., Долгих А.В., Люри Д.И. Изменение запасов углерода и эмиссии CO₂ в ходе постагроенной сукцессии растительности на серых почвах в Европейской части России // Почвоведение. 2017. № 5. С. 580–594. doi: 10.7868/80032180X17050070
44. Иванов А.В., Замолодчиков Д.Г., Сало М.А., Кондратова А.В., Пилецкая О.А., Брянин С.В. Дыхание почв лесных экосистем юга Дальнего Востока // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1023–1033. doi: 10.31857/S0032180X23600397
45. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Gallardo Lancho J.F., Oehm C.T. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates // Eurasian Soil Science. 2012. Vol. 45. PP. 68–79. doi: 10.1134/S1064229312010085
46. Телеснина В.М., Ваганов И.Е., Карлсен А.А., Иванова А.Е., Жуков М.А., Лебедев С.М. Особенности морфологии и химических свойств постагроенных почв южной тайги на лёгких отложениях (Костромская область) // Почвоведение. 2016. № 1. С. 115–129. doi: 10.7868/S0032180X16010111
47. Карелин Д.В., Люри Д.И., Горячкин С.В., Лунин В.Н., Кудиков А.В. Изменение почвенной эмиссии диоксида углерода в ходе постагроенной сукцессии в чернозёмной лесостепи // Почвоведение. 2015. № 11. С. 1354–1366. doi: 10.7868/S0032180X1511009X
48. Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г., Каганов В.В., Почикалов А.В., Гитарский М.Л. Микробная и корневая составляющие дыхания дерново-подзолистых почв южной тайги // Лесоведение. 2017. № 3. С. 183–195.
49. Мухин В.А., Диярова Д.К., Гитарский М.Л., Замолодчиков Д.Г. Климат и эмиссионная составляющая углеродного цикла лесных экосистем // Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Основные результаты и пути развития : тезисы докладов Всероссийской научной конференции (Москва, 20–22 марта 2017 г.). М. : Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН, 2017. С. 128–129.
50. Мухин В.А., Диярова Д.К., Веселкин Д.В. Влажность как фактор CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса // Лесоведение. 2015. № 3. С. 208–213.

References

1. Morkovina SS, Shashkin AP. Karbonovye poligony v lesnyh ekosistemah: opyt i napravleniya issledovaniy [Carbon polygons in forest ecosystems: experience and research directions]. In: *Innovacii i tehnologii v lesnom hozjajstve. Materialy nauch. konf.* [Innovations and technologies in forestry (St. Petersburg, Russia, 16–17 May, 2024)]. St. Petersburg: Publishing House

- of the Saint-Peterburg Forestry Research Institute; 2024. pp. 214-219. In Russian. doi: 10.21178/160524.214
2. Nurgaliev DK, Selivanovskaja SJu, Kozhevnikova MV, Galickaja PJu. Some challenges and opportunities for Russia and regions in terms of the global decarbonization trend *Georesursy = Georesources*. 2021;23(3):8-16. In Russian, English summary. doi: 10.18599/grs.2021.3.2
3. Abakumov EV, Polyakov VI, Chukov SN. Approaches and methods for studying soil organic matter in the carbon polygons of Russia (review). *Eurasian Soil Science*. 2022;55(7):849-860. doi: 10.1134/s106422932207002x
4. Koroleva TS, Shun'kina EA. The review of world experience preservation of carbon in the existing forest tanks. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo hozjajstva = Proceedings of the Saint-Peterburg Forestry Research Institute*. 2014;4:22-39. In Russian, English summary
5. Bajturina RR, Sultanova RR. Analiz zapasov ugleroda v pochvah na uchastkah Karbonovogo poligona Respubliki Bashkortostan [Analysis of soil carbon stocks in the carboniferous areas of the Republic of Bashkortostan]. *Lesa Rossii i hozjajstvo v nih = Forests of Russia and Economy in Them*. 2024;1:93-100. In Russian, English summary. doi: 10.51318/FRET.2023.88.1.009
6. Bajturina RR, Sultanova RR, Asylbaev IG. An evaluation of carbon stock in forest floor and topsoil of plantations of main forest forming species. *Journal of Agriculture and Environment*. 2023;12:16. In Russian, English summary. doi: 10.23649/JAE.2023.40.24
7. Aleksandrova L, Gordeev AS, Babichuk VR, Kurnycheva PA, Selivanovskaja SJu. Ocenka zapasov ugleroda v pochve na territorii karbonovogo poligona «Karbon – Povolzh'e» [The estimation of carbon content in soil on the territory of carbon polygon "Carbon-Povolzhye"]. *Rossiiskij zhurnal prikladnoj jekologii = Russian Journal of Applied Ecology*. 2023;4:12-21. In Russian, English summary. doi: 10.24852/2411-7374.2023.4.12.21
8. Kurganova IN, Lopes De Gerenju VO, Ipp SL, Kaganov VV, Horoshaev DA, Ruhovich DI, Sumin JuV, Durmanov ND, Kuzjakov JaV. Pilot carbon polygon in Russia: analysis of carbon stocks in soil and vegetation. *Pochvy i okruzhajushhaja sreda = The Journal of Soils and Environment*. 2022;2(5). In Russian, English summary. doi: 10.31251/pos.v5i2.169
9. Rozenberg GS, Kolomyc JeG, Sharaja LS. Carbon balance and sustainability of forest ecosystems under global warming (experience of predictive modeling). *Uspekhi sovremennoj biologii = Biology Bulletin Reviews*. In Russian, English summary. 2011;131(4):367-381.
10. Shanin VN, Byhovec SS, Chertov OG, Komarov AS. The effect of various external factors on dynamics of organic carbon in different types of forests: a simulation-based assessment. *Lesovedenie = Forestry*. In Russian, English summary. 2018;5:335-346. doi: 10.1134/S0024114818050091
11. Yurkovskaya TK, Safronova IN. Zonal regularities of vegetation cover of Western Siberia. *Botanicheskij Zhurnal*. 2019;104(1):3-11. doi: 10.1134/S0006813619010113
12. Del Galdo I, Six J, Peressotti A, Cotrufo MF. Assessing the impact of land-use change on soil C sequestration in agricultural soils by means of organic matter fractionation and stable C isotopes. *Global Change Biology*. 2003;9(8):1204-1213. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00657.x
13. Laganier J, Angers DA, Pare D. Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: A meta-analysis. *Global Change Biology*. 2010;16:439-453. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01930.x
14. Vladychenskij AS, Telesnina VM, Rumyantseva KA, Chalaya TA. Organic matter and biological activity of postagrogenic soils in the Southern Taiga using the example of Kostroma Oblast. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(5):518-529. doi: 10.1134/S1064229313050141
15. Kurganova IN, Telesnina VM, Lopez De Guereñu VO, Lichko VI, Karavanova EI. The dynamics of carbon pools and biological activity of retic albic podzols of the southern taiga during postagrogenic evolution. *Eurasian Soil Science*. 2021;54(3):337-351. doi: 10.1134/S1064229321030108
16. Deng L, Wang KB, Tang ZS, Shangguan ZP. Soil organic carbon dynamics following a long-term natural vegetation restoration: Evidence from stable carbon isotopes ($\delta^{13}C$). *Agric. Ecos. Envir.* 2016;221:235-244. doi: 10.1016/j.agee.2016.01.048
17. Kalinina O, Giani L, Goryachkin S, Lyuri D, Kurganova I, Lopes de Gerenyu V, Kuzyakov Y, Cherkinsky A, Chertov O. Post-agricultural restoration: Implications for dynamics of soil organic matter pools. *Catena*. 2019;181:104096. doi: 10.1016/j.catena.2019.104096

18. Lyuri DI, Karelin DV, Kudikov AV, Goryachkin SV. Changes in soil respiration in the course of the postagrogenic succession on sandy soils in the southern taiga zone. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(9):935-947. doi: 10.1134/S1064229313070041
19. Ovsepyan L, Kurganova I, Lopes de Gerenyu V, Kuzyakov Y. Conversion of cropland to natural vegetation boosts microbial and enzyme activities in soil. *Science of Total Environment*. 2020;743:140829. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.140829
20. Zol'nikov ID, Boguslavskij AE, Ljamina VA. Geologo-geomorfologicheskaja osnova landshaftov Akademgorodka [The geological and geomorphological basis of the landscapes of Akademgorodok]. In: *Dinamika jekosistem Novosibirskogo Akademgorodka* [Dynamics of ecosystems of Novosibirsk Akademgorodok]. Novosibirsk: Izdatelstvo SO RAN; 2013. 438 p. In Russian
21. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnosis of soil of Russia]. Smolensk: Oykumena; 2004. 342 p. In Russian, English summary
22. GOST R 58595-2019. Soils. Sampling. Moscow: Standartinform Publ.; 2019. 6 p. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200168814> (access 18.12.2024).
23. GOST 17.4.4.02-2017. Nature protection. Soils. Methods of sampling and preparation of samples for chemical, bacteriological, helminthological analysis. Moscow: Standartinform Publ.; 2018. 10 p. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200158951> (access 18.12.2024).
24. GOST 17.4.3.01-2017. Nature protection. Soils. Soils. General requirement for sampling. Moscow: Standartinform Publ.; 2018. 3 p. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200159508> (access 18.12.2024).
25. Dybzinski R, Kelvakis A, McCabe J, Panock S, Anuchitlertchon K, Vasarhelyi M, McCormack ML, McNickle GG, Poorter H, Trinder C, Farrior CE. How are nitrogen availability, fine-root mass, and nitrogen uptake related empirically? Implications for models and theory. *Glob. Change Biol*. 2019;25:885-899. doi: 10.1111/gcb.14541
26. GOST 26213-2021. Soils. Methods for determination of organic matter. Moscow: Standartinform Publ.; 2021. 12 p. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200180714> (access 18.12.2024).
27. Kogut BM, Frid AS. Comparative assessment of methods for determining humus content in soils. *Eurasian Soil Science*. 1993;9:119-123.
28. Abakumov EV, Popov AI. Determination of the carbon and nitrogen contents and oxidizability of organic matter and the carbon of carbonates content in one soil sample. *Eurasian Soil Science*. 2005;38(2):165-172.
29. Androkhonov VA, Sokolov DA. Fractional composition of redox systems in the soils of coal mine dump. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(4):399-403. doi: 10.1134/S1064229312020032
30. GOST 28268-89. Soils. Methods of determination of moisture, maximum hygroscopic moisture and moisture of steady plant fading. Moscow: Standartinform Publ.; 2016. 8 p. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200023556> (access 18.12.2024).
31. Klenov BM. Ustojchivost' gumusa avtomorfnyh pochv Zapadnoj Sibiri [Stability of humus of automorphic soils of Western Siberia]. Novosibirsk: Izdatelstvo SO RAN; 2000. 176 p. In Russian
32. Metodika kolichestvennogo opredelenija ob'ema pogloshhenij parnikovyh gazov. Prilozhenie № 2 k prikazu Minprirody Rossii № 371 ot 27.05.2022 [A method for quantifying the volume of greenhouse gas uptake. App. No. 2 to the Order of the Ministry of Natural Resources of the Russian Federation No. 371 dated 05.27.2022]. 95 p. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/350962750>. In Russian
33. Poeplau C, Don A. Sensitivity of soil organic carbon stocks and fractions to different land-use changes across Europe. *Geoderma*. 2013;192:189-201. doi: 10.1016/j.geoderma.2012.08.003
34. Wang Y, Xue D, Kuzyakov Y, Wang ZL, Hu N, Lou Y, Zhang Q, Zhang L, Zhu P, Gao H, Zhang S, Zhang H, Li D, Song Z, Kurganova I. Post-agricultural restoration of soil organic carbon pools across a climate gradient. *Catena*. 2021;200:105138. doi: 10.1016/j.catena.2020.105138
35. Deng L, Shangguan Zh. Afforestation drives soil carbon and nitrogen changes in China. *Land Degradation and Development*. 2017;28(1):151-165. doi: 10.1002/ldr.2537
36. Kalinina O, Goryachkin S, Luyri D, Giani L. Chronosequential development of post-agrogenic soils of different climatic zones in Russia under self-restoration. *Catena*. 2015;129:18-29. doi: 10.1016/j.catena.2015.02.016

37. Zorina SYu, Sokolova LG, Kazanovsky SG, Dorofeev NV. Plant composition and soil properties during postagrogenic evolution in the Cis-Baikal forest-steppe zone. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. 2023;15(5):74-96. In Russian, English summary. doi: 10.12731/2658-6649-2023-15-5-927
38. Lopes De Gerenyu VO, Kurganova IN, Galibina NA, Kapitsa EA, Shorokhova EV. The effects of temperature and mineral nitrogen and phosphorus on the decay processes and composition of Soil-Bark substrates. *Eurasian Soil Science*. 2021;54(1):49-62. doi: 10.1134/S1064229321010087
39. Zamolodchikov DG, Grabovskiy VI, Chestnyh OV. Novaya otsenka balansa ugleroda v leash federal'nyh okrugov Rossiyskoy Federatsii [A new assessment of the carbon balance in the forests of the federal districts of the Russian Federation]. In: *Bioraznoobrazie i funktsionirovanie lesnykh ekosistem* [Biodiversity and functioning of forest ecosystems]. Moscow: Nauka Publ.; 2021. 327 p. In Russian
40. Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Galibina NA, Kapitsa EA, Shorokhova EV. The effect of temperature on the rate of biogenic decomposition of aspen bark. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2020;6:792-804. In Russian, English summary. doi: 10.15372/SEJ20200610
41. Wang Y, Wang ZL, Wang H, Guo C, Bao W. Rainfall pulse primarily drives litterfall respiration and its contribution to soil respiration in a young exotic pine plantation in subtropical China. *Canadian Journal of Forest Research*. 2012;42:657-666. doi: 10.1139/x2012-017
42. Susyan EA, Wirth S, Ananyeva ND, Stolnikova EV. Forest succession on abandoned arable soils in European Russia - Impacts on microbial biomass, fungal-bacterial ratio, and basal CO₂ respiration activity. *European Journal of Soil Biology*. 2011;47:169-174. doi: 10.1016/j.ejsobi.2011.04.002
43. Karelin DV, Goryachkin SV, Kudikov AV, Lunin VN, Dolgikh AV, Lyuri DI, Lopes de Gerenyu VO. Changes of carbon pool and CO₂ emission in the course of postagrogenic succession on gray soils (Luvic Phaeozems) in European Russia. *Eurasian Soil Science*. 2017;50(5):559-572. doi: 10.1134/S1064229317050076
44. Ivanov AV, Zamolodchikov DG, Salo MA, Kondratova AV, Piletskaya OA, Bryanin SV. Soil respiration in forest ecosystems in the south of the Far East. *Eurasian Soil Science*. 2023;56(9):1201-1209. doi: 10.1134/s1064229323601142
45. Kurganova IN, Lopes de Gerenyu VO, Lancho JFG, Oehm CT. Evaluation of the rates of soil organic matter mineralization in forest ecosystems of temperate continental, mediterranean, and tropical monsoon climates. *Eurasian Soil Science*. 2012;45:68-79. doi: 10.1134/S1064229312010085
46. Telesnina VM, Vaganov IE, Karlsen AA, Ivanova AE, Zhukov MA, Lebedev SM. Specific features of the morphology and chemical properties of coarse-textured postagrogenic soils of the southern taiga, Kostroma oblast. *Eurasian Soil Science*. 2016;49(1):102-115. doi: 10.1134/S1064229316010117
47. Karelin DV, Lyuri DI, Goryachkin SV, Lunin VN, Kudikov AV. Changes in the carbon dioxide emission from soils in the course of postagrogenic succession in the chernozems forest-steppe. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(11):1229-1241. doi: 10.1134/S1064229315110095
48. Karelin DV, Zamolodchikov DG, Pochikalov AV, Kaganov VV, Gitarskii ML. Microbial and root components of respiration of sod-podsolic soils in boreal forest. *Lesovedenie = Forestry*. In Russian, English summary. 2017;3:183-195.
49. Mukhin VA, Diyarova DK, Gitarskiy ML, Zamolodchikov DG. Klimat i emissionnaya sostavlyajuschaya uglerodnogo tsikla lesnykh ekosistem [Climate and the emission component of the carbon cycle of forest ecosystems]. In: *Monitoring sostoyaniya i zagryazneniya okruzhayushchey sredy. Materialy nauch. konf.* [Monitoring of the state and pollution of the environment. Key results and development paths (Moscow, Russia, 20-22 March, 2017)]. Moscow: Publishing House of Institute of Global Climate and Ecology of the Russian Hydrometeorological Institute and the RAS; 2017. pp. 128-129. In Russian
50. Mukhin VA, Diyarova DK, Veselkin DV. Moisture content - the factor of the CO₂ emission activity of woody debris. *Lesovedenie = Forestry*. In Russian, English summary. 2015;3:208-213.

Информация об авторах:

Соколова Наталья Александровна, канд. биол. наук, зав. лаборатории географии и генезиса почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН; н. с. ИЦКП, Новосибирский национальный исследовательский государственный университет (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8927-4280>

E-mail: nsokolova@issa-siberia.ru

Куйдина Софья Александровна, студент, м. н. с. лаборатории рекультивации почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН; лаборант ИЦКП, Новосибирский национальный исследовательский государственный университет (Новосибирск, Россия).

E-mail: s.kuidina@g.nsu.ru

Соколов Денис Александрович, д-р биол. наук, зав. лабораторией рекультивации почв, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: sokolovdenis@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Natalia A. Sokolova, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Soil Geography and Genesis, Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS; researcher at the Research Centre of Carbon Polygon, Novosibirsk National Research State University (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8927-4280>

E-mail: sokolovanatalija@mail.ru

Sofia A. Kuydina, junior researcher in the Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS; laboratory assistant at the Research Centre of Carbon Polygon, Novosibirsk National Research State University (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: s.kuidina@g.nsu.ru

Denis A. Sokolov, Doc. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Soil Reclamation, Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: sokolovdenis@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 16.12.2024;
одобрена после рецензирования 28.01.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 16.12.2024;
approved after reviewing 28.01.2025; accepted for publication 11.12.2025.*

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 582.572 : 581.52(571.151)
doi: 10.17223/19988591/72/4

***Allium altaicum* на территории Горного Алтая: состояние ценопопуляций, репродуктивный потенциал, перспективы для интродукции**

**Алексей Сергеевич Прокопьев¹, Татьяна Николаевна Катаева²,
Михаил Сергеевич Ямбуров³**

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Сибирский ботанический сад, Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rareplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gientanka@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>, yamburov@mail.ru

Аннотация. Лук алтайский (*Allium altaicum*) – редкий и ценный пищевой, лекарственный и витаминоносный вид природной флоры Алтая, имеющий ресурсное значение. Встречается в широком диапазоне высот, от горностепного пояса до альпийских высокогорий. В статье приведены данные по распространению и состоянию ценопопуляций этого вида на территории Горного Алтая. Изучены фитоценоотическая приуроченность, демографические характеристики ценопопуляций, особенности сезонного ритма развития, морфологии и репродуктивной биологии. Основные морфологические и репродуктивные характеристики лука алтайского в природе оценены в сравнении с культурными образцами. Исследованные местообитания вида приурочены к крутым, щебнистым и каменистым склонам световых экспозиций, где его обилие варьирует от so_1 до so_2 . На подвижных щебнистых осыпях лук алтайский выступает абсолютным доминантом. Для всех ценопопуляций *A. altaicum* установлен центрированный тип онтогенетического спектра с максимумом на зрелых генеративных особях. Ценопопуляции нормального типа, полночленные и неполночленные. По классификации «дельта-омега» являются зреющими или зрелыми. В естественных условиях обитания размножение и распространение особей *A. altaicum* осуществляется семенным путем. Вегетативное разрастание имеет место, но не приводит к захвату новых территорий. Луку алтайскому свойственна высокая продуктивность, потенциал которой в суровых условиях высокогорий реализуется далеко не в полном объеме. Поэтому процессы самовозобновления вида семенным путем значительно затруднены. В Сибирском ботаническом саду ТГУ образцы лука алтайского, привлеченные из природных местообитаний, существенно отличаются между собой по средним значениям основных репродуктивных характеристик. В условиях интродукции на юге Томской области вид отнесен к весенне-летне-осеннезеленым растениям с раннелетним ритмом цветения. В результате комплексной интродукционной оценки в СибБС ТГУ *A. altaicum* отнесен к устойчивым растениям.

Ключевые слова: редкий вид, *Allium altaicum*, структура ценопопуляций, морфология, репродуктивная биология, интродукция, Республика Алтай

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2024-0006).

Для цитирования: Прокопьев А.С., Катаева Т.Н., Ямбуров М.С. *Allium altaicum* на территории Горного Алтая: состояние ценопопуляций, репродуктивный потенциал, перспективы для интродукции // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 82–107. doi: 10.17223/19988591/72/4

BOTANY

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/4

Allium altaicum in the Altai Mountains: state of coenopopulations, reproductive potential, and prospects for introduction

Alexey S. Prokopyev¹, Tatyana N. Kataeva², Mikhail S. Yamburov³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Siberian Botanical Garden, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rareplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gientanka@mail.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>, yamburov@mail.ru

Summary. *Allium altaicum* is a rare species native to the Altai Mountains, valued as a medicinal and vitamin-rich edible plant. It occurs across a wide range of altitudes, from the mountain-steppe zone to the alpine highlands (See Fig. 1). This article presents new data on the distribution and population status of this species in the Altai Mountains. The phytocoenotic associations, demographic characteristics of cenopopulations (CP), seasonal development patterns, morphology, and reproductive biology were studied. The main morphological and reproductive traits of *A. altaicum* in the wild were assessed and compared with those of cultivated specimens. The studied habitats are confined to steep, gravelly, and rocky slopes with high light exposure, where its abundance varies from sol (rare) to cop₂ (common). On some shifting gravelly scree, *A. altaicum* is the absolute dominant plant. The vegetation cover of the studied communities involving *A. altaicum* is characterized by high species richness, ranging from 28 species (CP 1) to 50 species (CP 3). The demographic structure of *A. altaicum* cenopopulations is characterized by a predominance of individuals in the generative stage (g₁-g₃), whose accumulation is facilitated by an increased lifespan in this stage (63.2-89.1% of the total). The maximum peak in the age spectrum occurs among mature generative individuals. Cenopopulations exhibit a normal type, either full-fledged (senile individuals are not typical for this species) or incomplete (lacking juvenile individuals). According to the delta-omega classification, CP 1 is considered maturing, while CP 2 and CP 3 are mature (See Table 1). The largest number of generative shoots (on average 10.1 to 10.7 per individual) occurs in moving rubble scree (CP 1) or in weakly sodded areas with low grass cover (CP 2), where competition from other species in the phytocenosis is minimal (See Table 2). A comparison of the morphological characteristics of *A. altaicum* specimens from natural habitats with those grown under introduction experiments at the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University (SibBS TSU) showed that cultivated specimens surpassed wild ones in some parameters. In its natural habitat, *A. altaicum* reproduces and spreads primarily by seed. Vegetative growth also occurs but does not contribute significantly to colonization of new territory. Although *A. altaicum* is characterized by

high seed productivity, its propagation potential is far from fully realized under the harsh high-altitude conditions, as the processes of self-renewal by seed are significantly hindered. The lowest fruit set rate was observed in CP 1 (39.0%), where onion plants are frequently exposed to freezing temperatures during active growth and inflorescence formation. In contrast, onion plants growing in tall grass (CP 3) exhibited a significantly lower percentage of damaged flowers in the inflorescence, which was reflected in a higher fruit-to-flower ratio (62.5%) (See Table 3). Studies of the reproductive system of *A. altaicum* under introduction conditions have demonstrated significant differences among accessions in their primary reproductive traits. *A. altaicum* reproduces in cultivation both by seed and vegetatively, through the separation of bulblets formed on the rhizome. In the rare plant collection plots at SibBS TSU, the species is capable of self-seeding. However, specimens collected from CP 3 show limited bulblet formation on the rhizome and primarily reproduce by seed. In the wild, individuals from this cenopopulation produce no more than two bulblets per rhizome. Following a comprehensive introduction assessment, *A. altaicum* was classified as a resistant species. The gene pool of this rare and economically valuable plant, established at SibBS TSU, contributes to the successful ex situ conservation of the species and can be utilized to develop sustainable agropopulations and reintroduction programs aimed at restoring natural cenopopulations.

The article contains 3 Figures, 3 Tables, 55 References.

Keywords: rare species, *Allium altaicum*, structure of coenopopulations, morphology, reproductive biology, introduction, Altai Republic

Fundings: the study was carried out as part of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2024-0006).

For citation: Prokopyev AS, Kataeva TN, Yamburov MS. *Allium altaicum* in the Altai Mountains: state of coenopopulations, reproductive potential, and prospects for introduction. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:82-107. doi: 10.17223/19988591/72/4

Введение

Горный Алтай является одним из основных центров биологического и ландшафтного разнообразия России [1]. Видовой состав флоры этой относительно небольшой в мировом масштабе территории насчитывает более 2000 видов высших сосудистых растений [2], из которых больше половины традиционно использовалось местным населением в своей повседневной и религиозной жизни [3]. В современном флористическом кадастре региона указывается более 200 видов ценных лекарственных, технических, кормовых и пищевых растений [4], многие из которых имеют ресурсное значение и в отношении которых ведется интенсивный и зачастую нелимитированный промысел [5, 6].

Allium altaicum относится к числу важнейших ресурсных видов, традиционно используемых местным населением в качестве пищевого (пряно-вкусового), лекарственного и витаминносного растения. Пищевая ценность и лечебные свойства лука во многом обусловлены высоким содержанием углеводов, сахаров, микроэлементов и широким спектром биологически активных веществ – флавонолов, танинов, пектиновых веществ, каратиноидов и аскорбиновой кислоты [7–9]. В народной медицине лук

алтайский применяется в качестве противоглистного, антигельминтного, антибактериального, ранозаживляющего средства, улучшающего пищеварение и возбуждающего аппетит [10–13]. Заготавливаются все части растения, включая луковицы, которые используют как в свежем, так и в замороженном виде.

Лук алтайский широко известен как декоративное и медоносное растение [14]. Представляет значительный интерес для селекции зимующих сортов лука как неприхотливый, морозо- и зимостойчивый вид [15, 16].

В настоящее время интенсивный промысел и заготовка луковиц местным населением неуклонно сокращают природные запасы *A. altaicum*. Поэтому сейчас на большей части своего ареала этот вид подлежит охране и включен в Красные книги Алтайского [17] и Забайкальского [18] краев, Иркутской [19] и Амурской [20] областей, Республик Алтай [21] и Бурятия [22]. В связи с необходимостью сохранения и разработки мер по рациональному использованию ресурсов ценного дикорастущего растения лука алтайского, высокую актуальность имеет изучение его биологии в естественных условиях произрастания.

Целью данной работы явилось изучение эколого-биологических особенностей *Allium altaicum* в природных условиях Горного Алтая и оценка возможностей его воспроизводства в условиях *ex situ*.

Материалы и методы

Лук алтайский (*Allium altaicum* Pall., сем. Amaryllidaceae – Амариллисовые) – многолетнее травянистое корневищно-луковичное растение. Луковицы крупные, продолговато-яйцевидные, по одной или несколько прикреплены к корневищу. Стебли до 90 см высотой, дудчатые, с 2–4 листьями (рис. 1). Соцветие – шаровидный, многоцветковый зонтик. Плод – трехгнездная коробочка [23]. В природе, в зависимости от условий обитания, вид способен формировать разные жизненные формы. На скальных уступах и осыпях, сложенных крупнообломочными породами, произрастают однобеговые вертикально короткорневищные растения с крупной одиночной луковицей. На мелкощебнистых осыпях с мелкоземистой почвой развивается рыхлая дерновинная жизненная форма с косоапogeотропным корневищем [24].

A. altaicum – монголо-южносибирский монтанный вид [25]. Ареал охватывает горные системы юга Сибири (Алтай, Тыва, Прибайкалье, Забайкалье), Казахстан (Джунгарский Алатау, Тарбагатай), Северную Монголию, Китай [23, 26]. На востоке заходит в Амурскую область, где найдены изолированные местонахождения вида по р. Амур, в 30 км выше с. Игнашино [27]. В горах Южной Сибири встречается в широком диапазоне высот, от горностепного пояса до альпийских высокогорий. Растет на южных каменистых склонах, скалах, щебнистых и каменистых россыпях, изредка на галечниках в долинах небольших рек [23, 25]. В Амурской области – степной вид, встречается на южных крутых каменистых склонах и скалистых берегах рек [20].



Рис. 1. Заросли *Allium altaicum* в долине р. Аккол (Южно-Чуйский хребет, Республика Алтай)

[Fig. 1. Thickets of *Allium altaicum* in the Akkol river valley (South Chuya Range, Altai Republic)]

Полевые исследования *A. altaicum* проводились в 2023–2024 гг. в высокогорных районах Центрального и Юго-Восточного Алтая, а также в условиях интродукционного эксперимента на юге Томской области. В природе изучены три локальные ценопопуляции (далее – ЦП) *A. altaicum*: одна ЦП описана на южном макросклоне Курайского хребта (ЦП 1), вторая – в верховьях р. Аккол Южно-Чуйского хребта (ЦП 2), третья – в верховьях р. Актру Северо-Чуйского хребта (ЦП 3). Камеральные исследования и интродукционные испытания проведены на базе Сибирского ботанического сада ТГУ (СибБС ТГУ).

Выявление фитоценоотической приуроченности ценопопуляций *A. altaicum* выполняли с использованием традиционных геоботанических подходов [28]. Количественное обилие видов оценивали с применением шкалы Друде [29]. Латинские названия видов приведены в соответствии с «Catalogue of Life» [30].

При изучении сезонного ритма развития вида использовались подходы, предложенные в работах И.В. Борисовой [31] и И.Н. Бейдеман [32].

Популяционные исследования проводили с применением подходов, принятых в современной популяционной биологии растений [33]. Онтогенетические состояния исследуемого вида выделены нами на основании комплекса морфологических и биологических признаков, опираясь на характеристику онтогенеза *A. altaicum*, описанного В.А. Черемушкиной [24].

Для изучения плотности и онтогенетической структуры ценопопуляций в сообществах регулярным способом закладывали трансекты, разделенные на учетные площадки. В каждой исследуемой ценопопуляции было заложено не менее 20 площадок площадью 1 м². Подсчитывались общее число особей на единицу площади для определения экологической плотности

ценопопуляции и число особей разных возрастных состояний для построения онтогенетических спектров. В качестве счетной единицы использовалась морфологически обособленная особь. Полночленность (неполночленность) ценопопуляции выявлялась по степени представленности в спектре возрастных групп.

Тип ценопопуляции устанавливали по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [34], который строился на основе совместного использования двух показателей – индекса возрастности (Δ) и индекса эффективности (ω). Также для ценопопуляций определяли индекс восстановления (I_B) [35] и индекс старения (I_C) [36].

Морфологические особенности *A. altaicum* изучены преимущественно на живых растениях с привлечением гербарного материала. В каждой ценопопуляции у 30 особей, находящихся в генеративном состоянии, измерялось по одному генеративному побегу. Учитывались длина и ширина стеблевой части побега, число листьев, длина и ширина листа, диаметр соцветия. Число генеративных побегов определялось для особи g_2 состояния.

Фертильность пыльцы определялась по методике М.П. Александера [37]. Для анализа использовались полностью раскрывшиеся пыльники. При определении фертильности анализировалось не менее 300 пыльцевых зерен. Фертильная пыльца окрашивалась в красный цвет, стерильная пыльца – в зеленый.

При изучении семенной продуктивности *A. altaicum* придерживались методики Т.А. Работнова [38] с рекомендациями И.В. Вайнагий [39] и Р.Е. Левиной [40]. В качестве основных показателей учитывались: число цветков и плодов в соцветии, число семязачатков в цветке и семян в плоде, потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр). Потенциальную и реальную семенную продуктивность определяли как среднее количество семязачатков и семян на генеративный побег. Коэффициент продуктивности рассчитывали как процентное отношение РСП к ПСП.

Морфология семян описана, опираясь на работы Г.А. Комар [41], В. Броувера и А. Штелина [42]. Масса 1000 семян определялась на электронных весах DX-200 (A&D, Япония) с ценой деления 0,001 г. Всхожесть семян изучалась в лабораторных условиях по общепринятой методике [43] с нашей модификацией. Семена проращивали в течение месяца после сбора и после разных сроков сухого хранения. Семена помещали в чашки Петри (в 4-кратной повторности по 100 штук) на влажную фильтровальную бумагу и проращивали при температуре 20–22°C с фотопериодом 16/8 (свет/темнота). Учет всхожести семян определяли в течение всего периода появления всходов (не менее 30 суток от начала прорастания).

Для всех исследуемых признаков рассчитывалось среднее значение, ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования оценивались по Г.Ф. Лакину [44]: $CV < 11\%$ – низкий, $CV = 11–25\%$ – средний, $CV > 25\%$ – высокий. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы MS Excel 2016. Статистическая значимость различий между популяциями определялась однофакторным

дисперсионным анализом (ANOVA) по критерию Дункана при $p < 0,05$ в программе Statistica 10.

Результаты и обсуждение

Распространение и фитоценотическая приуроченность. На Алтае *A. altaicum* довольно обычен, широко распространен по всей территории республики, за исключением только крайних северных районов. Встречается на большинстве хребтов Западного, Центрального и Юго-Восточного Алтая, преимущественно в субальпийском и альпийском поясах гор. По сырым осыпям с подпочным увлажнением часто спускается ниже – в пределы лесного и лесостепного поясов. Растет на скалах, каменистых склонах, щебнистых осыпях, курумах, остепненных лугах [45–48]. В фитоценотическом отношении луковые сообщества полидоминантны, их состав определяется контактом с различными растительными группировками. И хотя этот вид не указывается в качестве ценообразователя, сообщества с большим участием лука алтайского встречаются на Алтае достаточно часто [25]. Нередко в высокогорьях образует пионерные серийные сообщества [49].

ЦП 1. Разнотравно-луковая щебнистая тундра. Кош-Агачский район, южный макросклон Курайского хребта, окр. с. Курай. Подвижная щебнистая осыпь на крутом склоне (35°) южной экспозиции, с большими валунами. Координаты: 50,3059, 87,9028. Высота над уровнем моря 2451 м.

Растительный покров несомкнутый, высотой в среднем от 30 до 40 см, с ОПП, не превышающим 7–10%. Абсолютным доминантом сообщества выступает *A. altaicum*, отдельные особи которого более или менее равномерно распределены по всей площади осыпи. Между ними единично или небольшими лотками расположено все остальное многообразие альпийского разнотравья. Наибольшая частота встречаемости установлена для *Poa glauca* subsp. *altaica* (Trin.) Olonova & G.H.Zhu, *Trifolium eximium* Stephan ex Ser., *Mesostemma martjanovii* (Krylov) Ikonn., *Valeriana petrophila* Bunge, *Dracocephalum origanoides* subsp. *bungeanum* (Schischk. & Serg.) A.L.Budantzev, *Lagopsis marrubiastrum* (Stephan) Ikonn.-Gal. С меньшим обилием встречаются *Pulsatilla campanella* (Regel & Tiling) Fisch. ex Krylov, *Galium densiflorum* Ledeb., *Aconitum anthoroideum* DC., *Artemisia pubescens* Ledeb., *Biebersteinia odora* Stephan, *Scrophularia incisa* Weinm., *Silene graminifolia* Otth, *Cerastium lithospermifolium* Fisch., *Stenocoelium athamantoides* (M. Bieb.) Ledeb., *Leiospora exscapa* (Ledeb.) A.V.Vassil., *Festuca kryloviana* Reverd., *Askellia pygmaea* (Ledeb.) Sennikov, *Saussurea subacaulis* (Ledeb.) Serg., *Oreomecon pseudocanescens* (Popov) Galasso, Banfi & Bartolucci, *Potentilla nivea* L., *Campanula rotundifolia* L., *Veronica macrostemon* Bunge ex Ledeb., *Lagotis integrifolia* (Willd.) Schischk., *Chamaenerion latifolium* (L.) Sweet, единично – *Dracocephalum grandiflorum* L. и *Rhodiola rosea* L. Всего в сообществе отмечено 28 видов.

ЦП 2. Кустарниковая злаково-разнотравно-луковая каменистая луговая степь. Кош-Агачский район, северный макросклон Южно-Чуйского хреб-

та, левый борт долины р. Аккол. На очень крутом (40° – 45°) каменистом склоне юго-восточной экспозиции, с полупогруженными валунами (старый курумник). Координаты: 49,8452, 87,8703. Высота над уровнем моря 2533 м.

Кустарниковый ярус развит фрагментарно, с ОПП в среднем от 10% до 15%, на отдельных участках – до 40%; составлен *Spiraea alpina* Pall., *S. media* Schmidt, *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Lonicera hispida* Pall. ex Schult.

Травостой невысокий (в среднем от 30 до 40 см, максимально до 80 см), густой, но с неравномерным проективным покрытием надземной массы – от 60% до 80%. Его основу составляют дерновинные злаки и многочисленные виды разнотравья с постоянной и значительной примесью осоки стоповидной. Доминируют *Allium altaicum*, *Artemisia macrantha* Ledeb., *Geranium pratense* L. Содоминируют *Carex pediformis* C.A. Mey., злаки – *Poa glauca* subsp. *altaica*, *P. attenuata* Trin., *Festuca altaica* Trin., *Helictotrichon mongolicum* (Roshev.) Henrard, из разнотравья – *Gentiana decumbens* L.fil., *Thesium refractum* C.A. Mey., *Cerastium arvense* L., *Ligularia altaica* DC., *Aconitum anthoroideum*, *Euphrasia* sp. Постоянно встречаются, но с меньшим обилием – *Silene amoena* L., *Dianthus superbus* L., *Veronica porphyriana* Pavlov, *Campanula rotundifolia* L., *Schulzia crinita* (Pall.) Spreng., *Primula nivalis* Pall., *Bistorta officinalis* Raf., *Gentianopsis barbata* (Froel.) Ma, *Polemonium boreale* Adams, *Galium verum* L., *Seseli condensatum* (L.) Rchb. fil., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Potentilla nivea* L., *Gentiana grandiflora* Laxm., *Gentianella amarella* (L.) Börner, *G. atrata* (Bunge) Holub, *Thalictrum minus* L. и *Koenigia alpina* (All.) T.M. Schust. & Reveal. Единично отмечается *Rhodiola rosea*. Всего выявлено 38 видов.

ЦП 3. Субальпийское разнотравье среди камней и зарослей кустарников. Кош-Агачский район, северный макросклон Северо-Чуйского хребта, левый борт долины р. Актру. На крутом (30°) зарастающем каменистом склоне юго-восточной экспозиции, с выходами крупнообломочного материала и большими валунами. Координаты: 50,0872, 87,7762. Высота над уровнем моря 2252 м.

Исследуемое сообщество расположено вблизи верхней границы леса и занимает выровненную наклонную площадку между выпуклыми гребнями склона. Древесная растительность представлена единичными особями *Pinus sibirica* Du Tour и *Larix sibirica* Ledeb., поднимающимися вверх по выпуклым участкам. Из кустарников наиболее распространены *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Spiraea media* и *Juniperus communis* var. *saxatilis* Pall. Реже встречаются *Rosa acicularis* Lindl., *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* (Pall.) Gladkova и *L. hispida* Pall. ex Schult. Кустарники местами оплетены одревесневающей лианой *Clematis sibirica* (L.) Mill. Единично отмечается самосев *Pinus sibirica*.

Травостой высокий (в среднем 80 см, до 1 м), многоярусный, из-за высокой каменистости субстрата и значительных выходов коренных пород его проективное покрытие очень неравномерное. Площадь, занятая растительностью, в среднем не превышающая 70%, на отдельных участках мо-

жет достигать 95–100%. Доминируют *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Paeonia anomala* L., *Galium boreale* L., *Lilium martagon* var. *pilosiusculum* Freyn, *Thalictrum minus*, *Allium strictum* Schrad., *Klasea marginata* (Tausch) Kitag. Все остальное видовое многообразие растений встречается с гораздо меньшим обилием, но придает сообществу значительную пестроту и красочность – *Koenigia alpina*, *Allium altaicum*, *Artemisia leucophylla* (Turcz. ex Besser) C.B. Clarke, *Astragalus mongholicus* Bunge, *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer, *Pedicularis incarnata* L., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Trifolium lupinaster* L., *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Rhodiola rosea*, *Aconitum glandulosum* Rapaics, *A. leucostomum* Vorosch., *Bupleurum aureum* Fisch., *Hedysarum neglectum* Ledeb., *Saussurea controversa* DC., *Sibirotrisetum sibiricum* (Rupr.) Barberá, *Elymus mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *Polemonium caeruleum* L., *Silene graminifolia* Otth, *Campanula glomerata* L., *Aquilegia sibirica* Lam., *Silene behen* L., *Crepis sibirica* L., *Veronica porphyriana*, *Gentiana macrophylla* Pall., *Euphorbia esula* L. Всего выявлено 50 видов.

Таким образом, исследованные нами местообитания *A. altaicum* на территории Горного Алтая приурочены к крутым, щебнистым и каменистым склонам световых экспозиций. В зависимости от степени задернованности участка его обилие варьирует от sol (малообилён) до cor_2 (эдификатор и доминант сообщества). На подвижных щебнистых осыпях (Курайский хребет) лук алтайский входит в состав растительных группировок с низким проективным покрытием надземной массы. Здесь он выступает абсолютным доминантом (ЦП 1). На зарастающих крупнокаменистых склонах с небольшой высотой травостоя (Южно-Чуйский хребет) *A. altaicum* сохраняет высокий уровень обилия, но разделяет свое доминирование в сообществе с другими видами (ЦП 2). Среди высокого травостоя с общим высоким проективным покрытием (Северо-Чуйский хребет) лук алтайский заметно снижает свое обилие (ЦП 3).

Растительный покров изученных сообществ с участием лука алтайского характеризуется высокой видовой насыщенностью и включает от 28 (ЦП 1) до 50 (ЦП 3) видов. В высокогорьях Курайского хребта значительную долю среди них составляют типично высокогорные виды – *Trifolium eximium*, *Mesostemma martjanovii*, *Valeriana petrophila*, *Dracocephalum organoides* subsp. *bungeanum*, *Lagopsis marrubiastrum* и др. (ЦП 1). В субальпийском поясе Северо-Чуйского хребта, помимо характерных для субальпийского разнотравья видов, значительное участие принимают луговые и лугово-лесные растения – *Paeonia anomala*, *Galium boreale*, *Lilium martagon* var. *pilosiusculum*, *Thalictrum minus*, *Allium strictum* и др. (ЦП 3). На Южно-Чуйском хребте в условиях сухого и резко-континентального климата в сообществах с *A. altaicum* увеличивается роль высокогорных дерновинных злаков – *Poa glauca* subsp. *altaica*, *P. attenuata*, *Festuca altaica*, *Helictotrichon mongolicum* и видов лугово-степного разнотравья, толерантных к холоду – *Geranium pratense*, *Gentiana decumbens*, *Veronica porphyriana*, *Pulsatilla patens*, *Koenigia alpina* и др. Также здесь хорошо выражен блок высокогорных криофильных видов, состоящий из *Primula nivalis*, *Gentiana grandiflora*, *Rhodiola rosea*, *Potentilla nivea* (ЦП 2).

Структура ценопопуляций. В высокогорных районах Алтая *A. altaicum* может играть существенную роль в сложении растительного покрова каменисто-щебнистых осыпей и участков с пионерной растительностью. На подвижных осыпях Курайского хребта (ЦП 1) пространственная структура ценопопуляции характеризуется диффузным распределением особей. Среди слабо сформированного травостоя молодые особи семенного происхождения получают возможность закрепляться по всему пространству осыпи. Экологическая плотность вида варьирует от 3 до 9 ос./м² (в среднем 5,15). На зарастающем крупнообломочном курумнике Южно-Чуйского хребта (ЦП 2) проростки концентрируются рядом с материнским растением. В этих условиях формируются достаточно обширные групповые скопления вида, представленные особями всех возрастных групп. Здесь на 1 м² площади насчитывается от 1 до 8 особей (в среднем 3,07). Минимальное значение экологической плотности (в среднем 1,14 ос./м²) отмечено для ценопопуляции, развивающейся на Северо-Чуйском хребте среди субальпийского высокотравья и общего высокого проективного покрытия сообщества (ЦП 3). Значения эффективной плотности (0,83–3,37 ос./м²) незначительно отличаются от экологической, т.к. ценопопуляции состоят преимущественно из взрослых особей, оказывающих максимальное воздействие на среду (табл. 1).

Для демографической структуры ценопопуляций *A. altaicum* свойственно преобладание особей генеративного периода (g_1 – g_3), накоплению которых способствует увеличение продолжительности жизни особей в этом состоянии (63,2–89,1% от общего числа). Максимальный пик в возрастном спектре формируется на особях g_2 -состояния. Прегенеративный период (j – v) составлен в основном имматурными и виргинильными растениями, доля которых заметно увеличивается (до 33,0%) только на щебнистых и слабо задернованных участках с подвижным субстратом (ЦП 1). На активно зарастающих склонах со стабильным грунтом интенсивность процесса возобновления вида снижается и происходит выпадение ювенильной стадии онтогенеза (ЦП 2, 3). Об эффективности возобновления ценопопуляции лука при отсутствии конкуренции со стороны других видов также свидетельствует рост в ЦП 1 индекса восстановления ($I_v = 0,52$) по сравнению с другими изученными ценопопуляциями ($I_v = 0,09$ – $0,33$). Однако в целом для этого вида отмечена низкая способность к семенному самоподдержанию ($I_v < 1$). Доля особей постгенеративного периода (ss , s) очень невелика ($I_s = 0,02$ – $0,08$) и состоит только из субсенильных растений (2,4–8,3%). Особи сенильного состояния не обнаружены. Таким образом, в природных условиях Горного Алтая в ценопопуляциях *A. altaicum* формируется централизованный тип онтогенетического спектра с максимумом на зрелых генеративных особях. Ценопопуляции нормальные, полночленные (сенильные особи для вида не характерны) и неполночленные (отсутствуют особи ювенильного состояния). По классификации «дельта-омега» (Δ – ω) ЦП 1 относится к зреющей, ЦП 2 и ЦП 3 – к зрелым (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

**Демографические характеристики ценопопуляций *A. altaicum*
на территории Республики Алтай**
[Demographic characteristics of *A. altaicum* coenopopulations in the Altai Republic]

Признак [Indicator]	ЦП 1 (К) [CP 1 (K)]	ЦП 2 (ЮЧ) [CP 2 (Sch)]	ЦП 3 (СЧ) [CP 3 (NCh)]
Онтогенетическое состояние, % [Ontogenetic stage, %]			
j	8,7	0	0
im	10,7	4,9	6,3
v	13,6	3,6	16,7
g ₁	27,2	34,9	20,8
g ₂	28,2	45,8	33,3
g ₃	7,8	8,4	14,6
ss	3,8	2,4	8,3
s	0	0	0
Демографические показатели [Demographic characteristics]			
M, ос./м ² [M, ind./m ²]	5,15	3,07	1,14
M _е , ос./м ² [M _e , ind./m ²]	3,37	2,56	0,83
Iв [Ir]	0,52	0,09	0,33
Iс [Isn]	0,04	0,02	0,08
Δ	0,33	0,41	0,43
ω	0,66	0,83	0,73
Тип ЦП [Type of CP]	Зреющая [Ripening]	Зрелая [Mature]	Зрелая [Mature]

Примечание. ЦП – ценопопуляция, К – Курайский хребет, ЮЧ – Южно-Чуйский хребет, СЧ – Северо-Чуйский хребет; онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; M – экологическая плотность, M_е – эффективная плотность, Iв – индекс восстановления, Iс – индекс старения; Δ – индекс возрастной, ω – индекс эффективности, ос./м² – число особей на 1 м².

[Note. CP - coenopopulation, K - Kuray Range, Sch - South Chuya Range, Nch - North Chuya Range; ontogenetic state: j - juvenile, im - immature, v - virginile, g₁ - young generative, g₂ - mature generative, g₃ - old generative, ss - subsenile, s - senile; M - ecological density, Me - effective density, Ir - renewal index, Isn - senescence index, Δ - age index, ω - efficiency index, ind./m² - number of individuals per 1 m²].

Морфологические особенности. Исследование морфологических особенностей особей *A. altaicum* в разных эколого-ценотических условиях Горного Алтая показало, что на одном растении может развиваться от 1 до 30 генеративных побегов. Наибольшее количество генеративных побегов (в среднем от 10,1 до 10,7 шт.) формируется у особей в условиях подвижных щебнистых осыпей (ЦП 1) или на слабо задернованных участках с невысоким травостоем (ЦП 2), где менее всего выражена конкуренция со стороны других видов в фитоценозе. В то же время среди субальпийского разнотравья особи лука образуют не более 1–2 генеративных побегов (ЦП 3), что достоверно отличает их от растений из других исследуемых це-

нопопуляций (табл. 2). Высокий травостой и крупнообломочный слабо подвижный субстрат не позволяют особям разрастаться, в связи с чем, в данных условиях вид имеет иной тип онтогенеза и не образует многопобеговые куртины. По данным В.А. Черемушкиной данный ход онтогенеза *A. altaicum* сходен с однопобеговой жизненной формой *A. obliquum* [24].

В среднем *A. altaicum* формирует побеги длиной 46,2–82,7 см с 2–4 стеблевыми листьями. Наиболее длинные и облиственные побеги развиваются среди высокого субальпийского разнотравья. В этих условиях размеры стеблевых листьев также достигают своих максимальных величин (ЦП 3).

Таблица 2 [Table 2]

Морфологические характеристики генеративных особей

***A. altaicum* в природных ценопопуляциях на территории**

Республики Алтай и в условиях интродукции

[Morphological characteristics of generative individuals of *A. altaicum* in natural cenopopulations in the territory of the Altai Republic and under conditions of introduction]

Признак [Indicator]	ЦП 1 (К) [CP 1 (K)]	ЦП 2 (ЮЧ) [CP 2 (SCh)]	ЦП 3 (СЧ) [CP 3 (NCh)]	СибБС (К) [SibBG (K)]	СибБС (СЧ) [SibBG (SCh)]
Число ген. побегов на особь g ₂ , шт. [Number of generative shoots per individual g ₂ , pcs.]	$10,7 \pm 1,2^a$ 49,1	$10,1 \pm 1,2^a$ 67,3	$1,3 \pm 0,1^b$ 36,1	$5,0 \pm 0,6^b$ 20,0	$5,5 \pm 1,5^{ab}$ 38,6
Длина ген. побега, см [Length of genera- tive shoot, cm]	$46,2 \pm 1,4^a$ 16,8	$71,0 \pm 1,3^b$ 8,9	$82,7 \pm 1,8^{bc}$ 10,8	$51,8 \pm 1,0^a$ 8,5	$89,4 \pm 2,4^c$ 8,4
Ширина стеблевой части побега, см [Width of the stem part of the shoot, cm]	$2,0 \pm 0,1^a$ 25,3	$2,1 \pm 0,1^a$ 14,0	$1,7 \pm 0,04^a$ 13,4	$1,7 \pm 0,1^{ab}$ 20,7	$2,1 \pm 0,1^{ac}$ 21,9
Число стеблевых листьев, шт. [Num- ber of stem leaves, pcs.]	$2,8 \pm 0,2^a$ 28,1	$2,5 \pm 0,2^a$ 21,3	$2,8 \pm 0,1^a$ 14,7	$2,7 \pm 0,2^a$ 29,1	$3,5 \pm 0,3^a$ 24,3
Длина листа, см [Leaf length, cm]	$27,2 \pm 1,1^a$ 19,8	$33,1 \pm 1,2^b$ 17,9	$38,1 \pm 1,4^c$ 22,4	$18,5 \pm 0,6^a$ 15,6	$37,3 \pm 1,7^b$ 20,7
Ширина листа, см [Leaf width, cm]	$1,1 \pm 0,03^a$ 12,6	$1,3 \pm 0,1^a$ 23,9	$1,3 \pm 0,04^a$ 19,8	$1,8 \pm 0,1^b$ 17,5	$1,9 \pm 0,1^b$ 19,7
Диаметр соцветия, см [Inflorescence diameter, cm]	$2,5 \pm 0,1^a$ 19,4	$3,2 \pm 0,1^{bc}$ 13,6	$2,5 \pm 0,1^{ab}$ 17,8	$3,3 \pm 0,1^{abc}$ 15,6	$4,1 \pm 0,2^c$ 15,2

Примечание. ЦП – ценопопуляция, СибБС – Сибирский ботанический сад ТГУ, К – Курайский хребет, ЮЧ – Южно-Чуйский хребет, Северо-Чуйский хребет. Данные представлены: в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV. Идентичные буквенные индексы * – различий между признаками нет, разные буквенные индексы – различия статистически значимы при $p < 0,05$.

[Note. CP - coenopopulation, SibBG - Siberian Botanical Garden TSU, K - Kuray Range, Sch - South Chuya Range, Nch - North Chuya Range; Data are presented: in the numerator $M \pm m$, in the denominator CV. The symbol * indicates the number of coenopopulations with the characteristic statistically different at $p < 0.05$].

Самые короткие побеги и листья образуются на открытых щебнистых южных склонах (ЦП 1), что достоверно отличает особи данной ценопопуляции. В то же время самые крупные соцветия (3,2 см в диаметре) отмечены у растений, развивающихся на крутом каменистом склоне долины реки Аккол среди кустарниковой высокогорной степи (ЦП 2), но достоверно они отличаются только от ЦП 1 (см. табл. 2).

Сравнение морфологических признаков особей *A. altaicum* из природных местообитаний с растениями, выращиваемыми в условиях интродукционного эксперимента в СибБС ТГУ, показало превосходство культивируемых образцов по ряду параметров. Так, по длине генеративного побега они в 1,1 раза превосходили аналогичные по происхождению природные образцы, по ширине листа – в 1,5–1,6 раза, по размерам соцветия – в 1,3–1,6 раза. При этом число генеративных побегов у культивируемого образца, привлеченного из ЦП 1, достоверно меньше (в 2 раза), чем у особей, развивающихся в природных местообитаниях (см. табл. 2). В целом стоит отметить, что в условиях интродукции испытанные образцы *A. altaicum* способны формировать достаточно большую вегетативную надземную массу, перспективную для использования в пищевых целях.

Большинство линейных показателей вида имеют средний уровень изменчивости ($CV=12,6–23,9\%$), только длина побега является более стабильным показателем ($CV=8,4–16,8\%$). Значительно выше вариабельность количественных признаков. Так коэффициент вариации (CV) числа генеративных побегов достигает 67,3%, а числа стеблевых листьев – 29,1% (см. табл. 2).

Репродуктивная биология. Лук алтайский размножается двумя способами: вегетативным и семенным. Вегетативное размножение происходит за счет образования пазушных почек, способных развивать самостоятельные дочерние побеги [25]. Однако по интенсивности захвата территории этот вид остается вегетативно малоподвижным, что, по заключению В.А. Черемушкиной [50], обусловлено небольшим годичным приростом корневища (до 0,5 см) и его косовертикальным нарастанием, не приводящим к сильному разрастанию дерновины. Поэтому в естественных условиях обитания семенное размножение превалирует над вегетативным.

Способность особей *A. altaicum* к регулярному плодоношению в пределах естественных растительных сообществ или агроценоза, а также жизнеспособность продуцируемых семян хорошо изучена В.А. Черемушкиной с соавторами [11], В.А. Черемушкиной [50] и А.Н. Даниловой, Ю.А. Котуховым [51]. Согласно их исследованиям, и в природных местообитаниях Алтая, и в культуре луку алтайскому свойственна высокая продуктивность (ПСП). Так, в местах его произрастания на территории Республики Алтай в соцветии формировалось от 150 до 1266 семян (в среднем 792 семечки). Реальная семенная продуктивность (РСП) несколько ниже и в среднем составила 507 семян. В условиях культуры показатели ПСП и РСП существенно возрастали, составляя на один генеративный побег в среднем 1098 семечек и 818 семян соответственно. Достаточно высокое среднее значение коэффициента продуктивности (Кпр), которое варьировало

от 63,9% (в природе) до 74,7% (в культуре), является для лука высоким показателем его благополучия, как вида, так и видовой популяции [11].

В результате проведенных нами исследований установлено, что в природных условиях Горного Алтая *A. altaicum* характеризуется высокими значениями фертильности пыльцы, потенциально обеспечивающей данному виду высокую результативность опыления. Наиболее высокие показатели фертильности отмечены в ЦП 2 (97,8%) и ЦП 3 (95,7%) (табл. 3, рис. 2).

Таблица 3 [Table 3]

Репродуктивные показатели *A. altaicum* в природных ценопопуляциях на территории Республики Алтай и в условиях интродукции
[Reproductive indices of *A. altaicum* in natural coenopopulations in the Altai Republic and under introduction conditions]

Признак [Indicator]	ЦП 1 (К) [CP 1 (K)]	ЦП 2 (ЮЧ) [CP 2 (Sch)]	ЦП 3 (СЧ) [CP 3 (NCh)]	СиББС (К) [SibBG (K)]	СиББС (СЧ) [SibBG (Sch)]
Фертильность пыльцы, % [Pollen fertility, %]	$90,3 \pm 1,4^a$ 3,5	$97,8 \pm 0,8^b$ 1,8	$95,7 \pm 0,8^b$ 2,9	$97,4 \pm 0,8^b$ 1,9	$97,1 \pm 0,8^b$ 3,0
Число цвет- ков, шт. [Number of flowers, pcs.]	$156,0 \pm 12,3^a$ 39,3	$145,4 \pm 9,2^{ab}$ 31,6	$81,5 \pm 4,2^b$ 26,0	$109,8 \pm 9,0^b$ 34,8	$123,8 \pm 18,7^b$ 37,1
Число плодов, шт. [Number of fruits, pcs.]	$62,2 \pm 7,6^a$ 61,3	$79,6 \pm 7,9^a$ 49,7	$51,0 \pm 5,0^a$ 48,1	$102,3 \pm 8,0^a$ 33,0	$55,2 \pm 13,1^a$ 58,4
ППЦ, % [FFR, %]	$39,0 \pm 3,0^a$ 38,6	$53,2 \pm 2,7^a$ 25,6	$62,5 \pm 5,2^{ab}$ 40,7	$93,9 \pm 1,2^b$ 5,6	$49,4 \pm 12,2^a$ 60,6
Число се- мязачатков в цветке, шт. [Number of ovules per flow- er, pcs.]	$4,2 \pm 0,2^a$ 29,1	$5,5 \pm 0,2^b$ 14,0	$5,6 \pm 0,2^b$ 13,6	$4,9 \pm 0,2^b$ 24,1	$4,2 \pm 0,3^{ab}$ 33,0
Число семян в плоде, шт. [Number of seeds per fruit, pcs.]	$3,3 \pm 0,3^a$ 39,9	$5,4 \pm 0,2^b$ 15,1	$5,1 \pm 0,2^{ab}$ 20,6	$4,1 \pm 0,2^{ab}$ 29,2	$2,9 \pm 0,2^a$ 32,7
ПСП побега, шт. [PSP per shoot, pcs.]	$648,0 \pm 62,8^a$ 48,5	$813,0 \pm 62,0^{ab}$ 38,1	$450,9 \pm 24,4^a$ 27,1	$530,8 \pm 45,3^a$ 36,2	$513,8 \pm 40,4^{ac}$ 35,2
РСП побега, шт. [RSP per shoot, pcs.]	$208,1 \pm 33,2^a$ 79,9	$436,4 \pm 49,5^{ab}$ 56,7	$261,1 \pm 27,2^a$ 51,1	$414,6 \pm 40,6^a$ 41,6	$165,6 \pm 12,7^{ac}$ 34,2
Кпр, % [C _{пр} , %]	$31,6 \pm 3,3^a$ 52,2	$51,9 \pm 2,9^a$ 27,6	$57,0 \pm 5,0^{ab}$ 43,2	$79,0 \pm 3,3^b$ 17,6	$33,4 \pm 2,1^a$ 28,2

Признак [Indicator]	ЦП 1 (К) [CP 1 (K)]	ЦП 2 (ЮЧ) [CP 2 (SCh)]	ЦП 3 (СЧ) [CP 3 (NCh)]	СибБС (К) [SibBG (K)]	СибБС (СЧ) [SibBG (SCh)]
Масса 1000 шт. семян, г [Weight of 1000 seeds, g]	$2,0 \pm 0,04^a$ 3,7	$2,2 \pm 0,2^{abc}$ 16,3	$1,9 \pm 0,1^{ab}$ 11,2	$2,3 \pm 0,1^{ac}$ 7,8	$2,5 \pm 0,1^c$ 10,8
Длина семе- ни, мм [Seed length, mm]	$3,4 \pm 0,05^a$ 7,6	$3,1 \pm 0,05^b$ 8,6	$3,0 \pm 0,04^b$ 7,9	$3,9 \pm 0,03^c$ 4,5	$3,2 \pm 0,03^a$ 5,6
Ширина се- мени, мм [Seed width, mm]	$2,0 \pm 0,05^a$ 12,7	$1,8 \pm 0,04^{ab}$ 11,5	$1,7 \pm 0,03^b$ 10,5	$2,4 \pm 0,02^c$ 5,7	$2,1 \pm 0,03^{ac}$ 8,5
Толщина семени, мм [Seed thickness, mm]	$1,0 \pm 0,04^a$ 20,7	$1,0 \pm 0,04^a$ 20,0	$0,9 \pm 0,03^a$ 15,7	$1,1 \pm 0,03^a$ 13,1	$1,2 \pm 0,03^a$ 12,0

Примечание. ЦП – ценопопуляция, СибБС – Сибирский ботанический сад ТГУ, К – Курайский хребет, ЮЧ – Южно-Чуйский хребет, Северо-Чуйский хребет; ППЦ – процент плодоцветения, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, РСП – реальная семенная продуктивность, Кпр – коэффициент продуктивности. Данные представлены: в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV. Идентичные буквенные индексы * – различий между признаками нет, разные буквенные индексы – различия статистически значимы при $p < 0,05$.

[Note. CP - coenopopulation, SibBG - Siberian Botanical Garden TSU, K - Kuray Range, Sch - South Chuya Range, Nch - North Chuya Range; FFR - fruits-to-flowers ratio, PSP - potential seed productivity, RSP - real seed productivity, C_{pr} - productivity coefficient. Data are presented: in the numerator $M \pm m$, in the denominator CV. The symbol * indicates the number of coenopopulations with the characteristic statistically different at $p < 0.05$].

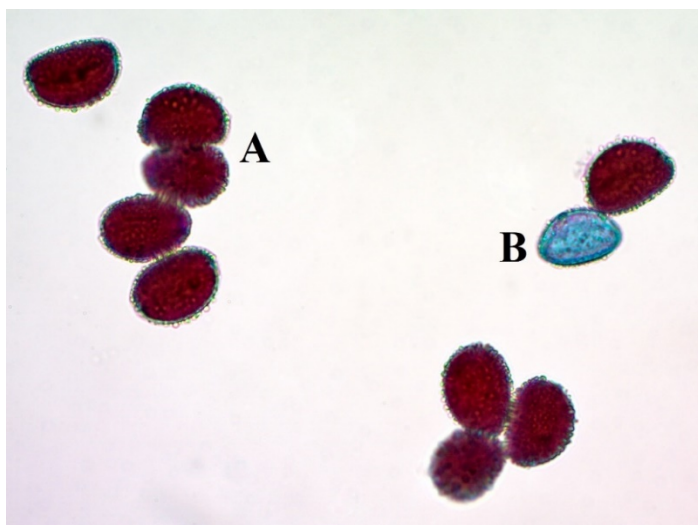


Рис. 2. Пыльца *A. altaicum*. А – фертильная, В – стерильная
[**Fig. 2.** Pollen of *A. altaicum*. A - fertile, B - sterile]

В среднем на одно соцветие развивается от 81,5 до 156,0 цветков и от 51,0 до 79,6 плодов. Процент плодоцветения (ППЦ) в целом для вида имеет невысокие значения. Самый низкий показатель завязываемости плодов характерен для ЦП 1 (39,0%), произрастающей в суровых условиях альпийских высокогорий, где в период активного роста и формирования соцветия особи лука часто попадают под воздействие отрицательных температур. Соответственно часть цветков на стадии бутонизации или во время цветения может подмерзнуть и не формирует плодов.

На открытых щебнистых (ЦП 1) и слабо задернованных (ЦП 2) склонах также отмечены генеративные побеги с неразвившимися соцветиями, по всей видимости, поврежденными заморозками. В то же время у особей, произрастающих среди высокого травостоя (ЦП 3), процент поврежденных цветков в соцветии значительно ниже, что отражается на показателях ППЦ (62,5%) (см. табл. 3).

В природе потенциальная семенная продуктивность (ПСП) особей *A. altaicum* выше на участках со слабо сформированным или неравномерным травостоем (ЦП 1, 2), что становится возможным за счет развития более многоцветковых соцветий. Максимальные значения ПСП отмечены в ЦП 2 (813,0 семян на соцветие), минимальные – в ЦП 3 (450,9 семян). Число жизнеспособных семян (РСП) всегда значительно меньше – 208,1–436,4 шт. Самый слабо реализуемый репродуктивный потенциал ($K_{пр} = 31,6\%$) характерен для ЦП 1, в остальных ценопопуляциях он имеет средние значения (51,9–57,0%) (см. табл. 3).

Статистическая обработка данных показала, что большинство репродуктивных показателей вида отличаются высоким уровнем вариабельности. Самыми нестабильными признаками являются число плодов ($CV = 48,1–61,3\%$) и РСП ($CV = 51,1–79,9\%$). Менее изменчивы показатели фертильности пыльцы ($CV = 1,8–3,5\%$) и числа семязачатков в цветке ($CV = 13,6–29,1\%$) (см. табл. 3). Высокий уровень изменчивости генеративных признаков особей *A. altaicum* в природных условиях высокогорий связан с нестабильными погодными условиями (в том числе с частыми возвратными заморозками) и слабой конкурентной способностью вида в сообществах.

При сравнении ценопопуляций между собой больше всего достоверных отличий имеет ЦП 1, характеризующаяся наименьшими показателями репродуктивной сферы по большинству признаков. По таким показателям, как фертильность пыльцы, число цветков в соцветии, число семязачатков в цветке и семян в плоде, она достоверно отличается от двух других ценопопуляций. ЦП 2 и ЦП 3 достоверных отличий между собой не имеют.

Исследования репродуктивной сферы *A. altaicum* в условиях интродукции (СибБС ТГУ) показали, что разные образцы существенно отличаются между собой по основным репродуктивным характеристикам. Так, образец из ЦП 1 превосходит образец из ЦП 3 по числу плодов в соцветии почти в 2 раза, по показателю РСП – в 2,5 раза. Соответственно, $K_{пр}$ образца с Курайского хребта достоверно выше и составляет 79,0%, в то время как у растений с Северо-Чуйского хребта он не превышает 33,4% (см. табл. 3).

Воспроизводство *A. altaicum* в условиях культуры осуществляется как семенным, так и вегетативным способом (отделением луковиц, образующихся на корневище). На коллекционных участках редких растений СибБС ТГУ вид способен давать самосев. Однако стоит отметить, что образцы, привлеченные из ЦП 3 не способны к активному формированию луковиц на корневище и размножаются преимущественно семенами. В природе особи данной ценопопуляции также образуют не более двух луковиц на корневище.

Морфология и всхожесть семян. Семена *A. altaicum* – черные, трехгранные, продолговатые с округлой спинкой. Длина семени варьирует в пределах от 3,0 до 3,9 мм, ширина – от 1,7 до 2,4 мм, толщина – от 0,9 до 1,2 мм. Масса 1000 шт. семян составляет от 1,9 до 2,5 г. Природные семена, по сравнению с культурными образцами имеют достоверно меньшие размеры длины и ширины, однако масса семян достоверно выше только у образца, привлеченного в интродукцию из ЦП 3 (см. табл. 3, рис. 3).

Семена *A. altaicum* не имеют периода покоя и способны прорасти сразу после созревания. По данным В.А. Черемушкиной с авторами [11], семена лука, собранные в условиях интродукционного эксперимента, имеют высокую всхожесть (88,1–97,2%), которую сохраняют на протяжении первых двух лет сухого хранения. На третий год хранения всхожесть семян начинает падать и уже составляет 60,6%. Сходные данные также получены С.А. Сучковой с соавторами [52] при выращивании этого вида в условиях лесной зоны Западной Сибири в СибБС ТГУ, где всхожесть свежесобранных семян лука разных образцов, привлеченных из других интродукционных центров, составляла от 76,0% до 95,3%. После трех лет хранения она снижалась более чем в 4–7 раз.



Рис. 3. Семена *A. altaicum*
[Fig. 3. Seeds of *A. altaicum*]

В наших исследованиях свежесобранные семена лука алтайского, полученные из природных местообитаний, имели всхожесть от 60% до 72% (в среднем 66,7%). При посеве в лабораторных условиях первые всходы появляются на третий день. Основная масса семян прорастает в первые две недели. После 7 месяцев сухого хранения всхожесть семян составляет уже в среднем 35,2%. Семена, собранные нами на коллекции редких растений в 2024 г., показали относительно невысокую всхожесть – в среднем 40,7% (28,0–53,3%), и только в отдельные годы их всхожесть достигала 96,0%. После 5,5 лет хранения всходило не более 10% семян.

Сезонный ритм развития. Наблюдения за сезонным ритмом развития природных образцов *A. altaicum* в условиях культуры на юге Томской области (СибБС ТГУ) показали, что данный вид относится к весенне-летне-осеннезеленым растениям с раннелетним ритмом цветения. Отрастание начинается после полного схода снежного покрова – с середины апреля. Через 3 недели активного роста листьев (в первой половине мая) растения переходят к стадии бутонизации. Цветение непродолжительное – около 12 дней, начинается в первой половине июня и завершается в 20-х числах месяца. Формирование семян в плоде длится около месяца (27–30 дней). Массовое созревание семян наблюдается во второй половине июля. После окончания плодоношения большая часть листьев усыхает, но стеблевая часть генеративного побега продолжает сохранять зеленую окраску. В августе особи при достаточном поступлении атмосферной влаги способны формировать новую генерацию листьев и продолжают вегетировать до начала октября. Вегетационный период длится от 135 до 160 дней.

Наши данные по основным фенологическим фазам развития *A. altaicum* в культуре также совпадают с результатами, полученными при выращивании природных образцов вида (Республика Алтай, Телецкое озеро) в Южно-Уральском ботаническом саду-институте УФИЦ РАН (г. Уфа) [53]. При сравнении сезонного развития культивируемых алтайских образцов лука с образцами культурного происхождения установлено, что последние вступают в фазу цветения на 2–3 недели позже [52].

Оценка успешности интродукции. В результате комплексной оценки, проведенной с использованием авторской шкалы, разработанной для редких видов природной флоры [54], установлено, что *A. altaicum* в условиях интродукции на юге Томской области относится к устойчивым растениям. Он проходит полный цикл онтогенеза, который приближен к природному; дает жизнеспособный самосев; способен к искусственному вегетативному размножению; практически не повреждается вредителями и болезнями; хорошо перезимовывает и не требует строгого соблюдения агротехнических приемов выращивания [55].

Созданный в СибБС ТГУ генофонд редкого хозяйственно ценного растения *A. altaicum* способствует успешному сохранению вида в условиях *ex situ* и может быть использован для создания устойчивых агропопуляций и реинтродукционных мероприятий по восстановлению природных ценопопуляций.

Заключение

В природных условиях Горного Алтая *Allium altaicum* – характерный вид крутых, щебнистых и каменистых склонов световых экспозиций в альпийском и субальпийском поясах гор. Нередко играет существенную роль в сложении растительного покрова осыпей, зарастающих курумников и участков с пионерной растительностью. Плотность особей, в зависимости от эколого-ценотических условий среды, существенно варьирует: на участках с подвижным грунтом или неравномерным травостоем она выше, с увеличением задернованности субстрата – существенно падает. Во всех исследованных ценопопуляциях преобладают генеративные особи. Ценопопуляции нормальные, полночленные (сенильные особи не характерны) и неполночленные (отсутствуют особи ювенильного состояния). По классификации «дельта-омега» относятся к зрелым и зреющим. В естественных условиях обитания размножение и распространение особей *A. altaicum* осуществляется семенным путем. Вегетативное разрастание имеет место, но не приводит к захвату новых территорий. Луку алтайскому свойственна высокая продуктивность, потенциал которой в суровых условиях высокогорий реализуется далеко не в полном объеме. Поэтому процессы самовозобновления вида семенным путем значительно затруднены. В условиях интродукционного эксперимента в Сибирском ботаническом саду ТГУ особи *A. altaicum* по большинству морфологических параметров превосходят природные образцы. В культуре лук алтайский размножается как семенным, так и вегетативным способом. Репродуктивные характеристики растений-интродуцентов также, как и в природных сообществах, сильно варьируют в зависимости от происхождения образца. Созданный генофонд редкого хозяйственно ценного растения может быть использован для создания устойчивых агропопуляций.

Список источников

1. Польшникова Е.Н. Изучение биоразнообразия растений Республики Алтай // Российская наука в современном мире : Сборник статей I международной научно-практической конференции. М. : Научно-издательский центр «Актуальность.РФ», 2022. С. 210–212.
2. Определитель растений Республики Алтай / под ред. И.М. Красноборова, И.А. Артемова. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 701 с.
3. Ачимов А.А. Растения Горного Алтая в обычаях и традициях алтайцев. Барнаул : Печатная комп. АРТИКА, 2012. 97 с.
4. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Республики Алтай в 2023 году. Горно-Алтайск, 2024. 152 с. URL: <https://ecoportal.ru/tpost/1fhr16r0n1-vishel-doklad-o-sostoyanii-i-ob-ohrane-o> (дата обращения 02.06.2025).
5. Некратова Н.А., Некратов Н.Ф. Лекарственные растения Алтае-Саянской горной области. Ресурсы, экология, ценокомплексы, популяционная биология, рациональное использование. Томск : Изд-во ТГУ, 2005. 228 с.
6. Жмудь Е.В., Ачимов А.А., Кубан И.Н., Ямтыров М.Б., Дорогина О.В. *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай: оценка состояния при антропогенном воздействии // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2022. № 15 (1). С. 92–106. doi: 10.17516/1997-1389-0376

7. Данилова А.Н. Биологические особенности *Allium altaicum* Pall., выращиваемого в Алтайском ботаническом саду // Растительные ресурсы. 1992. Т. 28, вып. 2. С. 77–82.
8. Голубкина Н.А., Агафонов А.Ф., Дудченко Н.С. Содержание микроэлементов в многолетних луках // Гавриш. 2009. № 5. С. 18–21.
9. Фомина Т.И., Кукушкина Т.А. Содержание биологически активных веществ в надземной части некоторых видов лука (*Allium* L.) // Химия растительного сырья. 2019. № 3. С. 177–184. doi: 10.14258/jcrpm.2019034842
10. Машанов В.И., Покровский А.А. Пряноароматические растения. М. : Агропромиздат, 1991. 287 с.
11. Черемушкина В.А., Днепровский Ю.М., Гранкина В.П., Судобина В.П. Корневищные луки Северной Азии: биология, экология, интродукция. Новосибирск : Наука, 1992. 159 с.
12. Байтулин И.О., Нурушева А.М., Садырова Г.А., Лысенко В.В. Дикорастущий пищевой лук Казахстана // Известия Национальной академии наук Республики Казахстан. Серия биологическая и медицинская. 2012. № 6. С. 3–9.
13. Данчул Т.Ю., Битюкова Н.В. Сем. *Alliaceae* Borkh. – Луковые // Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 6. Семейства Butomaceae – Typhaceae / под ред. А.Л. Буданцева. СПб. ; М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. С. 58–69.
14. Интродукция растений природной флоры Сибири / под ред. А.Н. Куприянова, Е.В. Банаева. Новосибирск : Академическое изд-во «ГЕО», 2017. 495 с.
15. Брежнев Д.Д., Коровина О.Н. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. Л. : Колос, 1981. 375 с.
16. Середин Т.М., Иванова М.И., Шумилина В.В., Ушакова И.Т., Марчева М.М. Многолетние луки, используемые в пищевых, декоративных и лекарственных целях // Современное садоводство. 2020. № 1. С. 40–48. doi: 10.24411/2312-6701-2020-10106
17. Красная книга Алтайского края. Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / под ред. А.И. Шмакова, М.М. Силантьевой. Барнаул : Изд-во Алтайского университета, 2016. 290 с.
18. Красная книга Забайкальского края: Растения / под ред. О.А. Поповой. Новосибирск : Дом мира, 2017. 384 с.
19. Красная книга Иркутской области / под ред. С.М. Трофимовой. Улан-Удэ : Республиканская типография, 2020. 552 с.
20. Красная книга Амурской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / под ред. Е.И. Маликовой. Благовещенск : Изд-во ДальГАУ, 2020. 502 с.
21. Красная книга Республики Алтай: растения / под ред. А.Г. Манеева. Горно-Алтайск : Изд-во ГАГУ, 2017. 267 с.
22. Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / под ред. О.А. Аненхонова. Белгород : КОНСТАНТА, 2023. 342 с.
23. Фризен Н.В. Род *Allium* L. – Лук // Флора Сибири. Agaricaceae – Orchidaceae. Т. 4 / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск : Наука, 1987. С. 55–96.
24. Черемушкина В.А. Онтогенез лука алтайского, или каменного (*Allium altaicum* Pall.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. III / под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола : МарГУ, 2002. С. 242–247.
25. Гранкина В.П., Фризен Н.В., Ханминчун В.М., Данилова Н.С., Черемушкина В.А. Лук алтайский, каменный, дикий батун – *Allium altaicum* Pall. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране / под ред. К.А. Соболевской. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 121–141.
26. Фризен Н.В. Луковые Сибири (систематика, кариология, хорология). Новосибирск : Наука, 1988. 185 с.

27. Бойко Э.В., Старченко В.М. Флористические находки в бассейне реки Амур // Ботанический журнал. 1982. Т. 67, № 9. С. 1301–1305.
28. Полевая геоботаника. Т. 3 / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л.: Наука, 1964. 530 с.
29. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 p.
30. Hassler M. Synonymic checklists of the vascular plants of the World (version 25.06) // Catalogue of Life (2025-10-10 XR). Catalogue of Life Foundation / O. Bánki, Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, D.R. Hernández Robles, C.A. Plata Corredor, T. Stjernegaard Jeppesen, A. Örn, T. Pape, D. Hobern, S. Garnett, H. Little, R.E. DeWalt, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu. Amsterdam, Netherlands, 2025. Available at: <https://www.worldplants.de> (accessed 18.11.2025).
31. Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина // Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972. С. 5–94.
32. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ : методические указания. Новосибирск : Наука. 1974. 155 с.
33. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
34. Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 2. С. 144–152. doi: 10.31857/S0002332920020058
35. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
36. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / под ред. Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола : Периодика Марий Эл, 1988. С. 146–149.
37. Барыкина И.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. Справочник по ботанической микро-технике. Основы и методы. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2004. 312 с.
38. Работнов Т.А. Методы изучения семенной продуктивности травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. Т. 2. / под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко, В.М. Понятовской. Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1960. С. 20–38.
39. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
40. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.
41. Комар Г.А. Семейство Alliaceae. Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1985. С. 78–82.
42. Броувер В., Штелин А. Справочник по семеноведению сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур с ключом для определения важнейших семян / пер. с нем. В.И. Леунова. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 694 с.
43. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа : Гилем, 2009. 116 с.
44. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
45. Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск : Изд-во Томского университета, 2003. 202 с.
46. Герасимович Л.В. Сем. Луковые – Alliaceae // Определитель растений Республики Алтай / под ред. И.М. Красноборова, И.А. Артемова. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. С. 496–501.
47. Молоканов С.И. Конспект флоры Курайского хребта. Барнаул : Изд-во Алтайского университета, 2014. 240 с.

48. Артемов И.А. Флора Природного парка «Белуха» (Республика Алтай) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 42. С. 69–101. doi: 10.17223/19988591/42/4
49. Ханминчун В.М. Сообщества *Allium altaicum* Pall. в Юго-Западной Туве и Юго-Восточном Алтае // Известия СО АН СССР. Серия биологических наук. 1985. № 13, вып. 2. С. 29–35.
50. Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск : Наука, 2004. 277 с.
51. Данилова А.Н., Котухов Ю.А. К биологии *Allium altaicum* (Amaryllidaceae) в природе Казахстана Алтай и в интродукции // Kazakhstan Journal of Botany. 2023. № 2 (3). С. 7–16.
52. Сучкова С.А., Чикин Ю.А., Михайлова С.И., Абзалтденов Т.З. Интродукция *Allium altaicum* Pall. в Сибирском ботаническом саду ТГУ // Вестник КрасГАУ. 2023. № 11. С. 80–86. doi: 10.36718/1819-4036-2023-11-80-86
53. Тухватуллина Л.А., Абрамова Л.М. Лук алтайский при интродукции в Южно-Уральском ботаническом саду-институте // Вестник КрасГАУ. 2022. № 4. С. 76–81. doi: 10.36718/1819-4036-2022-4-76-81
54. Prokopyev A.S., Chernova O.D. Assessment of the success of the introduction of some rare plant species in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2020. Vol.421. 052034. doi:10.1088/1755-1315/421/5/052034
55. Прокопьев А.С., Катаева Т.Н., Прокопьева Е.С. Редкие полезные растения гор Южной Сибири в условиях интродукции на юге Томской области // Современные тенденции развития технологий здоровьесбережения : Сборник материалов XII Международной научной конференции молодых ученых. М. : ФГБНУ ВИЛАР, 2024. С. 34–38.

References

1. Polnikova EN. Studying plant biodiversity Republic of Altai. In: *Russian Science in the Modern World*. Collected Papers L International Scientific-Practical conference (Moscow, Russia, 30 November, 2022). Moscow: Research and Publishing Center “Actualnots.RF”; 2022. pp. 210-212. In Russian, English summary
2. Opredelitel' rasteniy Respubliki Altai [Identifier of plants of the Altai Republic]. Krasnoborov IM, Artemov IA, editors. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; 2012. 701 p. In Russian
3. Achimov AA. Rasteniya Gornogo Altaya v obychayah i traditsiyah altaycev [Plants of the Altai Mountains in the Customs and Traditions of the Altai People]. Barnaul: Printed Comp. ARTIKA; 2012. 97 p. In Russian
4. Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Respubliki Altai v 2023 godu [Report on the state and protection of the environment of the Altai Republic in 2023]. Gorno-Altaysk; 2024. 152 p. [Electronic resource]. Available at: <https://ecoportaltai.ru/tpost/1fhri6r0n1-vishel-doklad-o-sostoyanii-i-ob-okhrane-o> (accessed 02.06.2025). In Russian
5. Nekratova NA, Nekratov NF. Lekarstvennye rasteniya Altae-Sayanskoy gornoy oblasti. Resursy, ekologiya, cenokompleksy, populyacionnaya biologiya, racional'noe ispol'zovanie [Medicinal plants of the Altai-Sayan mountain region. Resources, ecology, coenocomplexes, population biology, rational use]. Tomsk: TSU Publishing House; 2005. 228 p. In Russian
6. Zhmud EV, Achimova AA, Kuban IN, Yamtirov MB, Dorogina OV. *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) in the Altai Republic: assessment of the state of the plant affected by human activities. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya = Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2022;15(1):92-106. In Russian, English summary. doi: 10.17516/1997-1389-0376

7. Danilova AN. Biological characteristics of *Allium altaicum* Pall. grown in the Altai Botanical Garden. *Rastitelnye Resursy – Plant Resources*. 1992;28(2):77-82. In Russian, English summary
8. Golubkina NA, Agafonov AF, Dudchenko NS. Trace elements accumulation by perennial onions. *Gavrish*. 2009;5:18-21. In Russian, English summary
9. Fomina TI, Kukushkina TA. Content of biologically active substances in the above-ground part of some onion species (*Allium* L.). *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja = Chemistry of plant raw material*. 2019;3:177-184. In Russian, English summary. doi: 10.14258/jcprm.2019034842
10. Mashanov VI, Pokrovsky AA. Pryanoaromaticheskie rasteniya [Spicy aromatic plants]. Moscow: Agropromizdat; 1991. 287 p. In Russian
11. Cheremushkina VA, Dneprovsky YuM, Grankina VP, Sudobina VP. Kornevishchnye luki Severnoy Azii: biologiya, ekologiya, introdukciya [Rhizome onions of Northern Asia: biology, ecology, introduction]. Novosibirsk: Nauka; 1992. 159 p. In Russian
12. Baitulin IO, Nurusheva AV, Sadyrova GA, Lysenko VV. The food wild onion in Kazakhstan. *Izvestiya Nacional'noy akademii nauk Respubliki Kazakhstan. Seriya biologicheskaya i medicinskaya = News of the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan*. 2012;6:3-9. In Russian, English summary
13. Danchul TYu, Bitukova NV. Alliaceae Borkh. In: *Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie cvetkovye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'*. Vol. 6. *Butomaceae – Typhaceae* [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Vol. 6. *Butomaceae – Typhaceae*]. Budantsev AL, editor. St. Petersburg, Moscow: KMK Publishing House; 2014. pp. 58-69. In Russian
14. Introduktsiya rasteniy prirodnoy flory Sibiri [Introduction of plants of the natural flora of Siberia]. Kupriyanov AN, Banaev EV, editors. Novosibirsk: Akademicheskoe izd-vo "Geo"; 2017. 495 p. In Russian
15. Brezhnev DD, Korovina ON. Dikie sorodichi kul'turnykh rasteniy flory SSSR [Wild relatives of cultivated plants of the USSR flora]. Leningrad: Kolos; 1981. 375 p. In Russian
16. Seredin TM, Ivanova MI, Schumilina VV, Ushakova IT, Marcheva MM. Perennial onions for food, decorative and medicinal purposes. *Sovremennoe sadovodstvo - Contemporary horticulture*. 2020;1:40-48. In Russian, English summary. doi: 10.24411/2312-6701-2020-10106
17. Krasnaya kniga Altayskogo kraja. Vol. 1: Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov [Red Book of Altai Krai. Vol. 1: Rare and Endangered Species of Plants and Fungi]. Shmakov AI, Silantyeva MM, editors. Barnaul: Publishing house of Altai University; 2016. 290 p. In Russian
18. Krasnaya kniga Zabaykal'skogo kraja: Rasteniya [Red Book of the Transbaikalian Territory: Plants]. Popova OA, editor. Novosibirsk: House of Peace; 2017. 384 p. In Russian
19. Krasnaya kniga Irkutskoy oblasti [Red Book of the Irkutsk Region]. Trofimova SM, editor. Ulan-Ude: Republican Printing House; 2020. 552 p. In Russian
20. Krasnaya kniga Amurskoy oblasti: redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov [Red Book of the Amur Region: Rare and Endangered Species of Animals, Plants and Fungi]. Malikova EI, editor. Blagoveshchensk: Publishing House of Far Eastern State Agrarian University; 2020. 502 p. In Russian
21. Krasnaya kniga Respubliki Altay: rasteniya [Red Book of the Altai Republic: Plants]. Maneev AG, editor. Gorno-Altaysk: GASU Publishing House; 2017. 267 p. In Russian
22. Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya: Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov [Red Book of the Republic of Buryatia: Rare and Endangered Species of Plants and Fungi]. Anenkhonov OA, editor. Belgorod: KONSTANTA; 2023. 342 p. In Russian

23. Frizen NV. *Allium* L. In: *Flora Sibiri. Araceae – Orchidaceae. Vol. 4* [Flora of Siberia. Araceae – Orchidaceae. Vol. 4]. Malyshev LI, Peshkova GA, editors. Novosibirsk: Nauka; 1987. pp. 55-96. In Russian
24. Cheremushkina VA. Ontogenesis of *Allium altaicum* Pall. In: *Ontogeneticheskiiy atlas lekarstvennykh rasteniy. Vol. III* [Ontogenetic atlas of medicinal plants. Vol. III]. Zhukova LA, editor. Yoshkar-Ola: MarSU; 2002. pp. 242-247. In Russian, English summary
25. Grankina VP, Friesen NV, Khanminchun VM, Danilova NS, Cheremushkina VA. *Allium altaicum* Pall. In: *Biologicheskie osobennosti rasteniy Sibiri, nuzhdayushchikhsya v ohrane* [Biological features of Siberian plants in need of protection]. Sobolevskaya KA, editor. Novosibirsk: Nauka. Siberian Branch; 1986. pp. 121-141. In Russian
26. Frizen NV. Lukovye Sibiri (sistematika, kariologiya, horologiya) [Onion family of Siberia (taxonomy, karyology, chorology)]. Novosibirsk: Nauka; 1988. 185 p. In Russian
27. Boyko EV, Starchenko VM. Floristic findings at the basin of the Amur river. *Botanicheskiiy zhurnal = Botanical Journal*. 1982;67(9):1301-1305. In Russian, English summary
28. Poleyaya geobotanika. T. 3 [Field geobotany. Vol. 3]. Lavrenko EM, Korchagina AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 530 p. In Russian
29. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart: J. Engelhorn; 1890. Vol. XVI. 582 p.
30. Hassler M. Synonymic Checklists of the Vascular Plants of the World (version 25.06). In: Bánki O, Roskov Y, Döring M, Ower G, Hernández Robles DR, Plata Corredor CA, Stjernaard Jeppesen T, Örn A, Pape T, Hobern D, Garnett S, Little H, DeWalt RE, Miller J, Orrell T, & Aalbu R, *Catalogue of Life* (2025-10-10 XR). Catalogue of Life Foundation. Amsterdam, Netherlands. Available at: <https://www.worldplants.de> (accessed 18.11.2025).
31. Borisova IV. Sezonnaya dinamika rastitel'nogo soobshchestva [Seasonal dynamics of plant community]. In: Poleyaya geobotanika. Vol. 4 [Field Geobotany. Vol. 4]. Leningrad: Nauka; 1972. pp. 5-94. In Russian
32. Beydeman IN. Metodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv: metodicheskie ukazaniya [Methods for studying the phenology of plants and plant communities: guidelines]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. 155 p. In Russian
33. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskiye osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian
34. Osmanova GO, Zhivotovsky LA. The Ontogenetic Spectrum as an Indicator of the Status of Plant Populations. *Biology Bulletin*. 2020;47(2):141-148. doi: 10.1134/S1062359020020053
35. Zhukova LA. Populyacionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar"; 1995. 224 p. In Russian
36. Glotov NV. Ob ocenke parametrov voznrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On the assessment of parameters of age structure of plant populations]. In: *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede*. Materialy II Vseros. populyacion. seminar. Part 1 [Life of populations in a heterogeneous environment. Materials of the II All-Russian population seminar. Part 1]. Zhukova LA, Glotov NV, Zhivotovsky LA, editors. Yoshkar-Ola: Periodicals Mari El; 1998. pp. 146-149. In Russian
37. Barykina IP, Veselova TD, Devyatov AG. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody [Handbook of botanical microtechnology. Fundamentals and Techniques]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2004. 312 p. In Russian
38. Rabotnov TA. Metody izucheniya semennoy produktivnosti travyanistykh rasteniy v soobshchestvakh [Methods for studying seed productivity of herbaceous plants in communities]. In: *Poleyaya geobotanika. Vol. 2* [Field Geobotany. Vol. 2]. Moscow, Leningrad, 1960. pp. 20-38. In Russian.
39. Vaynagiy IV. On the method of studying seed productivity of plants. *Botanicheskiiy zhurnal – Botanical journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian, English summary

40. Levina RE. Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy: obzor problemy [Reproductive biology of seed plants: a review of the problem]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
41. Komar GA. Alliaceae. In: *Sravnitel'naya anatomiya semyan. Vol. 1. Odnodol'nye* [Comparative anatomy of seeds. Vol. 1. Monocots]. Takhtadzhyan AL, editor. Leningrad: Nauka; 1985. pp. 78-82. In Russian
42. Brouwer V, Shtelin A. Spravochnik po semenovedeniyu sel'skohozyaystvennykh, lesnykh i dekorativnykh kul'tur s klyuchom dlya opredeleniya vazhneyshikh semyan [Handbook of seed science of agricultural, forest and ornamental crops with a key for identifying the most important seeds]. Moscow: KMK Scientific Publications Partnership; 2010. 694 p. In Russian
43. Ishmuratova MM, Tkachenko KG. Semena travyanistyykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduktsii i razmnozhenii *in vitro* [Herbaceous plant seeds: features of the latent period, use in introduction and reproduction *in vitro*]. Ufa: Gilem Publ.; 2009. 116 p. In Russian
44. Lakin GF. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1990. 352 p. In Russian
45. Pyak AI. Petrofity Russkogo Altaya [Petrophytes of Russian Altai]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2003. 200 p. In Russian
46. Gerasimovich LV. Alliaceae. In: *Opredelitel' rasteniy Respubliki Altay* [Identifier of plants of the Altai Republic]. Krasnoborov IM, Artemov IA, editors. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; 2012. pp. 496-501. In Russian
47. Molokanov SI. Konspekt flory Kurayskogo hrebta [Abstract of the Kurai Ridge flora]. Barnaul: Publishing house of Altai University; 2014. 240 p. In Russian
48. Artemov IA. Flora of Belukha Nature Park (Altai Republic). *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;42: 69-101. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/42/4
49. Khanminchun VM. Soobshchestva *Allium altaicum* Pall. v Yugo-Zapadnoy Tuve i Yugo-Vostochnom Altai [Communities of *Allium altaicum* Pall. in South-West Tuva and South-East Altai]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk = Bulletin of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences. Series of Biological Sciences*. 1985;13(2):29-35. In Russian
50. Cheremushkina VA. Biologiya lukov Evrazii [Biology of Eurasian onions]. Novosibirsk: Nauka; 2004. 277 p. In Russian
51. Danilova AN, Kotukhov YuA. On the biology of *Allium altaicum* (Amaryllidaceae) in the nature of Kazakhstan Altai and in introduction. *Kazakhstan Journal of Botany*. 2023;2(3):7-16. In Russian, English summary
52. Suchkova SA, Chikin YuA, Mikhailova SI, Abzaltdenov TZ. Introduction of *Allium altaicum* Pall. in the Siberian Botanical Garden of TSU. *Vestnik KrasGAU – Bulletin of KSAU*. 2023;11:80-86. In Russian, English summary. doi: 10.36718/1819-4036-2023-11-80-86
53. Tukhvatullina LA, Abramova LM. Onion Altai when introduced in the South-Ural Botanical Garden-Institute. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of KSAU*. 2022;4:76-81. In Russian, English summary. doi: 10.36718/1819-4036-2022-4-76-81
54. Prokopyev AS, Chernova OD. Assessment of the success of the introduction of some rare plant species in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2020;421:052034. doi:10.1088/1755-1315/421/5/052034
55. Prokopyev AS, Kataeva TN, Prokopyeva ES. Rare useful plants of the mountains of Southern Siberia under conditions of introduction in the south of the Tomsk region. In: *Sovremennye tendentsii razvitiya tekhnologii zdorov'esberezheniya*. Sbornik materialov XII Mezhdunar. nauchnoy konf. molodykh uchenykh [Modern trends in the development of health-preserving technologies. Collection of materials of the XII International scien-

tific conference of young scientists (Moscow, Russia, 05-06 December, 2024)]. Moscow: FGBNU VILAR; 2024. pp. 34-38. In Russian, English summary

Информация об авторах:

Прокопьев Алексей Сергеевич, канд. биол. наук, доцент, с. н. с. лаборатории редких растений, Сибирский ботанический сад, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rareplants@list.ru

Катаева Татьяна Николаевна, инженер лаборатории редких растений, Сибирский ботанический сад, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Ямбуров Михаил Сергеевич, канд. биол. наук, директор Сибирского ботанического сада, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>

E-mail: yamburov@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexey S. Prokopyev, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rareplants@list.ru

Tatyana N. Kataeva, engineer of the Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Mikhail S. Yamburov, Cand. Sci. (Biol.), Director of the Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6664-2311>

E-mail: yamburov@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 10.06.2025;
одобрена после рецензирования 12.08.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 10.06.2025;
approved after reviewing 12.08.2025; accepted for publication 11.12.2025.*

Научная статья

УДК 582.734.4 : 581.52

doi: 10.17223/19988591/72/5

***Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) на восточной границе ареала**

Алексей Сергеевич Прокопьев¹, Татьяна Николаевна Катаева²

^{1, 2} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Сибирский ботанический сад, Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rareplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

Аннотация. *Potentilla erecta* (лапчатка прямостоячая) – ценный лекарственный вид природной флоры, основной участок ареала которого лежит в Европе. В Западной Сибири находится на восточной границе ареала. В статье приведены данные по распространению и состоянию ценопопуляций этого вида на юге Томской области. Изучены фитоценотическая приуроченность, демографические характеристики ценопопуляций, особенности сезонного ритма развития, морфологии и репродуктивной биологии. Основные морфологические и репродуктивные характеристики *P. erecta* в природе оценены в сравнении с культурными образцами. В Томской области местообитания вида связаны преимущественно с лесными фитоценозами. Ценопопуляции характеризуются низкой плотностью и стабильным преобладанием в онтогенетической структуре особей генеративного периода (65,3–82,1%). Наибольшей плотности на единицу площади (10,50 ос/м²) вид достигает под пологом разреженного соснового леса с общим невысоким травостоем и проективным покрытием надземной массы (ЦП 1). Минимальное число особей (1,94 ос./м²) отмечено среди сомкнутого древостоя березового леса (ЦП 4). Ценопопуляции являются нормальными, полночленными или неполночленными. ЦП 1 относится к зрелой, ЦП 2 – зрелой, ЦП 3 и ЦП 4 – переходной. Размножение *P. erecta* в природе осуществляется семенным путем. По репродуктивным показателям особи лапчатки прямостоячей не уступают растениям, развивающимся на европейском участке ареала. Наиболее эффективно репродуктивный потенциал вида (Кпр = 76,4%) реализуется в составе соснового леса (ЦП 1), где *P. erecta* также имеет максимально высокие значения ПСП (128,7 семязачатков) и РСП (98,6 семян) побега. Меньше всего семян образуется в условиях зарастающей вырубki (ЦП 2) – всего 18,9 семян на побег. В культуре значения большинства морфологических и репродуктивных показателей вида существенно увеличиваются. Необходимы постоянный мониторинг за состоянием выявленных ценопопуляций *P. erecta* на юге Томской области и недопустимость его заготовки. В качестве альтернативного источника лекарственного сырья в исследованном регионе стоит рекомендовать возделывание *P. erecta* в условиях культуры.

Ключевые слова: *Potentilla erecta*, фитоценотическая приуроченность, структура ценопопуляции, морфология, семенная продуктивность, интродукция, Томская область

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2024-0006).

Для цитирования: Прокопьев А.С., Катаева Т.Н. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) на восточной границе ареала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 108–136. doi: 10.17223/19988591/72/5

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/5

***Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) at the eastern border of its range**

Alexey S. Prokopyev¹, Tatyana N. Kataeva²

^{1, 2} National Research Tomsk State University, Siberian Botanical Garden,
Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, rareplants@list.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>, gentianka@mail.ru

Summary. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) is a perennial herbaceous polycarpic plant with a short woody rhizome, widely used in both scientific and folk medicine (See Fig. 1). It is a Euro-West Siberian species, predominantly found in European boreal-montane regions. The eastern boundary of its range passes through Tomsk Oblast, with occurrences in the southern areas starting from the latitude of Tomsk. In Siberia, the species is protected in Tomsk, Omsk, and Kemerovo Oblasts. Field studies of four local cenopopulations (CP) of *P. erecta* were conducted in the Ob-Tomsk interfluvium and among forest plantations in Tomsk. The distribution of *P. erecta* in Tomsk Oblast is closely associated with pine, birch, and mixed forests, which are widely represented in the interfluvium areas of the southern region. In the Ob-Tomsk interfluvium, *P. erecta* grows in grassy-shrub pine forests developing on sandy deposits of ancient runoff valleys (CP 1, 2). On the right bank of the Tom River, *P. erecta* is found in birch and mixed forests, which are part of the forest park green belt of Tomsk (CP 3, 4). In the studied habitats, *P. erecta* occurs sporadically, as single plants or small clusters, and does not form thickets. Analysis of the age structure showed that the majority of individuals in *P. erecta* cenopopulations are in the generative phase (65.3–2.1%). The ontogenetic spectra of the cenopopulations are centered (CP 1, 2, 3) and right-skewed (CP 4). The cenopopulations are classified as normal, complete, or incomplete; CP 1 is maturing, CP 2 is mature, and CP 3 and CP 4 are transitional (See Table 1). Observations of the seasonal development rhythm in the TSU Siberian Botanical Garden showed that *P. erecta* is a spring-summer-autumn green species, partially retaining viable shoots until the following spring. The total growing season lasts on average about 176–198 days. Under natural conditions, flowering occurs over a shorter period, from mid-June to the end of August. Comparison of morphological parameters between natural and cultivated samples of *P. erecta* revealed that, under the conditions of the Siberian Botanical Garden of TSU, plants produce a significantly larger number of generative shoots (an average of 75.2 shoots per individual). The shoots of cultivated plants are also more branched and foliated but develop smaller flowers and leaves, distinguishing them from natural samples with high statistical confidence (See Table 2). In natural conditions, *P. erecta* reproduces exclusively by seed. The highest seed productivity per shoot was observed in plants growing in pine forests (CP 1), with 128.7 ovules and 98.6 seeds. The lowest seed production occurred in overgrown clearings (CP 2), with only 18.9 seeds per shoot. The productivity coefficient of generative shoots (Cpr) ranges from 53.3% (CP 3) to 76.4% (CP 1). The reproductive potential of the species is most effectively realized in CP 1, which also exhibits the highest reproductive success parameters (RSP). On the eastern boundary of the range, *P. erecta* individuals exhibit reproductive indices comparable to those of plants growing in the central part of the range. Under the conditions of the introduction experiment, *P. erecta* individuals most fully realize their reproductive potential (Cpr = 84.5%) and significantly outperform plants from natural cenopopulations (See Table 2). Cenopopulation studies have shown that CP 1 and

CP 3 can be characterized as stable, while CP 2 and CP 4 are in an unstable state. Continued monitoring of the identified *P. erecta* coenopopulations in the southern part of Tomsk Oblast is necessary. We consider it unacceptable to harvest this rare species for medicinal raw materials. An alternative source of raw materials in the studied region could be the cultivation of *P. erecta* under controlled conditions, where most morphological and reproductive indicators of the species are significantly enhanced.

The article contains 3 Figures, 2 Tables, 65 References.

Keywords: *Potentilla erecta*, phytocoenotic confinement, coenopopulation structure, morphology, seed productivity, introduction, Tomsk Oblast

Fundings: the study was carried out as part of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2024-0006).

For citation: Prokopyev AS, Kataeva TN. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (Rosaceae) at the eastern border of its range. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:108-136. doi: 10.17223/19988591/72/5

Введение

Сохранение редких и исчезающих видов растений, как наиболее уязвимо-го компонента естественных растительных сообществ, остается одной из ключевых задач в области охраны природы [1]. Особенно актуальна проблема сохранения видов растений на границе ареала, где зачастую они находятся в стрессовых условиях, определяющих своеобразие внутренней организации их популяций и повышенную чувствительность к внешним воздействиям окружающей среды [2, 3]. Индивидуальные биологические особенности видов, закрепленные в процессе эволюционного развития, позволяют им адаптироваться к различным внешним воздействиям. Один и тот же вид растения в разных условиях, представленный конкретными популяциями, может реализовывать разные стратегии жизни [4]. Способность видов противостоять неблагоприятным факторам внешней среды, в том числе антропогенным, можно установить только после проведения комплексных популяционных исследований [5, 6]. Выявление адаптационных возможностей редких видов растений способствует накоплению обширного материала, позволяющего разрабатывать региональные стратегии сохранения биоразнообразия [7].

Целью данного исследования явилось изучение эколого-биологических особенностей, структуры и состояния локальных ценопопуляций ценного лекарственного вида *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., находящегося в Томской области на восточной границе распространения.

Материалы и методы

Potentilla erecta (L.) Raeusch. (лапчатка прямостоячая, калган, сем. Rosaceae) – многолетнее травянистое поликарпическое растение с коротким неравномерно утолщенным деревянистым корневищем и прямостоячими, или приподнимающимися тонкими облиственными побегами (рис. 1) [8].



Рис. 1. *Potentilla erecta* на юге Томской области
[Fig. 1. *Potentilla erecta* in the south of Tomsk region]

P. erecta – евро-западносибирский, но преимущественно европейский бореально-монтанный вид, незначительно проникающий за пределы полярного круга – в Арктическую область [9]. Широко распространен по всей территории Европы от самого севера (Шотландия и Скандинавия) до Средиземного моря, заходит в Италию, Грецию и частично в Малую Азию [10]. Встречается во всех областях средней полосы России [11]. Далее ареал лапчатки прямостоячей огибает Уральский хребет и в виде неширокого языка проникает в южнотаежные леса и лесостепь Западной Сибири (до верхнего течения Оби). Небольшой изолированный участок ареала этого вида имеется в предгорьях Северного Кавказа [12, 13]. На основном (европейском) участке ареал *P. erecta* произрастает в самых разных сообществах – в смешанных лесах, борах, вересковых пустошах, вдоль канав мелиорации и дорог, на суходольных лугах; в горах поднимается до субальпийского пояса [14]. В Сибири отмечается в Алтайском крае, Тюменской, Курганской, Омской, Томской, Кемеровской и Новосибирской областях; растет в разреженных сосновых и березовых лесах, на лесных опушках, по окраинам болот [15, 16]. В Томской области встречается по югу, начиная с широты г. Томска [17]. На территории Сибири вид охраняется в Томской [17], Омской [18] и Кемеровской [19] областях. Интродуцирован в Сибирском ботаническом саду ТГУ (г. Томск), Хакасском национальном ботаническом саду НИИ аграрных проблем Хакасии СО РАСХН (с. Зеленое, Республика Хакасия) и Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск) [20]. По результатам интродукционных исследований, проведенных в Сибирском ботаническом саду ТГУ (СибБС ТГУ), *P. erecta* отнесена к устойчивым видам [21].

Лапчатка прямостоячая – ценное лекарственное растение, издавна используется в научной и народной медицине России [22]. Корневище калгана обладает противовоспалительным, вяжущим, бактерицидным, кровоостанавливающим, иммуномодулирующим и антиоксидантным действием [23, 24]. Применяется в виде отвара и настойки при воспалительных заболеваниях желудочно-кишечного тракта (диарее, энтерите, энтероколите), различных внутренних кровотечениях, болезнях печени, малярии. В виде полосканий отвар корневищ используется при воспалениях слизистой оболочки полости рта – стоматитах, ангинах, фарингитах. Наружно в виде примочек и ванн при геморрое, ожогах, ранах, мокнущих экземах и гематомах [25, 26]. Помимо лекарственного значения, *P. erecta* используется как красильное и дубильное средство, в качестве приправы к рыбным и мясным блюдам, при производстве пива [27–29].

Полевые исследования *P. erecta* проводились неоднократно с 2012 по 2024 гг. на междуречной части бассейнов Оби и Томи (левобережье Томи) и среди лесных насаждений г. Томска (правобережье Томи).

Обь-Томское междуречье представляет собой аллювиально-аккумулятивную равнину с плоской, слабо расчлененной поверхностью и абсолютными высотами, не превышающими 130–150 м над уровнем моря. В рельефе этой водораздельной равнины хорошо выражены широкие долинообразные ложбины древнего стока, выполненные в основном песчаными отложениями и характеризующиеся своеобразным дюнно-грядовым ландшафтом. Основной растительной формацией в районе выступают травянистые, травянисто-кустарничковые сосновые и смешанные леса, сочетающиеся с чистыми лишайниковыми борами. На слабодренированных участках встречаются травяно-сфагновые и хвощево-зеленомошные кедровники, а также осоково-вейниковые и осоковые березняки. Междривные понижения часто заболочены, либо заняты небольшими озерами [30].

Правобережье Томи рассматривается в составе Колывань-Томской складчатой возвышенности, характеризующейся более возвышенным и расчлененным рельефом [31]. В растительном покрове этой территории преобладают смешанные, березовые и березово-осиновые леса, с хорошо развитым злаково-разнотравным покровом и участием представителей таежного мелкотравья. Эти леса чередуются с участками суходольных лугов. К ним также примыкают острова темнохвойной тайги, проникающие сюда из Кузнецкого Алатау [32].

Выявление фитоценотической приуроченности ценопопуляций *P. erecta* выполняли с использованием традиционных геоботанических подходов [33]. Количественное обилие видов оценивали с применением шкалы Друде [34]. Латинские названия видов приведены согласно современному онлайн-ресурсу POWO [35]. При изучении сезонного ритма развития особей вида использовались подходы, предложенные в работах И.В. Борисовой [36] и И.Н. Бейдеман [37]. Популяционные исследования проводили с применением подходов, принятых в современной популяционной биологии растений [5, 38–40]. Онтогенетические состояния исследуемого вида выделены нами на основании комплекса морфологических и биологиче-

ских признаков, опираясь на характеристику онтогенеза *P. erecta*, описанного Л.А. Жуковой [8]. Для изучения плотности и онтогенетической структуры ценопопуляций в сообществах регулярным способом закладывали трансекты, разделенные на учетные площадки. В каждой исследуемой ценопопуляции было заложено не менее 20 площадок площадью по 1 м². Подсчитывались общее число особей на единицу площади для определения экологической плотности ценопопуляции и число особей разных возрастных состояний для построения онтогенетических спектров. В качестве счетной единицы использовалась морфологически обособленная особь. Полночленность (неполночленность) ценопопуляции выявлялась по степени представленности в спектре возрастных групп. Тип ценопопуляции устанавливали по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [41], которая строилась на основе совместного использования двух показателей – индекса возрастности (Δ) и индекса эффективности (ω). Также для ценопопуляций определяли индекс восстановления (I_B) [42]. Морфологические особенности *P. erecta* изучены преимущественно на живых растениях с привлечением гербарного материала. В каждой ценопопуляции у 30 особей, находящихся в генеративном состоянии, собиралось по одному генеративному побегу, на котором проводились следующие измерения: длина побега, число дихотомических разветвлений (до основной генеративной зоны побега), число листьев и цветков на побеге, длина и ширина стеблевого листа в средней части побега, диаметр цветка. Фертильность пыльцы определялась по методике М.П. Александера [43]. Для анализа использовались полностью раскрывшиеся пыльники. При определении фертильности анализировалось не менее 300 пыльцевых зерен каждого вида. Фертильная пыльца окрашивалась в красный цвет, стерильная пыльца – в зеленый. Исследование прорастания пыльцевых зерен (жизнеспособность) проводили по методике Д.А. Транковского [43]. Основу питательной среды составляет 1%-й раствор агар-агара с добавлением сахарозы. Опытным путем установлено, что 15%-я концентрация сахарозы является оптимальной для прорастания пыльцы лапчатки прямостоячей. В качестве дополнительных компонентов среды использовались минеральные соли по методике Брюбакера–Квака в следующих концентрациях [44]: H_3BO_3 – 0,01%; $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ – 0,03%; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,02%; KNO_3 – 0,01%. Проросшей считали пыльцу, размер пыльцевой трубки которой превышал величину диаметра пыльцевого зерна. При изучении семенной продуктивности *P. erecta* придерживались методики Т.А. Работнова [45], с рекомендациями И.В. Вайнагий [46] и Р.Е. Левиной [47]. В качестве основных показателей учитывались: число цветков и плодов на побег, число семязачатков в цветке и семян (орешков) в плоде, потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр). Потенциальную и реальную семенную продуктивность определяли как среднее количество семязачатков и семян на генеративный побег. Коэффициент продуктивности Кпр рассчитывали, как процентное отношение РСП к ПСП. Морфология орешков описана, опираясь на работы А.П. Меликяна, Н.А. Бондарь [48] и В.И. Курбатского [49].

Масса 1000 семян (орешков) определялась на электронных весах DX-200 (A&D, Япония) с ценой деления 0.001 г в соответствии с ГОСТ 34221-2017 «Семена лекарственных и ароматических культур» [50]. Всхожесть семян изучалась в лабораторных условиях по общепринятой методике [51], с нашей модификацией. Семена проращивали после шести месяцев сухого хранения. Перед проращиванием часть семян стратифицировали при температуре 0–2°C в течение 3 месяцев. Затем обработанные и необработанные семена помещали в чашки Петри (в 4-кратной повторности по 100 штук) на влажную фильтровальную бумагу и проращивали при температуре 20–22°C с фотопериодом 16/8 (свет/темнота). Учет всхожести семян определяли в течение всего периода появления всходов (не менее 30 суток от начала прорастания).

Для всех исследуемых признаков рассчитывалось среднее значение, ошибка среднего значения ($M \pm m$) и коэффициент вариации (CV). Уровни варьирования оценивались по Г.Ф. Лакину [52]: $CV < 11\%$ – низкий, $CV = 11–25\%$ – средний, $CV > 25\%$ – высокий. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы MS Excel 2016. Статистическая значимость различий между популяциями определялась однофакторным дисперсионным анализом (ANOVA) по критерию Дункана при $p < 0,05$ в программе Statistica 10.

Результаты исследования и обсуждение

Экология и фитоценотическая приуроченность. *P. erecta* обладает довольно широкой экологической амплитудой толерантности ко многим эколого-ценотическим факторам, проявляя вторичный тип стратегии жизни – эколого-ценотический пациент с элементами эксплерентности [53]. Способность этого вида произрастать на разных типах почв с разными режимами увлажнения, богатства и кислотности, а также освещенности местообитания обеспечивает его широкое распространение и встречаемость в самых разнообразных растительных формациях. Лапчатка не выносит только сильного затенения. По наблюдениям ряда авторов, оптимальные условия для ее развития складываются на открытых, хорошо увлажняемых участках с кислыми, бедными гумусом почвами и частичным затенением местообитаний. Особенно хорошо разрастается в фитоценозах, где снижена конкуренция со стороны других травянистых видов [10, 13, 54, 55]. Также достаточно продуктивные заросли *P. erecta* способна формировать при умеренном выпасе, ведущем к частичному нарушению напочвенного покрова и улучшению для вида режима аэрации и семенного возобновления [53].

В пределах средней полосы европейской части России лапчатка прямостоячая относится к числу широко распространенных растений и как равнинный вид наиболее часто встречается в луговых и лугово-лесных формациях [56]. На территории Сибири местообитания *P. erecta* связаны преимущественно с лесными фитоценозами [15].

Нами были изучены четыре локальные ценопопуляции (далее – ЦП) *P. erecta*. Две ЦП расположены в пределах тимирязевского соснового бора (лесхоз «Тимирязевское лесничество» на левобережье Томи): ЦП 1 – среди лесного массива (окр. н. п. Тимирязевское), ЦП 2 – на участке лесных вырубок (окр. н. п. 86 Квартал). Две другие ЦП находятся в составе лесопаркового зеленого пояса г. Томска (правобережье Томи): ЦП 3 – в лесном массиве в конце ул. Иркутский тракт, ЦП 4 – в лесном массиве в конце ул. Мичурина. Ниже приводится краткая фитоценотическая характеристика исследованных местонахождений редкого вида.

ЦП 1: травянисто-кустарничковый сосновый лес в окр. н. п. Тимирязевское, возле озера Песчаное («Тимирязевское лесничество»). Координаты: 56.460404, 84.879769. В древесном ярусе доминирует *Pinus sylvestris* L. с сомкнутостью крон 0,5. Подлесок редкий, состоит из подроста *Betula pubescens* Ehrh. (sol), *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* (Wimm. & Grab.) Hedl. (sol), *Salix caprea* L. (sol), *Populus tremula* L. (sol), единично – *Malus baccata* (L.) Borkh. Травяной ярус хорошо развит, высотой в среднем 25–30 см (максимально до 80 см), с ОПП – 40%. Основу травостоя составляют *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (sp-cop₁), *Rubus saxatilis* L. (sp-cop₁), *Carex pediformis* var. *macroura* (Meinsh.) Kük. (sp), *Linnaea borealis* L. (sp), *Poa pratensis* L. (sp), *Potentilla erecta* (sp), *Trifolium lupinaster* L. (sp), *Vaccinium myrtillus* L. (sp), *Veronica chamaedrys* L. (sp). Достаточно часто, но с меньшим обилием (sol-sp) встречаются *Astragalus danicus* Retz., *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton, *Fragaria vesca* L., *Galium boreale* L., *Geranium sylvaticum* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Solidago virgaurea* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. Присутствуют, но не принимают значительного участия в сложении травостоя (с обилием sol) *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr., *Pentanema salicinum* (L.) D. Gut. Larr., Santos-Vicente, Anderb., E. Rico & M.M. Mart. Ort., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Melica nutans* L., *Prunella vulgaris* L., *Trifolium pratense* L., *Viola elatior* Fr. и др. Всего в сообществе выявлен 41 вид высших сосудистых растений, среди которых также отмечен редкий для Томской области вид папоротникообразных – *Botrychium multifidum* [17].

ЦП 2: лесная рубка среди соснового бора в окр. н. п. 86 Квартал («Тимирязевское лесничество»). Координаты: 56.404366, 84.617639. Местообитание вида характеризуется наличием уже достаточно развитого подроста из *Pinus sylvestris* (sp), *Betula pubescens* (sp), *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* (sp) и фрагментарно – зарослей малины *Rubus idaeus* L. (sp). Единично встречаются *Salix caprea* и подрост хвойных пород *Pinus sibirica* Du Tour, *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb. Из кустарников также отмечен *Rhododendron tomentosum* Harmaja (cop₁), формирующий локальные заросли по краю вырубки. Местами в напочвенном слое хорошо выражен моховой покров. Травяной ярус представлен луговым лесным разнотравьем высотой до 1,5 м, с ОПП 90–95%. Доминантами выступают: *Epilobium angustifolium* L. (cop₁), *Rubus saxatilis* (cop₁), *Vaccinium vitis-idaea* (cop₁), *Calamagrostis arundinacea* (sp-cop₁), *Hieracium umbellatum* L. (sp-cop₁), *Linnaea borealis* (sp-cop₁). Достаточно обильны *Cala-*

magrostis epigejos (L.) Roth (sp), *Luzula pilosa* (L.) Willd. (sp), *Maianthemum bifolium* (sp). С меньшим обилием встречаются *Melampyrum pratense* L. (sol), *Potentilla erecta* (sol), *Solidago virgaurea* (sol), *Lysimachia europaea* (L.) U. Manns & Anderb. (sol), *Trifolium lupinaster* (sol), *Viola elatior* (sol) и некоторые другие виды. Всего в сообществе выявлено 32 вида.

ЦП 3: массив смешанного сосново-березового леса в конце ул. Иркутский тракт, г. Томск. Координаты: 56.527506, 85.077671. Исследован участок леса вдоль ручья. Древесный ярус составлен *Betula pendula* Roth (cop₁) и *Pinus sylvestris* (sol), сомкнутость крон – 0,4. Подлесок густой, состоит из поросли *Populus tremula* (sp), *Prunus padus* L. (sp), *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* (sp), *Viburnum opulus* L. (sp), *Salix caprea* (sol), *Rosa cinnamomea* L. (sol), *Ribes spicatum* E. Robson (sol). Травостой многоярусный, высотой в среднем 70–80 см (максимально до 1,2 м), с ОПП – 70%. Доминируют *Equisetum sylvaticum* L. (cop₁), *Milium effusum* L. (cop₁), *Rubus saxatilis* (cop₁), *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. (sp), *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm. (sp), *Dactylis glomerata* L. (sp), *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (sp), *Vicia unijuga* A. Braun (sp). Остальные виды встречаются реже, с обилием sol: *Adoxa moschatellina* L., *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Calamagrostis arundinacea*, *Carex pediformis* var. *macroura*, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Fragaria vesca*, *Galium boreale*, *Geranium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Paris quadrifolia* L., *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla erecta*, *Pulmonaria mollis* J.F. Wolff ex Hornem., *Sanguisorba officinalis* L., *Trifolium lupinaster*, *Trollius asiaticus* L., *Vaccinium myrtillus*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia sepium* L. Среди видов, не свойственных лесным ценозам, также отмечаются *Agrimonia pilosa* Ledeb. (sol), *Alchemilla vulgaris* L. (sol), *Trifolium repens* L. (sol). Всего в сообществе выявлено 40 видов.

ЦП 4: массив травянистого березового леса в конце ул. Мичурина, г. Томск. Координаты: 56.532213, 85.069899. Исследованная часть лесного массива граничит с заболоченным участком. В древесном ярусе доминирует *Betula pubescens* (cop₁), единично отмечается *Pinus sylvestris* (un). Сомкнутость крон – 0,8. Подлесок редкий, состоит из *Populus tremula* (sol), *Prunus padus* (sol), *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* (sol), *Salix caprea* (sol), *Viburnum opulus* (sol) и подроста *Picea obovata* (un). Травостой в среднем 45 см, ОПП – 60%. Наиболее часто встречаются злаки *Milium effusum* (cop₁), *Dactylis glomerata* (sp), *Poa nemoralis* L. (sp), осока *Carex pediformis* var. *macroura* (sp), из разнотравья – *Aegopodium podagraria* L. (sp), *Equisetum hyemale* L. (sp), *E. sylvaticum* (sp), *Fragaria vesca* (sp), *Galium boreale* (sp), *Lathyrus vernus* (sp), *Rubus saxatilis* (sp), *Trifolium lupinaster* (sp). Реже (с обилием – sol) отмечаются *Aconitum volubile* Pall. ex Koelle, *Adoxa moschatellina*, *Bupleurum aureum*, *Campanula stevenii* subsp. *altaica* (Ledeb.) Fed., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Geranium sylvaticum*, *Geum urbanum* L., *Lathyrus gmelinii* (Fisch. ex Ser.) Fritsch, *Melica nutans*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Potentilla erecta*, *Pulmonaria mollis*, *Sanguisorba officinalis*, *Stellaria graminea* L., *Trollius asiaticus*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia unijuga* A. Braun, *V. sepium*, *Viola mirabilis* L. Всего в сообществе выявлено 39 видов.

Таким образом, распространение *P. erecta* в Томской области тесно связано с сосновыми, березовыми и смешанными лесами, широко представленными на междуречных пространствах юга области. Эти леса имеют осветленный древостой, нередко разреженный вырубками, и характеризуются более или менее развитым подлеском и хорошо сформированным травянистым ярусом. На Обь-Томском междуречье *P. erecta* произрастает в травянисто-кустарничковых сосновых борах, развивающихся на песчаных отложениях ложбин древнего стока. В окр. н. п. Тимирязевское (ЦП 1) она описана нами на участке спелого соснового леса, который с одной стороны находится в контакте с торфяным болотом, поросшим низкорослой сосной, с другой – граничит с широким песчаным берегом озера. Близость озера и болота свидетельствует о неглубоком залегании грунтовых вод, в свою очередь поддерживающих устойчивое увлажнение почвы в окружающем их сосняке. Неплотный и низкорослый травостой среди осветленного древостоя снижает межвидовую конкуренцию и создает благоприятные условия для произрастания этого мало конкурентного вида. Поэтому в этой ассоциации лапчатка встречается наиболее обильно (sp). В окр. н. п. 86 Квартал (ЦП 2) *P. erecta* формирует малообильную ассоциацию (sol) в составе зарастающей вырубки среди сосняка-брусничника. Мощное развитие травостоя (с ОПП до 95%) и молодого подроста древесных пород из *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* и *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata* значительно затрудняет его воспроизводство, а соответственно, и дальнейшее развитие редкого вида на этом участке.

На правобережье Томи *P. erecta* встречается в составе березовых и смешанных лесов, являющихся частью лесопаркового зеленого пояса г. Томска. На исследованном участке лесного массива, расположенного в конце ул. Иркутский тракт (ЦП 3), основной лесообразующей породой выступает *Betula pendula* с незначительной примесью *Pinus sylvestris*. Неравномерная сомкнутость верхних ярусов растительности (древесного и кустарничкового) и травостой с фрагментарной плотностью создают на отдельных участках подходящие условия для семенного размножения лапчатки. Здесь она встречается небольшими локальными группами, состоящими из особей разных возрастов. Среди лесного массива в конце ул. Мичурина (ЦП 4) доминирующее положение в древесном ярусе переходит к *Betula pubescens*, формирующей густой, хорошо затеняющий почву полог. В этих условиях, из-за недостатка света, особи *P. erecta* равномерно и достаточно редко рассредоточены по всей исследованной площади.

Структура ценопопуляций. В окрестностях г. Томска лапчатка прямоходящая встречается очень локально, масштабных зарослей не образует. В описанных ценозах особи *P. erecta* распределены спорадически, одиночными растениями или небольшими скоплениями, состоящими преимущественно из взрослых особей (вегетативного и генеративного состояний). Наиболее высокими показателями экологической (10,50 ос/м²) и эффективной плотности (7,04 ос./м²) характеризуется ЦП 1, развивающейся под пологом разреженного соснового леса с общим невысоким травостоем и проективным покрытием надземной массы. Минимальное число особей на

единицу площади (1,94 ос./м²) отмечено в ЦП 4, размещенной среди со-
мкнутого древостоя березового леса (табл. 1).

Анализ возрастной структуры показал, что основную долю в ценопопу-
ляциях *P. erecta* составляют особи генеративного периода (65,3–82,1%).
В ЦП 1 максимальный пик формируется на молодых генеративных, в ЦП 2
и ЦП 3 – на средневозрастных, в ЦП 4 – на старых генеративных особях.
Прегенеративный период (j–v) представлен всеми возрастными группами.
На их долю приходится от 17,9% (ЦП 2) до 32,4% (ЦП 1) особей от общего
числа, что указывает на наличие в ценопопуляциях процесса семенного
возобновления. Постгенеративный период менее выражен и представлен
только особями субсенильного состояния (ЦП 1, 3 и 4) или не выявлен со-
всем (ЦП 2).

Таблица 1 [Table 1]

Демографические характеристики ценопопуляций *P. erecta* в Томской области
[Demographic characteristics of *P. erecta* coenopopulations in the Tomsk region]

Признак [Indicator]	ЦП 1 [CP 1]	ЦП 2 [CP 2]	ЦП 3 [CP 3]	ЦП 4 [CP 4]
Онтогенетическое состояние, % [Ontogenetic stage, %]				
j	1,9	0	15,2	6,5
im	16,2	14,3	8,7	3,2
v	14,3	3,6	6,5	12,9
g ₁	37,1	32,1	21,7	22,6
g ₂	23,8	39,3	26,2	16,1
g ₃	5,7	10,7	17,4	29,0
ss	1,0	0	4,3	9,7
s	0	0	0	0
Демографические показатели [Demographic characteristics]				
M, ос/м ² [M, ind./m ²]	10,50	2,33	2,56	1,94
M _е , ос/м ² [M _е , ind./m ²]	7,04	1,80	1,64	1,30
Iв [Ir]	0,49	0,22	0,47	0,33
Δ	0,29	0,37	0,37	0,46
ω	0,67	0,77	0,64	0,67
Тип ЦП [Type of CP]	Зреющая [ripening]	Зрелая [mature]	Переходная [transitional]	Переходная [transitional]

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генера-
тивное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; M – экологиче-
ская плотность, M_е – эффективная плотность, Iв – индекс восстановления; Δ – ин-
декс возрастности, ω – индекс эффективности, ос./м² – число особей на 1 м².

[Note. CP - coenopopulation; ontogenetic state: j - juvenile, im - immature, v - virginile, g₁ - young
generative, g₂ - mature generative, g₃ - old generative, ss - subsenile, s - senile; M - ecological densi-
ty, Me - effective density, Ir - renewal index, Δ - age index, ω - efficiency index, ind./m² - number of
individuals per 1 m²].

Незначительная численность особей постгенеративного периода (1,0–9,7%), по-видимому, обусловлена быстрыми темпами старения и отмирания растений на этих стадиях развития (см. табл. 1).

Способность ценопопуляций к самовозобновлению в конкретных условиях среды наглядно характеризуется индексом восстановления (Iv). Из табличных данных (см. табл. 1) видно, что он начинает снижаться там, где складываются неблагоприятные экологические условия для прорастания семян (ЦП 2, 4). В ЦП 2 появлению самосева мешает высокий травостой и густой подрост древесных пород, развивающихся на месте вырубленного соснового леса. По-видимому, с этим связано отсутствие в данной ценопопуляции проростков и ювенильных особей. При этом в ней еще продолжает сохраняться некоторое количество имматурных растений (14,3%), свидетельствующих о том, что процесс возобновления вида на начальных стадиях зарастания вырубки был более успешным. В ЦП 4 развитие молодых особей (j, im) тормозит толстый слой листового опада и низкая освещенность местообитания, из-за чего их доля заметно снижена и составляет всего 9,7% от общего числа особей в ценопопуляции. Наиболее высокие значения Iv сохраняются в ЦП 1 (0,49) и ЦП 3 (0,47), где неплотный травостой и достаточно хорошая освещенность местообитания способствует накоплению особей в молодой части спектра (см. табл. 1).

Таким образом, исследованные ценопопуляции *P. erecta* в природных условиях юга Томской области формируют онтогенетические спектры центрированного типа с максимумами на особях молодого генеративного состояния (ЦП 1) и зрелого генеративного состояния (ЦП 2, 3) и правостороннего типа с максимумом на особях старого генеративного состояния (ЦП 4). Ценопопуляции являются нормальными, полночленными (сильные особи для вида не характерны) или неполночленными (отсутствуют особи начальных стадий онтогенеза). По классификации «дельта–омега» ($\Delta-\omega$) ЦП 1 относится к зреющей, ЦП 2 – зрелой, ЦП 3 и ЦП 4 – переходной (см. табл. 1). Самоподдержание ценопопуляций в природе осуществляется семенным путем. Наиболее благоприятные условия для развития проростков и молодых растений складываются в ЦП 1 и ЦП 3.

Согласно литературным источникам, основные ресурсы *P. erecta* сосредоточены на европейском участке ареала, где этот вид в оптимальных (или приближенных к оптимуму) для него условиях произрастания способен формировать однородные сообщества высокой продуктивности [12, 55, 57]. В зависимости от типа ценоза плотность особей на 1 м² варьировала в широких пределах. Максимальных значений она достигала на влажных лугах и в заболоченных сообществах со сфагнумом. Для средней полосы России в разные годы в среднем изменялась от 61,9 до 297,3 ос/м². В лесных фитоценозах плотность особей имела минимальные значения 6,8–12,9 ос/м² [13, 55]. В Республике Беларусь средний показатель плотности растений на луговых участках с высокими промысловыми характеристиками исследуемого вида составил 83,9 ос/м², а на участках с обильным подростом из древесных пород – всего 8,1 ос/м² [53]. Таким образом, на разных участках ареала в сходных фитоценологических условиях (в лесных

сообществах) *P. erecta* формирует ценопопуляции с низкой плотностью, не имеющих ресурсного значения.

При изучении демографической структуры ценопопуляций *P. erecta* в европейском секторе ареала установлено, что в благоприятных для произрастания вида условиях отмечается стабильное преобладание в онтогенетическом спектре особей генеративного периода и нормальный ход семенного возобновления, способствующий накоплению особей молодой фракции. Благодаря этому в луговых сообществах формируются зрелые ценопопуляции с высокой численностью особей как в молодой ($j-v$), так и в генеративной (g_1-g_3) части онтогенетического спектра [13]. Несмотря на то, что в условиях юга Томской области местообитания вида связаны исключительно с лесными фитоценозами, он формирует ценопопуляции со схожей онтогенетической структурой (см. табл. 1).

Сезонный ритм развития. Наблюдения за сезонным ритмом развития в СибБС ТГУ показали, что *P. erecta* – весенне-летне-осеннезеленый вид, частично сохраняющий жизнеспособные побеги вплоть до весны следующего года. После выхода из-под снега они не играют существенной роли в дальнейшем развитии растения и постепенно отмирают. Начало отрастания новых побегов приходится на первую половину мая. Цветение очень растянутое, начинается с первых чисел июня и продолжается до конца сентября. Одновременно с цветением происходит завязывание и формирование плодов (многоорешков). Первые семена (орешки) начинают созревать в конце июня. Созревание и опадание орешков происходит до самых заморозков. Общая продолжительность вегетационного периода в среднем длится около 176–198 дней. В природных условиях цветение вида менее продолжительно, со второй половины июня – до конца августа.

Морфология. Изучение морфологических особенностей особей *P. erecta* в разных эколого-ценотических условиях юга Томской области выявило, что на одном растении средневозрастного генеративного состояния (g_2) насчитывается от 4 до 41 генеративных побегов, в среднем от 6,4 шт. (в ЦП 4) до 18,9 шт. (в ЦП 2). Самые многопобеговые растения развиваются на вырубках в первые годы их зарастания (ЦП 2). Меньше всего побегов формируется под сильно затеняющими почву сомкнутыми кронами лесных насаждений (ЦП 4). Число дихотомических разветвлений и листьев на побеге также изменяется в зависимости от степени освещенности местообитания. У растений среди разреженного древостоя с невысоким травяным ярусом (ЦП 1) образуются более разветвленные побеги (в среднем до 3,5 дихотомических разветвлений) с большим числом боковых сегментов и, соответственно, формируется больше листьев (в среднем до 16,4 шт.). Линейные признаки в целом варьируют в нешироких пределах. Однако особи, развивающиеся среди высокого травостоя с достаточно хорошими условиями освещенности (ЦП 3), формируют наиболее длинные побеги с более крупными листьями и цветками (табл. 2).

Как правило, количественные показатели, в большей степени зависящие от условий обитания, имеют высокий уровень изменчивости ($CV=26,1-72,5\%$).

Таблица 2 [Table 2]

Морфологические и репродуктивные характеристики генеративных особей *P. erecta* в природных местообитаниях и в условиях интродукции
[Morphological and reproductive characteristics of generative individuals of *P. erecta* in natural habitats and under conditions of introduction]

Признак [Indicator]	ЦП 1 [CP 1]	ЦП 2 [CP 2]	ЦП 3 [CP 3]	ЦП 4 [CP 4]	СиБС ТГУ [SibBS TSU]
Число генеративных побегов у особи g ₂ , шт. [Number of generative shoots in g ₂ individual, pcs]	$\frac{6,9 \pm 0,6^a}{43,0}$	$\frac{18,9 \pm 2,5^b}{60,6}$	$\frac{9,6 \pm 1,0^a}{57,6}$	$\frac{6,4 \pm 0,9^a}{59,1}$	$\frac{75,2 \pm 4,7^c}{32,6}$
Длина побега, см [Shoot length, cm]	$\frac{42,8 \pm 1,4^a}{16,9}$	$\frac{38,2 \pm 1,0^a}{13,1}$	$\frac{48,7 \pm 1,2^b}{15,1}$	$\frac{44,3 \pm 1,7^a}{18,3}$	$\frac{49,8 \pm 1,2^b}{12,7}$
Число дихотомических разветвлений на побеге, шт. [Number of dichotomous branches on a shoot, pcs.]	$\frac{3,5 \pm 0,4^a}{54,2}$	$\frac{2,1 \pm 0,3^{ab}}{72,5}$	$\frac{1,9 \pm 0,2^b}{50,3}$	$\frac{1,8 \pm 0,2^{ab}}{52,0}$	$\frac{9,0 \pm 0,7^c}{26,2}$
Число листьев на генеративном побеге, шт. [Number of leaves on a generative shoot, pcs.]	$\frac{16,4 \pm 1,3^a}{40,9}$	$\frac{11,3 \pm 0,8^a}{36,9}$	$\frac{12,1 \pm 0,4^a}{21,8}$	$\frac{10,9 \pm 0,6^a}{26,1}$	$\frac{50,6 \pm 2,7^b}{28,6}$
Длина стеблевого листа, см [Length of stem leaf, cm]	$\frac{4,2 \pm 0,1^a}{10,6}$	$\frac{4,4 \pm 0,1^{ab}}{12,0}$	$\frac{4,8 \pm 0,1^{ab}}{8,4}$	$\frac{4,6 \pm 0,1^{ab}}{10,6}$	$\frac{3,5 \pm 0,1^{ac}}{12,7}$
Ширина стеблевого листа, см [Width of stem leaf, cm]	$\frac{4,0 \pm 0,1^a}{13,2}$	$\frac{4,1 \pm 0,1^a}{11,4}$	$\frac{4,6 \pm 0,1^{ab}}{13,3}$	$\frac{4,2 \pm 0,1^{ab}}{12,0}$	$\frac{3,2 \pm 0,1^{ac}}{14,0}$
Диаметр цветка, см [Flower diameter, cm]	$\frac{1,1 \pm 0,02^a}{9,6}$	$\frac{0,9 \pm 0,04^b}{12,5}$	$\frac{1,2 \pm 0,03^a}{11,7}$	$\frac{1,2 \pm 0,04^a}{9,1}$	$\frac{0,9 \pm 0,03^b}{14,9}$
Фертильность пыльцы, % [Pollen fertility, %]	$\frac{95,4 \pm 1,5^a}{2,8}$	$\frac{89,1 \pm 2,5^a}{7,9}$	$\frac{95,8 \pm 1,4^a}{2,9}$	$\frac{93,8 \pm 1,3^a}{2,7}$	$\frac{96,0 \pm 1,0^a}{2,0}$
Жизнеспособность пыльцы, % [Pollen viability, %]	$\frac{83,1 \pm 1,2^a}{6,3}$	$\frac{79,7 \pm 1,3^a}{8,7}$	$\frac{62,2 \pm 5,8^b}{20,9}$	$\frac{63,1 \pm 3,3^b}{18,3}$	$\frac{80,3 \pm 2,1^{ac}}{12,7}$
Число цветков на побеге, шт. [Number of flowers per shoot, pcs.]	$\frac{9,5 \pm 1,0^a}{57,5}$	$\frac{5,4 \pm 0,7^a}{66,1}$	$\frac{5,9 \pm 0,4^a}{45,1}$	$\frac{5,5 \pm 0,5^a}{44,8}$	$\frac{106,9 \pm 14,4^b}{69,9}$

Признак [Indicator]	ШП 1 [CP 1]	ШП 2 [CP 2]	ШП 3 [CP 3]	ШП 4 [CP 4]	СибБС ТГУ [SibBS TSU]
Число плодов на побеге, шт. [Number of fruits per shoot, pcs.]	$9,3 \pm 1,1^a$ 60,0	$5,2 \pm 0,7^a$ 67,3	$4,9 \pm 0,4^a$ 51,0	$5,4 \pm 0,5^a$ 44,1	$94,9 \pm 12,3^b$ 67,6
ППЦ [FFR, %]	$96,0 \pm 1,9^a$ 10,3	$97,6 \pm 1,2^{ab}$ 6,0	$83,1 \pm 3,1^{ab}$ 23,3	$98,5 \pm 1,2^a$ 5,6	$89,4 \pm 0,7^b$ 4,1
Число семязачтков в цветке, шт. [Number of ovules in a flower, pcs.]	$13,7 \pm 0,7^a$ 24,1	$6,5 \pm 0,5^b$ 36,0	$10,9 \pm 0,6^c$ 32,7	$8,8 \pm 0,5^b$ 26,1	$8,8 \pm 0,5^{bc}$ 28,5
Число орешков в плоде (многоореш- ке), шт. [Number of nuts in a fruit (polynut), pcs.]	$10,3 \pm 0,7^a$ 34,8	$3,6 \pm 0,3^b$ 42,7	$6,7 \pm 0,5^{bc}$ 45,8	$6,5 \pm 0,5^{bc}$ 34,8	$8,3 \pm 0,6^c$ 34,2
ПСП побега, шт. [RSP per shoot, pcs.]	$128,7 \pm 5,7^a$ 23,7	$35,6 \pm 2,3^b$ 33,7	$64,9 \pm 3,4^{ab}$ 32,3	$48,3 \pm 2,6^b$ 25,5	$953,2 \pm 57,9^c$ 29,7
РСП побега, шт. [RSP per shoot, pcs.]	$98,6 \pm 5,4^a$ 29,1	$18,9 \pm 1,5^b$ 42,6	$33,0 \pm 2,5^{ab}$ 46,5	$34,7 \pm 2,5^{ab}$ 34,7	$806,7 \pm 55,7^c$ 33,8
Кпр, % [Cpr, %]	$76,4 \pm 3,3^a$ 22,7	$58,1 \pm 5,2^a$ 46,9	$53,3 \pm 3,7^{ab}$ 43,0	$71,6 \pm 3,3^a$ 22,1	$84,5 \pm 2,2^{ac}$ 13,0
Длина орешка, мм [Nut length, mm]	$1,44 \pm 0,02^a$ 6,6	$1,43 \pm 0,03^a$ 9,9	$1,45 \pm 0,03^a$ 11,0	$1,42 \pm 0,03^a$ 9,6	$1,43 \pm 0,02^a$ 7,7
Ширина орешка, мм [Nut width, mm]	$0,94 \pm 0,02^a$ 9,9	$0,90 \pm 0,03^{ab}$ 16,6	$1,01 \pm 0,02^{ac}$ 10,1	$0,99 \pm 0,05^{ac}$ 13,2	$0,94 \pm 0,02^a$ 12,5
Масса 1000 шт. семян (орешков), г [Weight of 1000 nuts, g]	$0,29 \pm 0,01$ 4,1	$0,27 \pm 0,01$ 4,6	$0,39 \pm 0,01$ 7,1	$0,38 \pm 0,02$ 8,6	$0,42 \pm 0,01$ 2,6

Примечание. ШП – цепопуляция, ППЦ – процент плодощветения, РСП – реальная семенная продуктивность, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, Кпр – коэффициент продуктивности. Данные представлены в числителе $M \pm m$, в знаменателе CV . Идентичные буквенные индексы – различий между признаками нет, разные буквенные индексы – различия статистически значимы при $p < 0,05$.

[Note. CP - cenopopulation, FFR - fruits-to-flowers ratio, PSP - potential seed productivity, RSP - real seed productivity, Cpr - productivity coefficient. Data are presented: in the numerator $M \pm SEM$, in the denominator CV_{mean} . Identical letter indices show no differences between the indicators, different letter indices show that the differences are statistically significant at $p < 0.05$].

В то же время линейные показатели более стабильны и характеризуются низким или средним уровнем изменчивости ($CV=8,4-18,3\%$). На межпопуляционном уровне большинство морфологических признаков не имеют статистически достоверных отличий. Ценопопуляции достоверно различаются между собой только по некоторым показателям. Так, ЦП 2 отличается от остальных трех ценопопуляций только по числу генеративных побегов и диаметру цветка. ЦП 1 и ЦП 3 имеют достоверное отличие по степени разветвленности генеративного побега. ЦП 3 также отличается от всех по длине побега (см. табл. 2).

Сравнение морфологических параметров природных образцов *P. erecta* с культурными показало, что в условиях интродукционного эксперимента (СибБС ТГУ) растения формируют значительно большее количество генеративных побегов (в среднем 75,2 шт. на одну особь), которые также более разветвлены и облиственны, но развивают более мелкие цветки и листья, что с высокой степенью достоверности отличает их от образцов из природы (см. табл. 2).

Репродуктивные характеристики. В естественных условиях обитания *P. erecta* размножается исключительно семенным путем. Вегетативное размножение становится возможным только в условиях питомника путем искусственного деления корневища взрослой особи [10, 56]. При этом приживаемость деленок высокая и может достигать 83–91% [58, 59].

Репродуктивные особенности лапчатки прямостоячей для сравнения были изучены нами в природных местообитаниях и интродукционном эксперименте. Установлено, что пыльца *P. erecta* как в природе, так и в условиях интродукции сохраняет высокую фертильность – от 89,1% (ЦП 2) до 96,0% (СибБС ТГУ), что потенциально обеспечивает виду высокую результативность опыления. В то же время показатели жизнеспособности пыльцы существенно варьируют между образцами. Так у образцов из ЦП 3 и ЦП 4 наблюдаются минимальные значения: 62,2% и 63,1% соответственно. Наиболее высокими показателями прорастания пыльцы отличаются особи из ЦП 1 (83,1%) и культуры (80,3%) (см. табл. 2, рис. 2).

В природе *P. erecta* формирует побеги с небольшим количеством цветков, в среднем от 5,4 шт. (ЦП 2) до 9,5 шт. (ЦП 1), большинство из которых развиваются в плоды (ППЦ=83,1–98,5%). В одном плоде содержится 6,5–13,7 семязачатков и 3,6–10,3 семян (орешков). Максимальные показатели семенной продуктивности (ПСП и РСП) на побег выявлены у растений, встречающихся в окр. н.п. Тимирязевское в составе соснового леса (ЦП 1) – 128,7 семязачатков и 98,6 семян. Меньше всего семян образуется в условиях зарастающей вырубki (ЦП 2) – всего 18,9 семян на побег. Коэффициент продуктивности генеративного побега (Кпр) изменяется от 53,3% (ЦП 3) до 76,4% (ЦП 1). Наиболее эффективно репродуктивный потенциал вида реализуется в ЦП 1, имеющей также максимально высокие значения РСП (см. табл. 2).

Большинство репродуктивных показателей вида отличаются высокой степенью вариабельности. Самыми нестабильными признаками являются число цветков ($CV\geq 44,8\%$), плодов ($CV\geq 44,1\%$) и РСП ($CV\geq 29,1\%$).



Рис. 2. Проращание пыльцы *P. erecta* на питательной среде
 [Fig. 2. Germination of *P. erecta* pollen on nutrient medium]

Менее изменчивы ППЦ ($CV \leq 23,3\%$), фертильность ($CV \leq 7,9\%$) и жизнеспособность ($CV \leq 20,9\%$) пыльцы. Максимальных значений коэффициент вариации по многим признакам достигает в ЦП 2 и ЦП 3 (см. табл. 2). В ЦП 2 он, по-видимому, связан с высокой конкуренцией со стороны других видов, активно стремящихся занять свою нишу в нарушенном фитоценозе (зарастающая вырубка). В ЦП 3 определяется неравномерным режимом освещения, который складывается в лесном массиве при фрагментарном распределении густого подлеска.

При сравнении ценопопуляций достоверные различия между ними вносят только некоторые показатели – жизнеспособность пыльцы, число семязачатков и орешков, ПСП и РСП побега. По остальным признакам репродуктивной сферы различия отсутствуют. Как показал анализ достоверности различий, в наибольшей степени от других ценопопуляций обособлена ЦП 1, характеризующаяся максимально высокими репродуктивными показателями. ЦП 3 и ЦП 4, имеющие средние значения исследуемых признаков, в меньшей степени отличаются как между собой, так и от двух других ценопопуляций (см. табл. 2).

В целом для *P. erecta* в природе свойственна невысокая семенная продуктивность, которая в большей степени определяется эколого-ценотическими условиями среды. Так, согласно результатам исследований, полученным при изучении репродуктивных особенностей *P. erecta* в Московской области, продуктивность одной особи варьировала от 16–25 до 230–400 шт. семян [10]. По данным Т.И. Варлыгиной [13] урожайность одного растения там же в разные годы изменялась в пределах от 16,6 до 268,4 шт. семян. Максимальной продуктивности особи *P. erecta* достигали в луговых цено-

зах. Меньше всего семян формировалось в лесных сообществах [13]. В наших исследованиях урожайность средневозрастных генеративных особей (g_2) варьировала от 222 (ЦП 4) до 649 шт. (ЦП 1) семян, что в среднем выше аналогичных показателей вида на европейском участке ареала. То есть в условиях лесной зоны Западной Сибири особи *P. erecta* по репродуктивным показателям не уступают растениям, развивающимся в центральной части ареала.

Семена лапчаток после созревания легко осыпаются и накапливаются в верхних слоях почвы, создавая значительный банк семян [60]. Для *P. erecta*, распространение которой в широтном направлении тесно связано с человеком, наличие жизнеспособных семян в почве играет важную роль в способности этого вида адаптироваться к меняющимся условиям среды и успешно расширять свой ареал на север и северо-восток [13]. Семенной способ возобновления и обилие семян в почве позволяют *P. erecta* рассчитывать на интенсивное восстановление своих запасов после заготовки. Также не препятствуют росту и размножению лапчатки сенокосение и умеренный выпас. При скашивании семена легко дозревают в сене, пополняя запас семян на поверхности почвы. Умеренный выпас снижает задернованность травяного покрова, чем способствует ее внедрению и разрастанию в травостое [55]. И хотя на юге Томской области *P. erecta* не имеет ресурсного значения, а распространение больше носит фрагментарный характер, ее способность успешно плодоносить свидетельствует о достаточно устойчивом положении вида на границе ареала.

В условиях интродукционного эксперимента (СибБС ТГУ) значения большинства репродуктивных показателей вида резко увеличиваются, на что также указывают и другие авторы [10, 61, 62]. В среднем на побег развивается 953,2 семязачатка (ПСП) и 806,7 орешков (РСП), что достоверно отличает их от природных образцов. В культуре *P. erecta* наиболее полно реализует свой репродуктивный потенциал ($K_{пр} = 84,5\%$) (см. табл. 2). По урожайности средневозрастная генеративная особь в СибБС ТГУ (60,7 тыс. шт. семян) также существенно превосходит растения из природных ценопопуляций.

Морфология и всхожесть семян. Семена (орешки) *P. erecta* почковидной формы, темно-оливковые или коричневатые (рис. 3). Размеры семян, собранных в природных местообитаниях, изменяются в широких пределах: 1,30–1,68 мм длиной и 0,70–1,25 мм шириной. Наиболее крупные семена формируются в ЦП 3 (в среднем 1,45 мм длиной и 1,01 мм шириной), самые мелкие семена – в ЦП 2 (в среднем 1,43 мм длиной и 0,90 мм шириной). Размеры орешков у культивируемых образцов укладываются в уже указанные пределы, но при этом по массе (на 1000 шт. семян) они являются самыми тяжелыми – 0,42 г. Аналогичный показатель у природных образцов варьирует в пределах 0,27–0,39 г (см. табл. 2).

Всхожесть семян *P. erecta* много лет изучалась В.Л. Тихоновой [10] в условиях Московского питомника. Ею установлено, что семена данного вида имеют очень длительные период прорастания, занимающий от 4 до 6 месяцев.



Рис. 3. Семена (орешки) *P. erecta*
[Fig. 3. Seeds (nuts) of *P. erecta*]

При этом всхожесть семян обычно остается низкой – 20–30% и только в отдельные годы повышалась до 70–80%. Стратификация не является необходимым условием для проращивания. В лабораторных условиях семена способны прорасти в широком диапазоне температур, в том числе и при температурах стратификации (от 0°C до +5°C), но оптимальным для них остается режим с переменной температурой [10]. Более поздние данные, полученные другими авторами, показали значительную зависимость энергии прорастания и всхожести семян лапчатки от диапазона воздействующих температур. С ростом температуры (от +10°C до +25°C) их всхожесть увеличивалась с 13% до 80%, при этом период прорастания семян уменьшался более чем вдвое [63]. В природных условиях на способность семян к прорастанию оказывает влияние разнообразный комплекс внешних факторов. По данным В.Ю. Мандрик [64], изучавшей жизнеспособность семян в Карпатских горах, было установлено, что с увеличением высоты произрастания популяций *P. erecta* интенсивность прорастания семян значительно снижалась. При этом всхожесть зрелых семян изменялась, независимо от высоты, в широких пределах – от 0,25% до 70% [64].

В культуре СибБС ТГУ по данным В.П. Амелеченко [65] семена *P. erecta* достаточно успешно проросли после 1 месяца стратификации – 68%. В наших опытах без предварительной обработки проросло не более 16,0% семян, после 3-х месяцев стратификации – до 92,0%.

Заключение

На юге Томской области проходит восточная граница распространения *Potentilla erecta* в Западной Сибири. Все известные местонахождения вида

тесно связаны с сосновыми, березовыми и смешанными лесами, имеющими осветленный древостой, развитый подлесок и хорошо сформированный травянистый ярус. В исследованных сообществах лапчатка прямостоячая характеризуется низкой плотностью, особи распределены спорадически, одиночными растениями или небольшими скоплениями. В природных условиях вид формирует зреющие, переходные и зрелые ценопопуляции со стабильным преобладанием в онтогенетической структуре особей генеративного периода.

Основным способом возобновления и поддержания численности вида в природе является семенное размножение. В целом для *P. erecta* свойственна невысокая семенная продуктивность, которая в большей степени определяется эколого-ценотическими условиями среды. Максимальные значения семенной продуктивности (ПСП и РСП) на побег выявлены у растений, встречающихся в составе соснового леса (ЦП 1) – 128,7 семязачатков и 98,6 семян. Меньше всего семян образуется в условиях зарастающей вырубке (ЦП 2) – всего 18,9 семян на побег. Наиболее эффективно репродуктивный потенциал вида реализуется в ЦП 1 ($K_{пр} = 76,4\%$) и в условиях интродукционного эксперимента ($K_{пр} = 84,5\%$). По репродуктивным показателям особи лапчатки прямостоячей в условиях лесной зоны Западной Сибири не уступают растениям, развивающимся на европейском участке ареала. В культуре (Сибирский ботанический сад ТГУ) значения большинства морфологических и репродуктивных показателей вида существенно увеличиваются.

Ценопопуляционные исследования показали, что ЦП 1 и ЦП 3 можно охарактеризовать как стабильно существующие, в то время как ЦП 2 (из-за высокой конкуренции со стороны других видов на зарастающей вырубке) и ЦП 4 (из-за слабой освещенности местообитания) находятся в нестабильном состоянии. Для формирования целостной картины о распространении редкого вида в Томской области необходимо продолжить поиск новых местонахождений на территориях, занятых сосновыми и смешанными лесами, граничащими с болотными массивами. Рекомендуем продолжить мониторинг за состоянием выявленных ценопопуляций *P. erecta* и считаем недопустимым заготовки редкого вида в качестве лекарственного сырья.

Список источников

1. Пятый национальный доклад «Сохранение биоразнообразия в Российской Федерации». М. : Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, 2015. 124 с.
2. Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. Особенности произрастания и состояние ценопопуляций *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. на северной границе распространения (Свердловская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 47–65. doi: 10.17223/19988591/37/4
3. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Жизнь на краю ареала: сравнительное изучение центральных и краевых популяций *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) на европейском северо-востоке России // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2023. Т. 78, № 2. С. 95–101. doi: 10.55959/MSU0137-0952-16-78-2-9

4. Блинова И.В. Эколого-ценотические и онтогенетические стратегии редких видов сосудистых растений Мурманской области // Вестник Кольского научного центра РАН. 2014. № 4 (19). С. 83–95.
5. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
6. Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан / под ред. М.М. Ишмуратовой. Уфа : Башк. энцикл., 2020. 276 с.
7. Магомедмирзаев М.М., Гусейнова З.А., Алибегова А.Н., Магомедова С.М. Проблема адаптивных стратегий растений. Махачкала : Наука-ДНЦ, 2013. 300 с.
8. Жукова Л.А. Онтогенез лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола : МарГУ, 1997. С. 155–159.
9. Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР / под ред. Б.А. Юрцева. Л. : Наука, 1984. Вып. 9, ч. 1. Семейства Droseraceae – Rosaceae. 334 с.
10. Тихонова В.Л. Лапчатка прямостоячая // Биологическая флора Московской области. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1974. Вып. 1. С. 67–77.
11. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 2. Покрывосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М. : Т-во науч. изд. КМК, Ин-т технологических исследований, 2003. 665 с.
12. Зайко Л.Н. Лапчатка прямостоячая – *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М. : ГУГК, 1983. С. 257.
13. Варлыгина Т.И. Динамика численности возрастных спектров и продуктивности ценопопуляций лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.) : дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 195 с.
14. Камелин Р.В. Лапчатка – *Potentilla* L. // Флора Восточной Европы / отв. ред. Н.Н. Цвелев. СПб. : Мир и семья; Изд-во СПХФА, 2001. Т. 10. С. 394–452.
15. Курбатский В.И. *Potentilla* L. – Лапчатка // Флора Сибири. Rosaceae. Новосибирск : Наука, 1988. С. 38–83.
16. Флора Кемеровской области / отв. ред. С.А. Шереметова. Новосибирск : СО РАН, 2023. 520 с.
17. Красная книга Томской области / отв. ред. А.И. Пяк. Элиста : Процвет, 2023. 580 с.
18. Красная книга Омской области / отв. ред. Г.Н. Сидоров, Н.В. Пликина. Омск : Изд-во ОмГПУ, 2015. 633 с.
19. Красная книга Кузбасса. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / отв. ред. А.Н. Куприянов. Кемерово : ВЕКТОР-ПРИНТ, 2021. 239 с.
20. Интродукция растений природной флоры Сибири / науч. ред. А.Н. Куприянов, Е.В. Банаев. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2017. 495 с.
21. Prokoryev A.S., Chernova O.D. Assessment of the success of the introduction of some rare plant species in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2020. Vol. 421. 052034. doi: 10.1088/1755-1315/421/5/052034
22. ФС.2.5.0023.15 Лапчатки прямостоячей корневища // Государственная фармакопея Российской Федерации XIV издания. Т. 4. М. : Мин-во здравоохранения РФ. С. 6196–6201. URL: <https://femb.ru/record/pharmacopea14> (дата обращения: 14.03.2025).
23. Дикорастущие полезные растения России / отв. ред. А.Л. Буданцев, Е.Е. Лесиовская. СПб. : Изд-во СПХФА, 2001. 663 с.
24. Беленовская Л.М., Медведева Л.И. Сем. Rosaceae // Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. / отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб. ; М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2009. С. 184–247.

25. Васфилова Е.С., Третьякова А.С., Подгаевская, Е.Н., Золотарева Н.В., Хохлова М.Г., Игошева Н.И., Эктова С.Н., Морозова Л.М. Дикорастущие лекарственные растения Урала : учебное пособие / под ред. В.А. Мухина. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2014. 204 с.
26. Shikov A.N., Narkevich I.A., Flisyuk E.V., Luzhanin V.G., Pozharitskaya O.N. Medicinal plants from the 14th edition of the Russian pharmacopoeia, recent updates // Journal of Ethnopharmacology. 2021. Vol. 268. 113685. doi: 10.1016/j.jep.2020.113685
27. Машанов В.И., Покровский А.А. Пряноароматические растения. М. : Агропромиздат, 1991. 287 с.
28. Коваленко С.А., Сысоева М.А., Нафикова М.Г. Разработка нового сорта светлого пива с добавлением экстракта *Potentilla erecta* // Вестник Воронежского государственного университета инженерных технологий. 2022. Т. 84, № 3. С. 66–73. doi: 10.20914/2310-1202-2022-3-66-73
29. Скобова Н.В., Ясинская Н.Н., Горохова А.В. Применение экстракта корня лапчатки *Potentilla erecta* в технологии крашения текстильных материалов // Вестник Витебского государственного технологического университета, 2024. № 1 (47). С. 82–92.
30. Евсеева Н.С., Земцов А.А. Рельефообразование в лесоболотной зоне Западно-Сибирской равнины. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1990. 242 с.
31. Филандышева Л.Б., Ромашова Т.В., Юркова К.Д. Географические особенности г. Томска и динамика сезонных ритмов в условиях глобального изменения климата. Томск : Изд-во ТГУ, 2021. 254 с.
32. Ильина И.С. Основные географические закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. С. 8–18.
33. Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
34. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 s.
35. Plants of the World Online (POWO). Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org> (accessed 20.05.2025).
36. Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л. : Наука, 1972. Т. 4. С. 5–94.
37. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ : методические указания. Новосибирск : Наука, 1974. 155 с.
38. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН им. В.Л. Комарова. Серия 3: Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
39. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
40. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / под. ред. Т.И. Серебрякова, Т.Г. Соколова. М. : Наука, 1988. 184 с.
41. Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия Биологическая. 2020. № 2. С. 144–152. doi: 10.31857/S0002332920020058
42. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
43. Барыкина И.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. Справочник по ботанической микро-технике. Основы и методы. М. : МГУ им. М.В. Ломоносова, 2004. 312 с.
44. Brewbaker J.L., Kwack B.H. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, № 9. PP. 859–865. doi: 10.2307/2439772

45. Работнов Т.А. Методы изучения семенной продуктивности травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1960. Т. 2. С. 20–38.
46. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
47. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений : обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.
48. Меликян А.П., Бондарь Н.А. Семейство Rosaceae // Сравнительная анатомия семян / под. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб. : Мир и семья, 1996. Т. 5. Двудольные. Rosidae I. С. 102–123.
49. Курбатский В.И. Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры сибирских представителей *Potentilla* L., *Dasiphora* Raf. и *Comarum* L. и его значение для систематики и филогении // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2005. Вып. 95. С. 9–17.
50. ГОСТ 34221-2017. Семена лекарственных и ароматических культур. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М. : Стандартинформ, 2017. 27 с.
51. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа : Гилем, 2009. 116 с.
52. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
53. Созинов О.В., Кузьмичева Н.А. Ценопопуляции *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. в условиях Неманского геоботанического района // Веснік ГрДУ ім. Я. Купалы. Сер. 2. 2002. № 2 (11). С. 142–151.
54. Харитонов Н.П. Сырьевые ресурсы лекарственных растений Вологодской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1964. 23 с.
55. Крылова И.Л., Евсеев Н.П. К ресурсной характеристике лапчатки прямостоячей в средней полосе Европейской части СССР // Растительные ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 3. С. 360–368.
56. Фокина А.Г. К вопросу о биологии и экологии лапчатки прямостоячей *Potentilla erecta* (L.) Hampe // Материалы по экологии и физиологии растений уральской флоры. Свердловск : УрГУ, 1976. С. 147–151.
57. Ресурсоведческая характеристика лекарственных растений Вологодской области / Папанов А.В., Антонова В.И., Суслова Т.А., Репина Н.Н., Гаммермайстер Ю.Г. Вологда : ВГПУ, изд-во «Русь», 2005. 140 с.
58. Васфилова Е.С. О размножении лапчатки прямостоячей в культуре // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений : межвуз. сб. Куйбышев : Изд-во КГУ, 1990. С. 42–48.
59. Гудиев О.Ю., Мухина О.В. Разведение и оценка устойчивости к неблагоприятным факторам лекарственных растений коллекции учебно-опытного хозяйства Ставропольского государственного аграрного университета // Вестник АПК Ставрополя. 2019. № 4 (36). С. 65–70. doi: 10.31279/2222-9345-2019-8-36-65-70
60. Работнов Т.А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М., 1982. С. 35–59.
61. Васфилова Е.С. Морфология и продуктивность лапчатки прямостоячей в природе и в условиях культуры // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений : межвуз. сб. Куйбышев : Изд-во КГУ, 1988. С. 66–74.
62. Прохоров В.Н., Скорина В.В., Пугачев Р.М. Формирование коллекции растений рода *Potentilla* L. как перспективных источников биологически активных веществ и исходного материала для селекции // Плодоовощеводство и декоративное садоводство. Состояние и перспективы развития : материалы междунар. науч.-практ. конф. Горки : БГСХА, 2011. С. 175–180.
63. Докшина А.Ю. Лабораторная всхожесть лекарственных и пряно-ароматических растений, интродуцированных в ЦБС НАН Беларуси // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия

растительного мира : материалы междунар. науч. конф. Ч. 1. Минск : Медисонт, 2017. С. 69–73.

64. Мандрик В.Ю. Особенности семенной репродукции видов сем. Rosaceae в природных популяциях (на примере флоры Карпат) : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ленинград, 1990. 48 с.
65. Амелъченко В.П. Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, карнология, охрана). Томск : Изд-во Томского университета, 2010. 238 с.

References

1. Pyatyy nacional'nyy doklad "Sohranenie bioraznoobraziya v Rossijskoj Federacii" [Fifth national report "Conservation of biodiversity in the Russian Federation"]. Moscow: Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation; 2015. 124 p. In Russian
2. Podgayevskaya EN, Zolotareva NV. Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya - Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;37:47-65. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/37/4
3. Kirillova IA, Kirillova DV. Living at the edge: a comparative study of the central and marginal populations of *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in European Northeast of Russia. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 16. Biologiya*. 2023;78(2):95-101. In Russian, English summary
4. Blinova IV. Ekologo-cenoticheskie i ontogeneticheskie strategii redkih vidov sosudistyh rasteniy Murmanskoy oblasti [Ecological-cenotic and ontogenetic strategies of rare species of vascular plants of the Murmansk region]. *Vestnik Kol'skogo Nauchnogo Centra RAN*. 2014;4(19):83-95. In Russian
5. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskieosnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy: Universitetskaya Kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian
6. Metodika izucheniya populyacij redkih i resursnyh vidov rasteniy na ohranyaemyh prirodnih territoriyah Respubliki Bashkortostan [Methodology for studying populations of rare and resource plant species in protected natural areas of the Republic of Bashkortostan]. Ishmuratova MM, editor. Ufa: Bashk. Encikl.; 2020. 276 p. In Russian
7. Magomedmirzaev MM, Guseinova ZA, Alibegova AN, Magomedova SM. The problem of adaptive strategies of plants. Mahachkala: Science DNC; 2013. 300 p. In Russian, English summary
8. Zhukova LA. Ontogenez lapchatki pryamostoyachej (*Potentilla erecta* L.) [Ontogenesis of *Potentilla erecta* L.]. In: *Ontogeneticheskiy atlas lekarstvennykh rasteniy* [Ontogenetic atlas of medicinal plants]. Yoshkar-Ola: Mari State University Publ.; 1997. pp. 155-159. In Russian
9. Arkticheskaya flora SSSR. Kriticheskiy obzor sosudistyh rasteniy, vstrechayushchihsya v arkticheskikh rayonah SSSR. Vol. 9 (1). Semeystva Droseraceae - Rosaceae [Arctic flora of the USSR. Critical review of vascular plants found in the arctic regions of the USSR. Vol. 9 (1). Families Droseraceae - Rosaceae]. Yurcev BA, editor. Leningrad: Nauka; 1984. 334 p. In Russian
10. Tihonova VL. Lapchatka pryamostoyashchaya [*Potentilla erecta*]. In: *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti. Vol. 1* [Biological flora of the Moscow region. Vol. 1]. Moscow: Moscow University Publ.; 1974. pp. 67-77. In Russian
11. Gubanov IA, Kiseleva KV, Novikov VS, Tihomirov VN. Illyustrirovannyi opredelitel' rasteniy Sredney Rossii. Vol. 2. Pokrytosemennye (dvudol'nye: razdel'nolepestnye) [Illustrated guide to plants of Central Russia. Vol. 2. Angiosperms (dicotyledons: dicotyledons)]. Moscow: Tovarishestvo Nauch. Izd. KMK, Inst-t Tekhnol. Issl.; 2003. 665 p. In Russian

12. Zayko LN. *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. In: *Atlas arealov i resursov lekarstvennykh rasteniy SSSR* [Atlas of areas and resources of medicinal plants of the USSR]. Moscow: GUGK; 1983. 257 p. In Russian
13. Varlygina TI. *Dinamika chislennosti vozzrastnykh spektrov i produktivnosti cenopopulyatsiy lapchatki pryamostoyachey (Potentilla erecta (L.) Raeusch.)* [Dynamics of the number of age spectra and productivity of cenopopulations of *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow; 1983. 195 p. In Russian
14. Kamelin RV. *Potentilla* L. In: *Flora Vostochnoy Evropy. Vol. 10* [Flora of Eastern Europe. Vol. 10]. St. Petersburg: Mir i Sem'ya; Izd-vo SPHFA; 2001. pp. 394-452. In Russian
15. Kurbatskiy VI. *Potentilla* L. In: *Flora Sibiri. Rosaceae* [Flora of Siberia. Rosaceae]. Novosibirsk: Nauka; 1988. pp. 38-83. In Russian
16. Flora Kemerovskoy oblasti [Flora of the Kemerovo region]. Sheremetova SA, editor. Novosibirsk: SB RAS; 2023. 520 p. In Russian
17. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [Red Book of the Tomsk Region]. Pyak AI, editor. Elista: Prosvet; 2023. 580 p. In Russian
18. Krasnaya kniga Omskoy oblasti [Red Book of the Omsk Region]. Sidorov GN, Pliki-na NV, editors. Omsk: Omsk State Pedagogical University Publ.; 2015. 633 p. In Russian
19. Krasnaya kniga Kuzbassa. Vol. 1. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveni-ya vidy rasteniy i gribov [Red Book of Kuzbass. Vol. 1. Rare and endangered species of plants and mushrooms]. Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: VEKTOR-PRINT; 2021. 239 p. In Russian
20. Introduktsiya rasteniy prirodnoy flory Sibiri [Introduction of plants of the natural flora of Siberia]. Kupriyanov AN, Banaev EV, editors. Novosibirsk: Akademicheskoe Izd-vo "Geo"; 2017. 495 p. In Russian
21. Prokopyev AS, Chernova OD. Assessment of the success of the introduction of some rare plant species in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2020;421:052034. doi: 10.1088/1755-1315/421/5/052034
22. FS.2.5.0023.15 Lapchatki pryamostoyachej kornevishcha. In: *Gosudarstvennaya farmakopeya Rossiyskoy Federatsii XIV izdaniya. Vol. 4* [State pharmacopoeia of the Russian Federation, XIV edition. Vol. 4]. Moscow: Ministry of Health of the Russian Federation. pp. 6196-6201. Available at: <https://femb.ru/record/pharmacopeia14> (accessed 14.03.2025).
23. Dikorastushchie poleznye rasteniya Rossii [Wild useful plants of Russia]. Budantsev AL, Lesiovskaya EE, editors. St. Petersburg: Publishing House of SPHFA; 2001. 663 p. In Russian
24. Belenovskaya LM, Medvedeva LI. Rosaceae. In: *Rastitel'nye resursy Rossii: Dikorastushchie cvetkovye rasteniya, ih komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. Vol. 2. Actinidiaceae - Malvaceae, Euphorbiaceae - Haloragaceae* [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Vol. 2. Actinidiaceae - Malvaceae, Euphorbiaceae - Haloragaceae]. Budantsev AL, editor. St. Petersburg; Moscow: Tovarishestvo Nauch. Izd. KMK; 2009. pp. 184-247. In Russian
25. Vasilova ES, Tretyakova AS, Podgaevskaya, EN, Zolotareva NV, Khokhlova MG, Igosheva NI, Ektova SN, Morozova LM. Dikorastushchie lekarstvennye rasteniya Urala [Wild medicinal plants of the Urals]. Mukhin VA, editor. Ekaterinburg: Ural University Publ.; 2014. 204 p. In Russian
26. Shikov AN, Narkevich IA, Flisyuk EV, Luzhanin VG, Pozharitskaya ON. Medicinal Plants from the 14th Edition of the Russian Pharmacopoeia, Recent Updates. *Journal of Ethnopharmacology*. 2021;268:113685. doi: 10.1016/j.jep.2020.113685
27. Mashanov VI, Pokrovskiy AA. Pryanoaromaticheskie rasteniya [Spicy aromatic plants]. Moscow: Agropromizdat; 1991. 287 p. In Russian
28. Kovalenko SA, Sysoeva MA, Nafikova MG. The development of a new sort of bright beer with the *Potentilla erecta* extract. *Proceedings of the Voronezh State University of*

- Engineering Technologies*. 2022;84(3):66-73. In Russian, English summary. doi: 10.20914/2310-1202-2022-3-66-73
29. Skobova NV, Yasinakaya NN, Gorohova AV Application of centerlin root *Potentilla erecta* extract in technology of dying of textile materials. *Vestnik Vitebskogo Gosudarstvennogo Tekhnologicheskogo Universiteta = Bulletin of Vitebsk State Technological University*. 2024;1(47):82-92. In Russian, English summary
 30. Evseeva NS, Zemcov AA. Rel'efoobrazovanie v lesobolotnoy zone Zapadno-Sibirskoy ravniny [Relief formation in the forest-swamp zone of the West Siberian Plain]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1990. 242 p. In Russian
 31. Filandysheva LB, Romashova TV, Yurkova XD. Geographic features and dynamics of the year seasons in Tomsk in the face of global climate change. Tomsk: TSU Publishing; 2021. 254 p. In Russian, English summary. doi: 10.17223/978-978-5-94621-979-2-2021-1-254
 32. Il'ina IS. Osnovnye geograficheskie zakonomernosti rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoy ravniny [Basic geographical patterns of vegetation cover of the West Siberian Plain]. In: *Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny*. Novosibirsk: Publ.; 1985. pp. 8-18. In Russian
 33. Polevaya geobotanika. T. 3 [Field geobotany. Vol. 3]. Lavrenko EM, Korchagina AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 530 p. In Russian
 34. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart : J. Engelhorn, 1890. Vol. XVI. 582 p.
 35. Plants of the World Online (POWO). Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org> (accessed 20.05.2025).
 36. Borisova IV. Sezonnaya dinamika rastitel'nogo soobshchestva [Seasonal dynamics of plant community]. In: *Polevaya geobotanika. Vol. 4* [Field Geobotany. Vol. 4]. Leningrad: Nauka; 1972. pp. 5-94. In Russian
 37. Beydeman IN. Metodika izucheniya fenologii rasteniy i rastitel'nykh soobshchestv: metodicheskie ukazaniya [Methods for studying the phenology of plants and plant communities: guidelines]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. 155 p. In Russian
 38. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyx rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika*. 1950;6:7-204. In Russian
 39. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitocenopulyatsiy kak funkciya vremeni i energeticheskikh volnovykh processov [Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biologicheskie nauki*. 1975;2:7-34. In Russian
 40. Zaugol'nova LB, Zhukova LA, Komarov AS, Smirnova OV. Cenopulyatsii rasteniy (oчерki populyacionnoy biologii) [Plant coenopopulations (essays on population biology)]. Serebryakova TI, Sokolova TG, editors. Moscow: Nauka; 1988. 184 p. In Russian.
 41. Osmanova GO, Zhivotovskiy LA. Ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya = Biology Bulletin*. 2020;2:144-152. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S0002332920020058
 42. Zhukova LA. Populyacionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Joshkar-Ola: RIIK "Lanar"; 1995. 224 p. In Russian
 43. Barykina IP, Veselova TD, Devyatov AG. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody [Handbook of botanical microtechnology. Fundamentals and Techniques]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2004. 312 p. In Russian
 44. Brewbaker JL, Kwack BH. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth. *American Journal of Botany*. 1963;50(9):859-865. doi: 10.2307/2439772
 45. Rabotnov TA. Metody izucheniya semennoy produktivnosti travyanistyx rasteniy v soobshchestvakh [Methods for studying seed productivity of herbaceous plants in communities]. In: *Polevaya geobotanika. Vol. 2* [Field Geobotany. Vol. 2]. Moscow, Leningrad; 1960. pp. 20-38. In Russian

46. Vaynagiy IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [About the methodology for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
47. Levina RE. Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy: obzor problemy [Reproductive biology of seed plants: a review of the problem]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 96 p. In Russian
48. Melikyan AP, Bondar HA. Rosaceae. In: *Sravnitel'naya anatomiya semyan. Vol. 5. Dvudol'nye. Rosidae I*. [Comparative anatomy of seeds. Vol. 5. Dicotyledons. Rosidae I]. Takhtadzhyan AL, editor. St. Petersburg: Mir i Semya; 1996, pp. 102-123. In Russian
49. Kurbatsky VI. Pericarp and seed coat anatomy of Siberian representatives of the genera *Potentilla* L., *Dasiphora* Raf. and *Comarum* L. and its taxonomic and phylogenetic significance. *Sistematicheskie Zametki po Materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta = Systematic Notes on the Materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 2005;95:9-17. In Russian, English summary
50. GOST 34221-2017 Semena lekarstvennykh i aromatischeskikh kul'tur. Sortovye i posevnye kachestva. Obschie tekhnicheskie usloviya [Seeds of medicinal and aromatic crops. Varietal and sowing qualities. General specifications]. Moscow: Standartinform Publ.; 2017. 27 p. In Russian
51. Ishmuratova MM, Tkachenko KG. Semena travyanistyykh rasteniy: osobennosti latentnogo perioda, ispol'zovanie v introduktsii i razmnozhении *in vitro* [Herbaceous plant seeds: features of the latent period, use in introduction and reproduction *in vitro*]. Ufa: Gilem Publ.; 2009. 116 p. In Russian.
52. Lakin GF. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1990. 352 p. In Russian
53. Sozinov OV, Kuzmicheva NA. Cenopopulyacii *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. v usloviyah Nemanskogo geobotanicheskogo rayona [Cenopopulations of *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. in the conditions of the Neman geobotanical region]. *Vesnik Grodzenskaga Dzyarzhana Universiteta imya Yanki Kupaly = Vesnik of Yanka Kupala State University of Grodno. Ser. 2*. 2002;2(11):142-151. In Russian
54. Kharitonova NP. Syr'evye resursy lekarstvennykh rasteniy Vologodskoy oblasti [Raw materials of medicinal plants of the Vologda region. CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Leningrad; 1964. 23 p. In Russian
55. Krylova IL, Evseenko NP. K resursnoy harakteristike lapchatki pryamostoyachey v sredney polose Evropeyskoy chasti SSSR [On the resource characteristics of erect cinquefoil in the central zone of the European part of the USSR]. *Rastitel'nye Resursy = Plant Resources*. 1976;12(3):360-368. In Russian
56. Fokina AG. K voprosu o biologii i ekologii lapchatki pryamostoyachey *Potentilla erecta* (L.) Nampe [On the biology and ecology of *Potentilla erecta* (L.) Hampe]. In: *Materialy po ekologii i fiziologii rasteniy ural'skoj flory* [Materials on ecology and physiology of plants of the Ural flora]. Sverdlovsk: UrGU; 1976. pp. 147-151. In Russian
57. Papanov AV, Antonova VI, Suslova TA, Repina NN, Hammermeister YuG. Resursovedcheskaya harakteristika lekarstvennykh rasteniy Vologodskoy oblasti [Resource-study characteristics of medicinal plants of the Vologda region]. Vologda: VSPU, Rus Publ.; 2005. 140 p. In Russian
58. Vasilova ES. O razmnozhении lapchatki pryamostoyachey v kul'ture [On the propagation of *Potentilla erecta* in culture]. In: *Introdukciya, akklimatizatsiya, ohrana i ispol'zovanie rasteniy: Mezhevuz. sbornik* [Introduction, acclimatization, protection and use of plants: Interuniversity collection]. Kuibyshev: KSU Publ.; 1990. pp. 42-48. In Russian
59. Gudiev OYu, Mukhina OV. Breeding and evaluation of resistance to adverse factors of medicinal plants collection of educational experience of Stavropol State Agricultural University. *Vestnik APK Stavropol'ya = Agricultural Bulletin of Stavropol Region*. 2019;4(36):65-70. In Russian, English summary. doi: 10.31279/2222-9345-2019-8-36-65-70

60. Rabotnov TA. Zhiznesposobnye semena v pochvah prirodnih biogeocенозов SSSR [Viable seeds in soils of natural biogeocenoses of the USSR]. In: *Teoreticheskie i prikladnye aspekty biogeografii* [Theoretical and applied aspects of biogeography]. Moscow; 1982. pp. 35-59. In Russian
61. Vasfilova ES. Morfologiya i produktivnost' lapchatki pryamostoyachey v prirode i v usloviyakh kul'tury [Morphology and productivity of *Potentilla erecta* in nature and in culture]. In: *Introdukciya, akklimatizatsiya, ohrana i ispol'zovanie rastenij: Mezhvuz. sbornik* [Introduction, acclimatization, protection and use of plants: Interuniversity collection]. Kuibyshev: KSU Publ.; 1988. pp. 66-74. In Russian
62. Prohorov VN, Skorina VV, Pugachev RM. Formirovanie kollektsii rastenij roda *Potentilla* L. kak perspektivnyh istochnikov biologicheskii aktivnykh veshchestv i iskhodnogo materiala dlya selekcii [Formation of a collection of plants of the genus *Potentilla* L. as promising sources of biologically active substances and source material for selection]. In: *Plodoovoshchevodstvo i dekorativnoe sadovodstvo. Sostoyanie i perspektivy razvitiya: Materialy mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* [Fruit and vegetable growing and ornamental gardening. Status and development prospects. Proc. of the Inter. Sci.-Pract. Conf.]. Gorki: BGSHA; 2011. pp. 175-180. In Russian
63. Dokshina AYu. Laboratornaya vskhozhest' lekarstvennykh i pryano-aromaticeskikh rasteniy, introdutsirovannykh v CBS NAN Belarusi [Seed germination of medicinal and spicy-aromatic plants of the Central Botanical Garden of NAS of Belarus in laboratory conditions.]. In: *Rol' botanicheskikh sadov i dendrariyev v sohraneni, izuchenii i ustoychivom ispol'zovanii raznoobraziya rastitel'nogo mira: Materialy mezhdunar. nauch. konf. Vol. 1* [The role of botanical gardens and arboreta in the conservation, study and sustainable use of plant diversity. Proc. of the Int. Sci. Conf.]. Minsk: Medisont Publ.; 2017. pp. 69-73. In Russian, English summary.
64. Mandrik VYu. *Osobennosti semennoj reprodukcii vidov sem. Rosaceae v prirodnih populatsiyakh (na primere flory Karpat)* [Peculiarities of seed reproduction of species of the Rosaceae family in natural populations (using the flora of the Carpathians as an example). DoctorSci. Dissertation Abstract, Biology]. Leningrad: Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences; 1990. 48 p. In Russian
65. Amel'chenko VP. Redkie i ischezayushchie rasteniya Tomskoy oblasti (anatomya, biomorfologiya, introdutsiya, reintroduktsiya, kariologiya, okhrana) [Rare and endangered plants of the Tomsk region (anatomy, biomorphology, introduction, reintroduction, karyology, protection)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2010. 238 p. In Russian

Информация об авторах:

Прокопьев Алексей Сергеевич, канд. биол. наук, доцент, с. н. с. лаборатории редких растений, Сибирский ботанический сад, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rareplants@list.ru

Катаева Татьяна Николаевна, инженер лаборатории редких растений, Сибирский ботанический сад, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alexey S. Prokopyev, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>

E-mail: rareplants@list.ru

Tatyana N. Kataeva, engineer of the Laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3132-1926>

E-mail: gentianka@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.03.2025;
одобрена после рецензирования 05.09.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 20.03.2025;
approved after reviewing 05.09.2025; accepted for publication 11.12.2025.*

Научная статья

УДК 581.9 : [581.526.425 + 581.526.426.2](470)

doi: 10.17223/19988591/72/6

Ценотические позиции континентальных бетулярных и чернево-таежных видов растений в таежной и широколиственно-лесной зонах Европейской России и Урала

Илья Борисович Кучеров¹, Андрей Анатольевич Зверев^{2,3}

¹ *Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук,
Санкт-Петербург, Россия*

² *Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*

³ *Центральный Сибирский ботанический сад Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, atragene@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>, ibiss@rambler.ru

Аннотация. Анализируются ценотические позиции континентальных евро-сибирских бетулярных (высокотравных) и чернево-таежных видов сосудистых растений в различных подзонах и долготных секторах таежной и широколиственно-лесной зон Европейской России и Урала. В основу положена выборка из 6294 геоботанических описаний, выполненных в 1996–2024 гг.; использованы данные по 37 видам. Совместное произрастание бетулярных и чернево-таежных видов характерно для широколиственных пихто-ельников Урала и Заволжья, а в таежной зоне севера Европейской России – для приручейных высокотравных ельников и производных от них березняков. На южных пределах ареалов бетулярные и чернево-таежные виды переходят под полог широколиственных лесов, на северных – чернево-таежные виды останавливаются на границе таежной зоны. Однако многие бетулярные виды встречаются не только в лесотундре, но и в тундровой зоне, в основном в нивальных ивняках. В составе обеих свит преобладают мезозвтрофные виды, что обусловлено их континентальностью и позволяет им удерживаться на обнажениях карбонатных пород. Несмотря на произрастание в одних и тех же сообществах, бетулярные и чернево-таежные виды расселялись в разное время: первые – во время похолоданий на исходе ледниковых эпох, вторые – во время умеренных потеплений на начальных и завершающих этапах межледниковий. Приуроченность одних и тех же бетулярных видов к разным типам сообществ, как правило, соответствует разным волнам их расселения.

Ключевые слова: березняки, бетулярный флороэлемент, высокотравные луга, Европейская Россия, зона тайги, зона широколиственных лесов, история флоры и растительности, лиственничники, континентальность климата, черневая тайга, чернево-таежный флороэлемент

Источник финансирования: работа И.Б. Кучерова выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме 121032500047-1, А.А. Зверева – согласно действующему государственному заданию ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290026-9.

Благодарности: авторы признательны проф. Я.Л. Паалю (Тартуский университет, Эстония), к. б. н. С.Ю. Попову (МГУ им. М.В. Ломоносова) и Д.Е. Гимельбранту (БИН РАН) за предоставление неопубликованных описаний, д. б. н., проф. Д.И. Назимовой (ИЛ СО РАН), д. б. н., проф. Н.В. Степанову (СФУ), д. б. н., проф. О.Г. Барановой (БИН РАН) и к. б. н. С.А. Сенатору (ГБС РАН) за ценные консультации при написании статьи.

Для цитирования: Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценоотические позиции континентальных бетулярных и черново-таежных видов растений в таежной и широколиственно-лесной зонах Европейской России и Урала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 137–181. doi: 10.17223/19988591/72/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/6

Phytocoenotical positions of continental betular and subnemoral dark-coniferous forest plants in boreal- and nemoral-forest zones of European Russia and the Urals

Ilya B. Kuchеров¹, Andrei A. Zverev^{2,3}

¹ V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russian Federation

² Tomsk National Research State University, Tomsk, Russian Federation

³ Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3409-9745>, atragene@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>, ibiss@rambler.ru

Summary. This study focuses on revealing changes in the phytocoenotic positions of continental Eurosiberian betular (primarily tall-herb) and subnemoral (“chern”) vascular plant species across different subzones and longitudinal sectors of the boreal and nemoral forest zones of European Russia and the Urals. Betular species, belonging to the Braun-Blanquet class *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. 1948, are cold-tolerant plants that grow in subarctic and subalpine mountain birch (*Betula pubescens* s.ampl.) and Siberian larch (*Larix sibirica*) forests, open woodlands, and elfin woodlands, as well as in tall-herb meadows and shrub thickets that border these habitats. In contrast, chern species are shade-tolerant forest sphytes typical for both the field and canopy layers of subnemoral dark-coniferous forests dominated by *Abies sibirica*. These forests form a characteristic altitudinal belt on the windward slopes of low mountains in Southern Siberia and the Southern Urals and occur on permafrost-free, nutrient-rich soils under an ultra-humid climate.

We use the set of 6294 relevés collected between 1996 and 2024, which are grouped into vegetation units based on the dominant-determinant approach to vegetation classification. These units are further organized into zonal series corresponding to analogous habitats across different zones and subzones. We analyze changes in the constancy and cover of 37 species, including 18 betular and 12 subnemoral species, as well as 7 species that belong to multiple historical “corteges” of vegetation – among them *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, and *Larix sibirica* (See Tables 1-3 in Supplement 3). Geographical shifts in species distributions are traced across different units within the established series.

Betular species (*Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Delphinium elatum* s.l. *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum minus* s.l., *Pleuro-*

spermum uralense, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, etc.) form subalpine tall-herb meadows and also grow in riverine elfin birch woodlands from the Northern to the Southern Urals, as well as in the mountains of Southern Siberia. They penetrate beneath the canopy of open herb-fir woodlands along the alpine timberline from the adjacent subalpine meadows and then spread deep into the dark coniferous forest belt along brooks. In the subnemoral forest belt (if present), betular species coincide with subnemoral species (*Diplazium sibiricum*, *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Ribes spicatum* s.l., *Viola selkirkii*, etc.) and relict nemoral species.

Betular and subnemoral species (the latter including *Schizachne callosa*, *Bupleurum aureum*, *Knautia tatarica*, *Cicerbita uralensis*) commonly grow together in hemiboreal nemoral-herb fir-spruce forests of the Cis-Ural and Trans-Volga regions. These communities likely originated from subnemoral dark-coniferous forests in the past. In the boreal forests of North European Russia, the same species combination is typical of riverine tall-herb spruce forests, as well as birch forests that precede them in successional development. Similar patterns are also observed, to some extent, in aspen forests in the northwest of the Russian Plain and in gray alder riparian thickets. Betular herbs are also common in floodplain meadows. Both betular and subnemoral species occur in broadleaved forests at the southern limits of their distribution. Subnemoral species generally do not cross the arctic timberline in their northward distribution. However, many betular species occur in the forest-tundra and the southern hypoarctic tundra subzone, where they are mostly confined to willow thickets with increased winter snow accumulation.

The continental character of distribution pattern of most examined species is supported by statistically significant positive Spearman rank correlation coefficients (r_s) between species cover and the Conrad continentality index, calculated separately for different zonal series. In contrast, the correlations between species cover and vegetation period warmth supply are generally negative (See Table 1 in Supplement 4), a pattern explained by both species ecology and the history of their late- and post-glacial migration. Mesoeutrophic mesophytes and hygromesophytes dominate in both species groups due to their continental affinity. Many species can survive on limestone outcrops both at the center and at the edges of their distribution areas.

Although betular and subnemoral species coexist in present-day communities, they migrated during different epochs. Species of the first group, including *Larix sibirica*, expanded their ranges during the cold but wet final stages of glaciations. In contrast, subnemoral species migrated during relatively warm periods at the beginnings and ends of interglacials. The presence of the same betular species in different community types typically reflects multiple waves of migration. The dispersal of subnemoral species is dated to the Boreal period of the Holocene in the Upper Pechora River region and to the Atlantic period in the hemiboreal Trans-Volga area. The distinction of the Kama-Pechora-West Ural subprovince within the West Siberian boreal-forest province appears florogenetically justified in the phytogeographical subdivision.

The article contains 1 Figure, 5 Tables, 4 Supplements, 85 References.

Keywords: betular floristical element, birch forests, boreal-forest zone, climate continentality, European Russia, history of flora and vegetation, larch forests, nemoral-forest zone, subnemoral herb-fir forests, subnemoral-forest floristical element, tall-herb meadows

Fundings: the work of I.B. Kuchеров has been carried out in accordance with the current official planning task of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (RAS), project No. 121032500047-1, and that of A.A. Zverev according to the analogous task of the Central Siberian Botanical Garden of the RAS Siberian Branch, project No. AAAA-A21-121011290026-9.

Acknowledgments: the authors are grateful to Prof. Dr. J. Paal (Univ. Tartu, Estonia), Dr. S.Yu. Popov (M.V. Lomonosov Moscow State University), and D.E. Gimelbrant (Komarov Botanical Institute RAS) for their permissions to use the unpublished relevés and to Prof. Dr. D.I. Nazimova (Forest Institute, Siberian Branch RAS), Prof. Dr. N.V. Stepanov (Siberian Federal University), Prof. Dr. O.G. Baranova (Komarov Botanical Institute RAS), and Dr. S.A. Senator (Central Botanical Garden RAS) for their most valuable consultations in the course of preparing this article.

For citation: Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical positions of continental betular and subnemoral dark-coniferous forest plants in boreal- and nemoral-forest zones of European Russia and the Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:137-181. doi: 10.17223/19988591/72/6

Введение

Статья открывает серию публикаций, посвященных ценотическим позициям континентальных и субконтинентальных видов растений в растительном покрове Европейской России. В большинство периодов позднего плейстоцена и голоцена основную роль при формировании таежной растительности этой территории играл именно восточный миграционный поток. Сравниться с ним по масштабам может лишь атлантическое расселение неморальных видов [1, 2]. Ближе к Уралу заметна и роль доледникового расселения сибирских видов растений из Азии в Европу, особенно в зоне широколиственных лесов и в подтайге [3]. В результате разнообразие и самих континентальных видов, и типов сообществ и свит растительности, в которые они входят, превосходит таковое океанических (в широком смысле) видов и ценотипов. Ниже сосредоточимся на бетикулярных и тесно связанных с ними чернево-таежных континентальных видах растений.

К бетикулярным принято относить холодостойкие виды, произрастающие в светлых предтундровых и подгольцовых березовых и лиственничных лесах, редколесьях и криволесьях, а также на сопряженных с ними в растительном покрове высокотравных лугах и в зарослях кустарников [4]. Флорэлемент получил свое название от класса *Betulo-Adenostyletea* Br.-Bl. 1948 (= *Mulgedio-Aconitetea* Nadač et Klika in Klika et Nadač 1944), объединяющего растительность перечисленных типов и формаций в системе Ж. Браун-Бланке [5]. Вследствие экологической пластичности видов, а также исторической молодости сукцессионных рядов, в которые входят соответствующие сообщества, бетикулярный элемент неоднороден и нечетко отграничен от иных флорэлементов. При историческом анализе флоры Алтая Р.В. Камелин [3] выделяет в его составе ряд субэлементов.

1) Светолюбивое (но устойчивое к затенению) мезо- и гигромезофильное высокотравье («первично-бетикулярные виды» [4]), представители которого и рассматриваются ниже.

2) Теневыносливые низкие мезофильные травы, цветущие в первой половине вегетационного сезона, типа *Moehringia lateriflora*. Многие (но не все!) подобные виды далее отнесены к чернево-таежным.

3) Бетиулярно-боровые и бетиулярно-лесостепные мезо- и ксеромезофильные виды типа *Brachypodium pinnatum*, *Carex rhizina* и близкой к ней

C. macroura, *Spiraea media*, *Lupinaster pentaphyllus* и др. Эти растения характерны для плейстоценовой урало-сибирской холодной экспозиционной лесостепи [6], сохранившейся в Восточной Сибири и Северной Монголии [7]. Сюда же отнесем флорогенетически близкие «опушечные виды горно-лесного пояса» типа *Calamagrostis arundinacea* [4]. Все эти виды заслуживают рассмотрения в отдельной публикации.

Дополнительно выделенная группа «вторично-бетулярных» неморальных и бореонеморальных видов типа *Aegopodium podagraria* и *Lathyrus vernus* обсуждалась ранее [4].

К чернево-таежным видам относятся теневыносливые лесные мезофиты, характерные и для травяного, и для древесного яруса субнеморальных темнохвойных (черневых) лесов с господством *Abies sibirica*. Эти леса формируют характерный высотный пояс на наветренных склонах низкогорий Южной Сибири, развиваясь в ультрагумидном климате на богатых почвах без мерзлоты. В сложении древостоя обычно участвует *Populus tremula*, часто также *Pinus sibirica* и/или *Tilia cordata* s.l. В травяном ярусе вместе с бетулярными видами присутствуют реликтовые неморальные (тилиетальные типа *Asarum europaeum*, *Galium odoratum* и др., кверцетальные типа *Aegopodium podagraria* [4]). Характерна сингузия весенних эфемероидов, но нетипичны темнохвойно-таежные кустарнички и эпигейные зеленые мхи [4, 8–10]. В позднетретичное время черневая тайга была распространена шире, чем теперь, и ее дериваты сохранились на Южном Урале [11]. Р.В. Камелин считает производными от черневой тайги большую часть типов подтаежных и южнотаежных темнохвойных лесов не только Южного и Среднего Урала, но и Предуралья и Заволжья [3, 12], чем обусловлено широкое распространение многих чернево-таежных видов в Восточной Европе.

В числе бетулярных видов представлены восточноевропейско-азиатские и восточноевропейско-сибирские, отчасти также евросибирско-горно-западноазиатские виды. Среди чернево-таежных преобладают евразийские и восточноевропейско-азиатские виды; восточноевропейско-сибирских и собственно евросибирских видов несколько меньше. Лишь для трех модельных видов (*Calamagrostis langsdorffii*, *Rosa acicularis* и *Viola selkirkii*) характерны голарктические ареалы с атлантико-европейскими дизъюнкциями, а *Cicerbita uralensis* свойствен эндемичный заволжско-уральский ареал [13, 14].

Статья нацелена на характеристику ценобитических позиций представителей бетулярного высокотравья и чернево-таежных видов в различных широтных и долготных выделах, выявление зависимостей этих позиций от современного климата и почвенных условий, а также исторических этапов и особенностей расселения видов.

Материалы и методика исследования

В качестве модельных выбраны 37 видов сосудистых растений, из них 18 бетулярных: *Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum*, *Urtica son-*

denii, *Bistorta major*, *Paeonia anomala*, *Delphinium elatum* s.l. (incl. *D. alpinum*), *Thalictrum kemense*, *Cardamine macrophylla*, *Lathyrus gmelinii*, *Angelica decurrens*, *Pleurospermum uralense*, *Conioselinum tataricum* s.l. (incl. *C. boreale*), *Lamium album*, *Valeriana wolgensis*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Lactuca sibirica*, *Crepis sibirica* (перечисление в порядке системы Энглера). Все виды, кроме *Cardamine macrophylla* и *Lamium album*, относятся к высокотравью, упомянутые два – к среднетравью.

Еще 12 видов – чернево-таежные: *Diplazium sibiricum*, *Rhizomatopteris sudetica*, *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Cerastium pauciflorum*, *Actaea erythrocarpa*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Ribes spicatum* s.l. (incl. *R. hispidulum*), *Viola mauritii*, *V. selkirkii*, *Cicerbita uralensis* [3, 5, 6, 12].

Два вида кустарников, *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* s.l. (incl. *L. altaica*, *L. × subarctica*), а также *Aconitum septentrionale* и *Cortusa matthioli* s.l. (incl. *C. altaica*) можно отнести сразу к обоим свитам. Три лесообразующих вида хвойных деревьев входят не только в бетулярную (*Larix sibirica* s.l.) либо чернево-таежную (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*) [10] свиту, но и в темнохвойно-таежную [15] (вакциниетальную [5]).

В тексте обсуждаются и виды, менее обычные на изучаемой территории, например, бетулярные *Moehringia lateriflora* и *Ranunculus* agg. *monophyllus* (включая *R. ponojensis* и другие микровиды агрегата), чернево-таежный *Thalictrum macrophyllum* и др. [3, 13]. Таксономическая принадлежность видов, упоминаемых в статье, приводится в Приложении 1. Как и в предыдущих работах авторов [4, 16, 17], использована традиционная номенклатура сосудистых растений по С.К. Черепанову [18] и мхов по М.С. Игнатову с соавторами [19].

Анализ ценоотических позиций видов основан на выборке из 6294 описаний растительности, выполненных при обследованиях 22 эталонных («ключевых»), в основном охраняемых природных территорий Европейской России и Урала (рис. 1 в Приложении 2) от крайнесеверной тайги до зоны широколиственных лесов [20]. Из этих описаний 5033 сделаны первым из авторов лично либо вместе с товарищами по экспедициям 1996–2024 гг. во всех регионах, кроме Полярного Предуралья [21], Костромской области [22, 23] и Башкирии [24, 25]. Описания производились в процентной шкале проективных покрытий (ПП) по ярусам в границах однородных, визуально малонарушенных участков растительности: на лугу – на площади не менее 100 м², в лесу – не менее 400 м² при древостое глазомерно не моложе VI класса возраста. Методика детально описана ранее [26]. Еще 765 описаний предоставлены авторам их коллегами, из них 527 описаний из Пинежского заповедника и района Костромской таежной станции – С.Ю. Поповым (МГУ им. М.В. Ломоносова), 4 описания с островов Белого моря – Д.Е. Гимельбрантом (БИН РАН). Кроме того, 173 описания из заповедника «Кологривский лес» и района верховий р. Вохмы в Костромской области [22, 23] получено из базы данных ЦЭПЛ РАН [27], 61 описание Я.Л. Паала из заповедника «Кивач» [28] – из архива заповедника. Из литературы [21, 24, 25, 29–36] взято 496 описаний. Все описания хранятся

в базе данных интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 [37]. Оценки обилия видов, сделанные в шкалах рангов Ж. Браун-Бланке и О. Друде, трансформированы в проценты ПП [26]. При выборе модельных видов учитывалась их представленность в описаниях.

Как и в других публикациях (см. выше), при распределении описаний по ценофлорам в объеме формаций и групп ассоциаций использована доминантно-детерминантная классификация растительности в традициях школ В.Н. Сукачева [38] и А.П. Шенникова [39], с рядом уточнений [26]. Для рассмотрения ценоотических позиций видов выделены следующие укрупненные типы сообществ.

1 – ельники (из *Picea abies* s.l.): 1.1 – воронично-черничные (с *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus*) и черничные зеленомошные (с *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*); 1.2 – кисличные (с *Oxalis acetosella*) в южной и (экстразональные) в средней тайге, зеленчуково-кисличные (с *Galeobdolon luteum*) в подтайге, волосистоосоковые (с *Carex pilosa*) в зоне широколиственных лесов, травяно-зеленомошные во всех зональных выделах; 1.3 – высокотравные (с *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum* s.l., *Filipendula ulmaria* s.l. или крупными папоротниками) в северной и средней тайге, ширококравные (с *Aegopodium podagraria* и др.) в южной тайге и подтайге. В Двино-Печорском регионе, Заволжье и на Урале также пихто-ельники и пихтарники (из *Abies sibirica*) упомянутых типов. 1.4 – ельники мезоэвтрофные сфагновые со *Sphagnum warnstorffii*; 1.5 – мезотрофные (со *S. girgensohnii*) и олиготрофные (со *S. angustifolium*) сфагновые. **2** – сосняки (из *Pinus sylvestris*): 2.1 – лишайниковые и лишайниково-зеленомошные (с согосподством кустистых *Cladonia* spp. и *Pleurozium schreberi*); 2.2 – кустарничковые (с *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*) зеленомошные; 2.3 – травяно-зеленомошные (лесноейниковые с *Calamagrostis arundinacea*, орляковые с *Pteridium aquilinum* s.l. и др.) и ширококравные; 2.4 – мезотрофные и олиготрофные сфагновые. **3** – лиственничники (из *Larix sibirica*) травяно-зеленомошные и высокотравные. **4** – незаболоченные березняки из *Betula pendula* и/или *B. pubescens* s.l. (incl. *B. subarctica*): 4.1 – кисличные и травяно-зеленомошные, 4.2 – высоко- и ширококравные. **5** – осинники (из *Populus tremula*) высоко- и ширококравные. **6** – сероольшаники (из *Alnus incana*) всех типов. **7** – липняки (из *Tilia cordata*): 7.1 – волосистоосоковые, лесноейниковые и коротконожковые (с *Brachypodium pinnatum*), 7.2 – ширококравные. **8** – дубравы (из *Quercus robur*): 8.1, 8.2 – аналогично липнякам. **9** – ильмовники (из *Ulmus glabra*) и пойменные вязовники (из *U. laevis*) ширококравные. **10** – черноольшаники и ивняки: 10.1 – пойменные ивняки из *Salix viminalis*, *S. dasyclados*, по берегу Финского залива – из *S. acutifolia*, 10.2 – черноольшаники (из *Alnus glutinosa*). **11** – влажные и сырые луга: 11.1 – влажноразнотравные с господством *Trollius europaeus*, *Geranium sylvaticum*, в южной тайге – *G. palustre*, *Succisa pratensis*; 11.2 – урало-сибирские высокотравные с господством *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Crepis sibirica*, *Pleurospermum uralense*, в Сивой Маске – с согосподством *Carex cespitosa*; 11.3 – таволговые из

Filipendula ulmaria s.l.; 11.4 – высоковейниковые из *Calamagrostis purpurea* s.l. 12 – остепненные луга (всех типов).

Данные о постоянстве (%) и ПП (%) модельных видов, а также распределение описаний по типам сообществ и географическим пунктам представлены в табл. 1–3 в Приложении 3. Виды растений и типы сообществ, не вошедшие в таблицы, при необходимости обсуждаются в тексте.

Для оценки влияния зональности и континентальности на ценотические позиции видов сообщества сгруппированы в следующие широтные ряды: 1) плакорный ряд: ельники воронично-черничные в северной тайге – черничные в средней – кисличные в южной – лещиновые в подтайге – дубравы и липняки волосистоосоковые в широколиственно-лесной зоне; 2) ряд на обогащенных почвах подножий склонов: ельники гераниевые и аконитовые – аконитовые – аконитово-снытевые и снытевые – дубравы и липняки снытевые (аналогично); 3) боровой ряд в сосняках травяно-зеленомошных; 4) ряд в березняках кисличных и травяно-зеленомошных; 5) аналогично, в березняках аконитовых, снытевых и иных высоко- и ширококотравных; 6) аналогично, в осинниках высоко- и ширококотравных; 7) на влажно-разнотравных лугах; 8) на таволговых лугах. Ряды в сосняках лишайниково-зеленомошных, зеленомошных, в заболоченных сосняках и ельниках и на сфагновых болотах не рассматривались. В Европейской России роль континентальных видов в этих сообществах мала или вообще не выражена.

Чтобы выявить значимые изменения видовых ПП, для каждого из рядов, как и в предыдущих статьях [4, 16, 17], в программе Statsoft Statistica 7 рассчитаны ранговые корреляции Спирмена (r_s) между ПП и характеристиками теплообеспеченности и континентальности климата (табл. 1–3 в Приложении 3). Теплообеспеченность оценена по среднегодовой сумме эффективных температур выше 10°C (GDD, °C) по данным сети многолетней (1983–2004) спутниковой метеосъемки [40]. В качестве меры континентальности на основе сведений из этой сети рассчитан коэффициент континентальности Конрада (K), учитывающий разность среднесезонных температур самого теплого и самого холодного месяца и географическую широту [41]. Значения r_s приводятся в табл. 1 в Приложении 4.

При обзоре ценотических позиций континентальных видов и их неогенового и четвертичного расселения привлечены данные о растительности от Средней Сибири до Центральной и Атлантической Европы. Синхронная периодизация голоцена для всех регионов принята по Н.А. Хотинскому [42].

Результаты исследования и обсуждение

1. Ценотические позиции бетулярных и чернево-таежных видов в разных регионах

Проследим изменения ценотических позиций континентальных видов в соответствии с вектором их расселения – с востока на запад, из Сибири через Урал в Восточную и далее Среднюю Европу.

1.1. Один из фитоценотических оптимумов бетулярных видов наблюдается на подгольцовых высокотравных лугах Алтая (от юго-западного до

северо-восточного макросклона), Кузнецкого Алатау и Западного Саяна, отчасти также Восточного Саяна и Хамар-Дабана [3, 8]. Здесь обычны и обильны *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum* s.l., сибирские *Saussurea latifolia* и *Heracleum dissectum*, на лугах Кузнецкого Алатау – также *Geranium krylovii*, *Stemmacantha carthamoides*, а при повышенном увлажнении – *Veratrum lobelianum* и *Bistorta major*. На лугах привершинной части Салаирского кряжа преобладает *Cacalia hastata*, что обусловлено повышенным снегонакоплением [9]. Высокотравье достигает высоты 1–2 м при значительной сомкнутости. Под его пологом развивается ярус низких теневыносливых трав, где гипоарктическая *Viola biflora* сочетается с чернево-таежной *Stellaria bungeana* и подтаежной *Pulmonaria mollis*. На Алтае и Салаире весной хорошо развита и синюзия эфемероидов: *Erythronium sibiricum*, *Anemonoides altaica*, *Corydalis bracteata*. Вместе с тем отсутствуют дерновинные злаки [8, 9, 39]. Благодаря доминированию высокотравных двудольных основная часть биомассы фитоценоза сосредоточена не под землей (как в степях и на злаковых лугах), а над ней. Это побудило Р.В. Камелина выделить подгольцовое высокотравье в особый тип растительности [43], к которому можно отнести и таволговые луга из *Filipendula ulmaria* s.l. вдоль рек Восточной и Средней Европы. В горах севера континентальной Сибири высокотравные луга не развиваются [8].

С подгольцовых лугов виды высоко- и среднетравья проникают в кри-волесья из *Betula tortuosa* (как *Bistorta major* на Кузнецком Алатау [9]) или редколесья из *Betula lanata*. На Баргузинском хребте в таких редколесьях обычны *Pleurospermum uralense*, *Angelica decurrens*, *Lamium album*, чернево-таежный *Calamagrostis obtusata*, а также *C. langsdorffii*, *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum*, *Trollius asiaticus*, *Geranium albiflorum* (здесь и далее перечисление по убыванию постоянства, затем по системе Энглера). Последние пять видов вместе с *Saussurea latifolia* отмечены и в мезохионных ивняках из *Salix krylovii* на выходах известняков вдоль рек [12, 44].

В нижней части подгольцового пояса гор Алтая, Западного Саяна, Баргузинского хребта и северного макросклона Хамар-Дабана бетулярные, а с ними отчасти и чернево-таежные виды формируют густой травяной покров «парковых» редколесий из *Abies sibirica* и/или *Pinus sibirica*. Даже среди подгольцовых зеленомошных пихтовых редин с *Vaccinium myrtillus* и *Bergenia crassifolia* встречаются пятна *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Thalictrum minus* s.l. Еще более характерны бетулярные виды для пихтарников крупнотравных верхней части горно-лесного пояса. В них согосподствуют *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *C. obtusata*, *Cirsium heterophyllum* s.l., *Trollius asiaticus*. Спутниками этих видов выступают *Geranium albiflorum*, *Veratrum lobelianum*, *Pleurospermum uralense*, *Saussurea latifolia*, *Lilium martagon* s.l.; в подлеске обычны *Lonicera altaica* и *Ribes spicatum* s.l. У ручьев обилён *Cardamine macrophylla* [8, 44, 45].

Вдоль ручьев, берущих начало у верхней границы леса, бетулярные виды спускаются вглубь бореального подпояса горной зеленомошной пихтовой и кедровой тайги и далее в нижележащий субнеморальный подпояс черневой тайги. В приручейных лесах *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* часто

переходят на роль спутников локально доминирующей *Picea obovata*; в травяном ярусе преобладают *Calamagrostis langsdoeffii*, *Filipendula ulmaria*, *Delphinium elatum*, но встречаются и многие другие бетулярные виды [8]. Навстречу им вверх по склону по берегам ручьев распространяются немногие чернево-таежные травы, проникающие выше границы леса. Расселению видов обеих свит благоприятствуют и участки березняков и осинников в ходе пирогенных сукцессий, предвещающих соответственно кедровники и пихтарники [3, 44, 45]. На южных склонах также формируются разреженные нагорные пихтарники и кедровники с *Calamagrostis obtusata* и/или *Carex macroura* при участии *Poa sibirica*, развитые на маломощных, но богатых, глубоко протаивающих почвах на элювии коренных пород [8].

Массивы черневой тайги сохранились в низкогорьях Западного, Северного и Северо-Восточного Алтая, Салаирского кряжа, Кузнецкого Алатау, Горной Шории, Западного и Восточного Саяна, северного макросклона Хамар-Дабана, фрагментарно также на Томском кряже [8–10, 45]. В них наблюдается второй фитоценотический оптимум высокотравья, сосуществующего с собственно чернево-таежными и реликтовыми неморальными видами [4, 8]. Тенистые участки с сомкнутым пологом или подростом *Abies sibirica*, с *Oxalis acetosella*, *Stellaria bungeana*, *Cerastium pauciflorum*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Viola selkirkii*, крупными папоротниками, включая *Diplazium sibiricum*, благодаря «оконной» динамике древостоя чередуются с полянами, сходными по набору видов с подгольцовыми лугами. На них обычны *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus* s.l. (incl. *T. macrophyllum*, *T. minus* s.str.), *Pleurospermum uralense*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, *Senecio nemorensis*, *Saussurea latifolia*, *Bupleurum aureum*, *Heracleum dissectum*, *Cirsium heterophyllum* s.l., а вместе с ними и нетипичные для подгольцового пояса *Calamagrostis obtusata* и *Pteridium aquilinum* s.l. Под пологом высокотравья *Stellaria bungeana*, *Oxalis acetosella*, *Myosotis krylovii*, *Cruciata krylovii*, *Adoxa moschatellina* сочетаются с неморальными *Asarum europaeum* и *Galium odoratum*. Весной здесь зацветают эфемероиды [3, 8, 9, 46].

Бетулярное высокотравье (*Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Cirsium heterophyllum* s.l., *Lathyrus gmelinii*, *Milium effusum*, *Cacalia hastata*) формирует верхний горизонт травяного яруса и в реликтовых липняках Горной Шории и Салаира. Под ним обильна *Aegopodium podagraria*, а в приземном подъярусе представлены те же теневые виды, что и в черневой тайге. В древостое к *Tilia cordata* s.l. единично примешиваются *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* и *Populus tremula*. В подлеске в числе прочих видов обычна *Ribes spicatum* s.l. [4, 8, 9].

И на Западном, и на Восточном Саяне известны реликтовые чернево-таежные популяции *Pinus sibirica*, морфологически отличные от темнохвойно-таежных. Однако выявленный уровень молекулярно-генетических различий недостаточен для описания соответствующих растений в качестве особого таксона [10, 47]. На Алтае *P. sibirica* тоже присутствует в черневой тайге [8, 9], но его популяции не относятся к реликтовому типу [10].

В Саянах и особенно на Хамар-Дабане чернево-таежная свита обогащается восточносибирскими (*Arsenjevia baicalensis*, *Cortusa sibirica*, *Aegopodium latifolium*, *Shibateranthus sibirica*) и восточносибирско-восточноазиатскими (*Waldsteinia ternata*) видами [13]. Первые два из них, а также *Milium effusum*, *Ribes spicatum*, *Actaea erythrocarpa* и бетиулярные *Geranium albiflorum*, *Cacalia hastata*, *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum*, *Thalictrum minus* s.l., *Anthriscus sylvestris* s.l. из пихтарников проникают и в пойменные тополевики из *Populus suaveolens* и ивняки из *Salix schwerinii*, причем в тополевиках *Arsenjevia baicalensis* доминирует. В пихтарниках могут господствовать также *Diplazium sibiricum* или *Aconitum septentrionale*, а в кедровниках – *Calamagrostis obtusata*. Одновременно изменяется и существенно обедняется набор неморальных реликтов [3, 4, 8, 45].

Для сосновых, березовых (из *Betula pendula*) и смешанных лесов нижнего (подтаежного) высотного пояса гор Южной Сибири характерна примесь *Larix sibirica*. В предгорьях Салаира и Кузнецкого Алатау отмечены и чистые лиственничники. В их травяном ярусе согосподствуют *Calamagrostis obtusata*, *Brachypodium pinnatum* и *Carex macroura*. Бетиулярные *Pleurospermum uralense*, *Thalictrum minus* s.l., *Trollius asiaticus*, *Cimicifuga foetida* входят в число сопутствующих констант. В березняках и лиственничниках обычен *Rosa acicularis*, только в березняках – *Paeconia anomala* [8, 9]. Примесь *Larix sibirica* сохраняется и в сухих среднегорных кедровниках [44].

В сосняках и березняках равнинной подтайги Западно-Сибирской равнины в числе согосподствующих видов травяного яруса *Calamagrostis obtusata* замещается подтаежным *C. arundinacea* при сохранении аналогичной роли *Carex macroura* и *Brachypodium pinnatum*; к ним добавляется также *Pteridium aquilinum* s.l. Доминанты 2-го порядка – бетиулярные *Crepis sibirica* и *Lathyrus gmelinii*. Постоянны *Bupleurum aureum*, *Pleurospermum uralense*, *Heracleum dissectum*, *Trollius asiaticus*, *Lilium pilosiusculum*, *Moehringia lateriflora*, подтаежно-лесостепной *Thalictrum minus* s.str. В подлеске *Caragana arborescens* сочетается с *Rosa acicularis*, отмеченным и в березовых колках лесостепи. На пойменных лугах и в ивняках обычны *Crepis sibirica* и *Thalictrum minus* [3, 9].

В подтайге и лесостепи Зауралья лишь *Ribes spicatum* s.l., *Rosa acicularis*, *Thalictrum minus*, *Lactuca sibirica* и (по долинам рек) *Pleurospermum uralense* обычны вплоть до южной границы березовых колков. Остальные виды не заходят столь далеко на юг. *Abies sibirica*, *Diplazium sibiricum*, *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica* и *Lonicera pallasii* s.l. встречаются только в таежных сосняках и ельниках зеленомошных, а *Actaea erythrocarpa* – в долинных ельниках к северу от 57° с. ш. Южнее известны лишь отдельные находки аконита в березняках. Уже в историческое время из-за рубок и пожаров из сосняков исчезла *Larix sibirica* [14]. *Calamagrostis obtusata*, *Lilium pilosiusculum*, *Moehringia lateriflora*, *Crepis sibirica* приурочены к соснякам и березнякам с сосной, *Calamagrostis langsдорфii* – к сырым ивнякам, *Cacalia hastata* – к берегам ручьев до 56° с. ш. *Viola selkirkii* отмечена в ельниках с осиной и черноольшаниках до широты г. Кургана

(55° 26' с. ш.). *Veratrum lobelianum*, *Urtica sondenii*, *Stellaria bungeana*, *Delphinium elatum* тяготеют к долинным сырым березнякам, *Bistorta major* и *Conioselinum tataricum* – также к пойменным лугам. Южнее эти виды изреживаются и затем исчезают. *Pinus sibirica* и *Angelica decurrens* не найдены южнее Тюменской области, а *Lamium album* становится антропофитом [14].

1.2. В средней и северной тайге равнинной Западной Сибири бетулярные и чернево-таежные виды сосредоточены в долинах рек и ручьев. В приручьевых ельниках и кедровниках таволговых в число доминантов травяного яруса наряду с *Filipendula ulmaria* входят *Veratrum lobelianum* и *Calamagrostis langsdorffii*; последний доминирует также в заболоченных ельниках вейниково-сфагновых. В малом обилии в лесах приручейного типа присутствуют *Cacalia hastata*, *Stellaria bungeana*, *Delphinium elatum*, *Senecio nemorensis*, *Aconitum volubile*.

В пихтарниках высокотравных и травяно-кисличных и производных березняках вейниковых согосподствуют *Calamagrostis langsdorffii* и *Aconitum septentrionale*; обилён *Rosa acicularis*. Постоянны *Atragene sibirica*, *Geranium krylovii*, *Veratrum lobelianum*, *Cacalia hastata*, *Delphinium elatum*, *Senecio nemorensis*, *Stellaria bungeana*, местами *Aconitum volubile*. Реже встречаются *Moehringia lateriflora*, *Actaea erythrocarpa*, *Pleurospermum uralense*.

В кедровниках травяно-кисличных и кустарничково-травяных *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis langsdorffii* присутствуют лишь в умеренном обилии, как и *Atragene sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Cacalia hastata*. Обычны, но не обильны *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Delphinium elatum*, *Heracleum dissectum*. Редки *Diplazium sibiricum*, *Lilium martagon* s.l., *Geranium krylovii*, *Senecio nemorensis*. И в пихтарниках, и в кедровниках отмечены *Calamagrostis obtusata*, *Cardamine macrophylla*, *Crepis sibirica*, подтаежный *Aconitum baicalense*, а в подлеске – *Lonicera pallasii* s.l., *Ribes spicatum* s.l., *Rosa acicularis*, *Swida alba*. В кедровниках брусничных и линнеевых (с *Linnaea borealis*) почти всегда наблюдается примесь *Larix sibirica*. В сосняках грушанковых зеленомошных с согосподством *Vaccinium vitis-idaea* и *Pyrola rotundifolia* встречаются те же сопутствующие виды трав, что и в кедровниках, но реже и в меньшем обилии [8, 48].

В зеленомошных пихтово-кедровых и елово-пихтово-кедровых лесах таежных водоразделов из высокотравья, как правило, присутствуют лишь малообильные *Aconitum septentrionale* и *Milium effusum*, но в подлеске сравнительно обычны *Ribes spicatum* s.l., *Rosa acicularis* и *Lonicera altaica* [8].

В лесотундре юга п-ова Ямал *Larix sibirica*, *Rosa acicularis* и *Lonicera altaica* из зональных таежных ельников переходят в березовые и лиственничные редины речных террас. Бетулярные *Calamagrostis langsdorffii*, *Conioselinum tataricum*, *Moehringia lateriflora*, *Senecio nemorensis*, *Lactuca sibirica*, в тайге обычные в березняках и лиственничниках высокотравных, произрастают в ивняках из *Salix lanata* и *S. glauca* и на разнотравных лугах у подножия склонов коренных берегов Оби. В сообществах обоих типов встречается *Lamium album*, лишь на лугах – *Angelica decurrens*, только в ивняках – *Veratrum lobelianum* и *Ranunculus ponojensis*. Последние два ви-

да – индикаторы повышенного снегонакопления, при котором развиваются ивняки. По ним и по нивальным луговинам эти виды, как и *Calamagrostis langsdoeffii*, достигают северной границы типичных тундр. В то же время *Cardamine macrophylla*, *Geranium krylovii* и *Angelica decurrens* отмечены в долинных моховых ивняках подзоны южных тундр, но не проникают севернее. К прогреваемым разнотравно-кустарничковым тундрам южных склонов тяготеет *Rosa acicularis*. Чернево-таежных видов, в отличие от бетулярных, нет даже в лесотундре [49].

В редкостойных лиственничниках из *Larix gmelinii* и на приречных сырых лугах гор северной части таежной Сибири обычен бетулярный *Hedysarum alpinum*. На Дальнем Востоке он встречается также в долинных ельниках из *Picea obovata* и достигает севера Китая и Кореи [50]. В Западной Сибири по заболоченным лесам и берегам ручьев вид проникает до южной границы подтайги Зауралья, но в этом регионе он редок [14].

1.3. Высотное распределение бетулярных видов на Среднем и в южной части Северного Урала напоминает таковое в горах Южной Сибири. Представители высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Pleurospermum uralense*, *Bistorta major*, *Cirsium heterophyllum* s.l.) согосподствуют на подгольцовых злаково-разнотравных лугах, сочетаясь также с *Aconogonon alpinum*, *Phalaroides arundinacea* и *Calamagrostis langsdoeffii*. Обилён бывает и *C. obtusata*. Реже наблюдаются монодоминантные аконитовые, високовейниковые, горцовые и т.д. луга, отчасти различные по экологическим условиям. В числе видов-спутников – *Paenonia anomala*, *Delphinium elatum* s.l., *Thalictrum kemense*, *Lathyrus gmelinii*, *Angelica decurrens*, *Conioselinum tataricum*, *Valeriana wolgensis*, *Senecio nemorensis*, *Poa sibirica* и *P. insignis*, близ верхней границы пояса – *Elymus mutabilis*, под пологом высокотравья – *Stellaria bungeana* и *Lamium album* вместе с *Asarum europaeum*, *Pulmonaria mollis* и *Ajuga reptans*. Большая часть видов обычна и в березняках из *Betula pubescens* аконитовых и таволговых вдоль ручьев среди луга. Здесь к ним добавляются *Rosa acicularis*, *Cicerbita uralensis* (нередко обильная), *Hieracium* agg. *prenanthoides* (*H. pseudirectum*) и agg. *aestivum* (*H. krylovii*, *H. vischerae*). Однако в крупнопапоротниковых березняках с *Dryopteris expansa* постоянны лишь *Bistorta major* и *Stellaria bungeana*; прочие виды редки или отсутствуют (табл. 1, Приложение 3) [51, 52]. В нижней части пояса в ивняках из *Salix myrsinifolia* встречаются *Urtica sondenii* и *Cerastium davuricum*, а на таволговых лугах – *Cardamine macrophylla*.

На подгольцовых и послелесных лугах Южного Урала список бетулярных видов пополняют *Calamagrostis arundinacea*, *Bupleurum aureum*, *Adephopora liliifolia*. В сообществах почти всех типов обилён *Bistorta major*, находящийся здесь близ своего экологического оптимума [16]. От Северного до Южного Урала он проникает и в тундры гольцового пояса, на Южном вместе с *Aconogonon alpinum*, *Veratrum lobelianum*, *Ranunculus subborealis*, стлаником *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* [12, 52, 53].

Подгольцовые луга могут смыкаться с горно-лесными или (как в верховьях р. Вишеры на Северном Урале) пойменными [51, 53], что способствует

ет расселению видов высокотравья. Одновременно эти виды проникают под полог пихто-ельников книзу от границы леса, а оттуда вдоль водотоков – вглубь горно-лесного пояса. Вдоль лесных ручьев на Среднем Урале развиты пихто-ельники аконитово-вейниковые с согосподством *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis obtusata* и постоянством *C. langsdorffii*, *Diplazium sibiricum*, *Stellaria bungeana*, *Ribes spicatum* s.l., *Valeriana wolgensis*, *Crepis sibirica*. Реже встречаются *Bistorta major*, *Ranunculus subborealis*, *Cacalia hastata*. Отступая от ручьев преобладают пихто-ельники папоротниковые с господством *Dryopteris expansa* при участии *D. filix-mas*, *Athyrium filix-femina* и *Diplazium sibiricum*, где постоянны оба вида *Calamagrostis*, *Aconitum septentrionale* и *Ribes spicatum* s.l. В их приземном подъярусе среди *Oxalis acetosella* обычны *Stellaria bungeana*, *Ajuga reptans*, реже *Asarum europaeum*. На полянах обильны *Aconitum septentrionale* и *Cacalia hastata*; встречается *Aegopodium podagraria*. По своему видовому составу пихто-ельники сходны с обедненными вариантами черневой тайги, что подтверждает гипотезу чернево-таежного рефугиума в плейстоцене Среднего Урала [12, 51]. В пихто-ельниках травяно-сфагновых у подножия склонов обычны *Calamagrostis obtusata* и *Veratrum lobelianum*, а по краю болот – примесь *Pinus sibirica* в древостое (табл. 1, Приложение 3).

В среднегорьях Южного Урала в пихто-ельниках высокотравно-зеленомошных *Dryopteris expansa* и другие папоротники разделяют господство с *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Bistorta major*, *Aconogonon alpinum*. В числе констант – *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica*, *Cacalia hastata*, *Valeriana wolgensis*, *Senecio nemorensis*, *Veratrum lobelianum*, *Cirsium heterophyllum*, *Milium effusum*. Ниже по склону, на богатых почвах сохранились чернево-таежные пихто-ельники с *Tilia cordata* и многовидовым травяным ярусом с сочетанием *Crepis sibirica*, *Aconitum septentrionale*, *Dryopteris expansa* и неморальных *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*. Постоянны *Cerastium pauciflorum*, *Cicerbita uralensis*, *Bupleurum aureum* и другие чернево-таежные и бетулярные виды. *Pleurospermum uralense* и *Lilium martagon* s.l. характерны и для остепненных дубрав южных склонов, а *Carex macroura*, *Hieracium albocostatum* и подрост *Abies sibirica* – для сосняков с *Aegopodium podagraria* при их основании. В сосняках вейниковых (с *Calamagrostis arundinacea*) и вейниково-снытевых по склонам и дну межгорных котловин кроме подраста пихты отмечены *Bupleurum aureum*, *Lathyrus gmelinii*, *Crepis sibirica*, реже *Cerastium pauciflorum* и *Ranunculus subborealis* [11].

В западных низкогорьях Южного Урала в пихто-ельниках широколиственных постоянны, но не обильны *Carex macroura*, *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum minus*, *Pleurospermum uralense*, *Valeriana wolgensis*, *Adenophora liliifolia*, *Cacalia hastata* и другие бетулярные виды, а из чернево-таежных – *Cerastium pauciflorum*, *Stellaria bungeana*, *Atragene sibirica*, *Viola selkirkii*. В дубравах, липняках и ильмовниках наибольшим постоянством среди видов обеих свит отличаются *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Lamium album*, в ряде типов леса также *Stellaria bungeana* и (на тяжелых почвах) *Cacalia hastata* и *Cicerbita uralensis*. В березняках широколиственных аконит

становится одним из доминантов. Бетулярные виды разнообразны и в сосняках вейниковых и снытевых, но здесь постоянны лишь *Aconitum septentrionale* и *Crepis sibirica*. Вместе с тем для пойменных сосняков снытевых характерен урало-сибирский неморальный вид *Carex arnellii* [24], тяготеющий к чернево-таежной свите. На высокотравных лугах доминирует *Crepis sibirica*, а *Bistorta major* обычен на таволговых и одновременно входит в число доминантов остепненных лугов [25].

Виды обеих свит характерны и для пойменных и логовых сероольшаников. Из чернево-таежных видов обычны *Stellaria bungeana* и *Cicerbita uralensis*, из бетулярных – *Aconitum septentrionale*, *Conioselinum tataricum*, *Lamium album*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, в среднегорьях также *Delphinium elatum* и *Lathyrus gmelinii*. Реже встречаются *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Cerastium davuricum* [11, 24] (табл. 3, Приложение 3). По набору видов южноуральские ольшаники близки к черемушникам (из *Padus avium*) Южной Сибири [45].

В нижней части и при основании восточного макросклона Южного Урала светлые сосняки и березняки (из *Betula pendula*) южносибирского типа сочетаются с подтаежными и остепненными лиственничниками из *Larix sibirica* [20]. В числе бетулярных и чернево-таежных реликтов азиатского происхождения в этих лесах отмечены *Cerastium pauciflorum*, *Lathyrus gmelinii*, *Primula cortusoides*, *Saussurea parviflora* [54].

Водоразделы западных предгорий Северного Урала покрыты полидоминантной темнохвойной тайгой западносибирского типа из *Picea obovata*, *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Наиболее обычны кислично-крупнопоротниковые пихто-ельники с *Dryopteris expansa*. Но основная часть бетулярных и чернево-таежных видов сосредоточена в пихто-ельниках аконитовых в пойме и на известняках по склонам долины Верхней Печоры. В них согосподствуют *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis langsdorffii*. Постоянны *C. obtusata*, *Veratrum lobelianum*, *Stellaria bungeana*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Thalictrum kemense*, *Valeriana wolgensis*, *Cacalia hastata*, в подлеске – *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* s.l. В древостое единично присутствует *Pinus sibirica*. В производных березняках и осинниках снижены ПП *Calamagrostis langsdorffii*, постоянство *Veratrum lobelianum* и *Valeriana wolgensis*, но возрастает ПП *Crepis sibirica*. В склоновых пихтарниках и березняках кисличных отмечена *Viola mauritii*, в пихтарниках аконитовых – *V. selkirkii*, а в зеленомошных – *Cypripedium guttatum* и *Saussurea* cf *parviflora*, особенно при залеживании снега на северных склонах. Все эти виды тяготеют к свите *Abies sibirica*. *Larix sibirica* встречается реже, лишь при основании макросклона.

На каменистых шлейфах под известняковыми скалами обильны *Diplazium sibiricum* и *Cortusa altaica*, особенно характерная для входов в гроты. Петрофильная ниша *C. altaica* сходна с таковой в горах Южной Сибири [9, 46], но на Урале вид нередок и в пихто-ельниках аконитовых, замещая отсутствующую здесь *C. sibirica*.

На пойменных лугах согосподствуют *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Calamagrostis langsdorffii* и *Crepis sibirica*; постоянны *Veratrum*

lobelianum, *Stellaria bungeana*, *Conioselinum tataricum*, *Valeriana wolgensis* и проникшая из подгольцового пояса *Alchemilla crassicaulis*. Здесь встречается и *Paeonia anomala*, а на таволговых лугах – *Lamium album* и *Cerastium davuricum*. В ивняках из *Salix dasyclados* и *S. viminalis* доминирует *Calamagrostis langsдорffii*, нередко *Senecio nemorensis*, *Cardamine macrophylla* и *Thalictrum macrophyllum*. На песчаных береговых откосах часто разрастается *Hedysarum alpinum*.

В целом набор бетулярных и чернево-таежных видов на Верхней Печоре достаточно богат, но многие виды, характерные для Среднего и тем более Южного Урала, сюда не доходят. Другие же замещаются близкими видами, например, *Angelica decurrens* – амфиатлантическим *A. archangelica* [13].

В Печорском Предуралье *Larix sibirica* и *Pinus sibirica* постоянны в примеси к *P. sylvestris* в сосняках боровых террас. *Abies sibirica* сопутствует *Picea obovata* в ельниках кисличных в нижней части склонов и высокотравных вдоль ручьев. В них постоянны *Rosa acicularis*, *Atragene sibirica*, в лесах второго типа также *Lonicera pallasii* s.l., *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Cacalia hastata*, *Valeriana wolgensis*, *Stellaria bungeana*, *Pleurospermum uralense* и обильный *Diplazium sibiricum*. Реже встречаются *Ribes spicatum* s.l., *Actaea erythrocarpa*, *Delphinium elatum*, *Cortusa matthioli* s.l. *Veratrum lobelianum* и *Ranunculus subborealis* константны и в заболоченных высокотравно-сфагновых ельниках. Второй по значимости тип сообществ с высоким разнообразием бетулярных и чернево-таежных видов – высокотравные березняки из *Betula pubescens*, где обильны *Calamagrostis langsдорffii* и *Rosa acicularis* и возрастает встречаемость *Conioselinum tataricum* и *Senecio nemorensis*. В аналогичных осинниках господство переходит к *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum* и *Stellaria bungeana*, а в лиственничниках травяно-зеленомошных по кромке береговых обрывов – к *Calamagrostis obtusata*. В приречных сероошляниках обычен *Lactuca sibirica*. Многие бетулярные виды заходят и в пойменные ивняки, но более типичны для лугов. На них, кроме *Calamagrostis langsдорffii*, обилён *Thalictrum kemense*, но редка *Crepis sibirica*. В целом по сравнению с предгорьями набор видов обеднен: нет *Paeonia anomala*, *Cardamine macrophylla*, *Cerastium davuricum*. Однако именно здесь в надпойменном пихтарнике сохранился реликтовый сибирско-восточноазиатский вид *Schizachne callosa* (табл. 1, Приложение 3).

Севернее, в Полярном Предуралье, *Abies sibirica* отсутствует, как и большинство чернево-таежных видов. Не развиваются и сами ельники высокотравные. Рефугиумами бетулярных видов здесь служат высокотравные березняки и пойменные высокотравно-осоковые луга. В сообществах обоих типов обилён *Calamagrostis langsдорffii*, константны *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Aconitum septentrionale*, *Ranunculus subborealis*. Только в березняках обычны *Rosa acicularis*, *Trisetum sibiricum*, встречаются *Delphinium elatum*, *Angelica decurrens*. Только на лугах отмечены *Thalictrum kemense*, *Valeriana wolgensis* и *Senecio nemorensis*. В ельниках зеленомошных постоянен лишь *Rosa acicularis*, а в сфагновых – *Bistorta major* (табл. 1, Приложение 3). В лесотундре *B. major* характерен для условий по-

вышенной нивальности – еловых сфагновых реди, ивняков из *Salix lanata* или (реже) *S. glauca*, травяных ерников (из *Betula nana*), зеленомошных, мелкотравно- и высокотравно-сфагновых ерниковых тундр. В сообществах последнего типа встречается и *Veratrum lobelianum*, тогда как *Calamagrostis langsdorffii* нередок в ивняках и ерниках, но не проникает в тундры [21].

В Большеземельской тундре [55] многие урало-сибирские виды продвигаются далее на запад, чем в более южных регионах Предуралья, но не заходят далеко на север. Виды, отмеченные только в разнотравных ивняках из *Salix phylicifolia* и *S. lanata* в поймах крупных рек, не выходят за пределы лесотундры. Это *Cardamine macrophylla*, *Angelica decurrens*, *Lonicera altaica*, *Atragene sibirica*, *Aconitum septentrionale*, *Lamium album*, *Senecio nemorensis*. Другие бетулярные виды распространены и в подзоне южных тундр. Здесь они встречаются или на лугах южных склонов и в ивняках (*Veratrum lobelianum*, *Thalictrum kemense*, *Conioselinum tataricum*, *Angelica archangelica*, *Geranium krylovii*), или в ивняковых и ерниковых моховых тундрах (*Calamagrostis langsdorffii*, *Rosa acicularis*). Лишь *Bistorta major*, *Delphinium elatum* и *Ranunculus cf. subborealis* произрастают в сообществах всех упомянутых типов. Они проникают и в подзону типичных тундр, но в ней первый приурочен лишь к пойменным лугам, второй – к южным скальным склонам, а *Ranunculus cf. subborealis* вместе с *Veratrum lobelianum* – к нивальным луговинам.

1.4. При переходе с Урала на Русскую равнину наблюдается не столько обеднение видового состава рассматриваемых свит, сколько уменьшение разнообразия сообществ, которые эти виды населяют [3]. В незаболоченных сосняках отмечена лишь примесь *Larix sibirica* (в Предуралье также *Pinus sibirica*) в древостое и *Rosa acicularis* в подлеске, иногда также *Carex macroura* или *Poa sibirica* в травяном ярусе [51, 56, 57]. Лишь в специфичных типах сосняков травяно-зеленомошных на известняках и гипсах появляются *Atragene sibirica* и *Thalictrum kemense* [26]. Для «горных» боров и обнажений по берегам Камы, Чусовой, Косьвы и Вишеры характерны *Conioselinum tataricum*, *Bupleurum aureum*, *Cortusa matthioli* s.l., *Saussurea controversa*, *Viola mauritii*, обильная *Rosa acicularis* [51]. Одновременно с сосняками уменьшается число видов обеих свит в пойменных ивняках из *Salix viminalis* и *S. dasyclados* (табл. 1 и 2, Приложение 3), а в ивняках широколиственно-лесной зоны из *Salix alba* и *S. fragilis* подобные виды отсутствуют вовсе. Нехарактерны они и для мезотрофных и олиготрофных сосняков, ельников и березняков сфагновых, слабо представлены в ельниках зеленомошных и черноольшаниках. Основное число видов сосредоточено в ельниках или пихто-ельниках высоко- и широколиственных, в производных от них березняках и осинниках, в широколиственных лесах, приречных сероольшаниках, на пойменных и суходольных лугах.

На севере и юге лесистой части равнины ценоотические позиции многих видов, прежде всего *Abies sibirica*, различны.

В южно- и подтаежных районах Прикамья и Заволжья, избежавших плейстоценовых оледенений, сохранились бидоминантные пихтово-еловые леса, протянувшиеся узкой полосой от Среднего Урала через Пермский

край, Удмуртию, север Татарстана, Марий Эл и юг Кировской области на запад до Нижегородской области. При районировании европейской части бывшего СССР область развития таких лесов, включая также бассейн Верхней и правобережной Средней Печоры и западный макросклон Северного Урала, была отнесена к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Западносибирской таежной провинции в противовес лежащим западнее и северо-западнее выделам Североевропейской провинции [20]. К сожалению, впоследствии от данной схемы районирования отказались [58], что представляется ошибочным.

Для древостоя подтаежных пихто-ельников характерна примесь *Tilia cordata*, в подлеске – участие *Rosa acicularis*, *Ribes spicatum* s.l., *Lonicera pallasii* s.l. В составе чернево-таежной свиты широко распространенные виды (*Diplazium sibiricum*, *Calamagrostis obtusata*, *Stellaria bungeana*, *Actaea erythrocarpa*, *Viola selkirkii*) сочетаются с региональными индикаторами подтайги (*Schizachne callosa*, *Bupleurum aureum*) и интеграторами чернево-таежной и широколиственно-лесной ценофлор. *Cicerbita uralensis* и *Knautia tatarica* можно в равной мере отнести к чернево-таежным и к неморальным видам [12, 54]. Видимо, то же справедливо и для *Carex arnellii* и *Lilium martagon* s.l. Реже встречаются *Rhizomatopteris sudetica*, *Anemonoides altaica*, *Atragene sibirica*, *Myosotis sylvatica*. Из видов высокотравья обычны *Aconitum septentrionale*, *Pleurospermum uralense*, *Valeriana wolgensis*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*; присутствуют и неморальные *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Galium odoratum* [51, 56, 57]. Подтаежные пихто-ельники высокотравные обычны по склонам увалов, но встречаются и на водоразделах. Видовой состав и экологическое сходство с черневой тайгой Южного Урала побуждают считать их дериватами последней [12, 51]. Это сходство выражено и у южнотаежных пихто-ельников на водоразделах и пологих склонах. В них неморальные виды разделяют господство с *Aconitum septentrionale*, *Diplazium sibiricum* и *Veratrum lobelianum*. Постоянны *Stellaria bungeana*, *Viola selkirkii* [51].

В березняках и осинниках высокотравных обычных *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Valeriana wolgensis*, *Stellaria bungeana*, в подлеске – *Ribes spicatum* s.l. и в поймах – *Swida alba*. Реже встречаются *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* s.l., *Veratrum lobelianum*, *Urtica sondenii*, *Cerastium davuricum*, *Moehringia lateriflora*, *Actaea erythrocarpa*, *Cardamine macrophylla*, *Viola selkirkii*, *Conioselinum tataricum*, *Lamium album*, *Adenophora liliifolia*, *Cacalia hastata*, *Lactuca sibirica*, очень редко – *Calamagrostis langsdorffii*. В остепненных березняках Кунгурской лесостепи нередки *Bupleurum aureum*, *Adenophora liliifolia*, *Lilium pilosiusculum* вместе с *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis obtusata* [51, 56, 57].

В южнотаежных сероольшаниках по Каме и ее притокам часто господствуют *Veratrum lobelianum* и *Aconitum septentrionale*. Постоянны *Lonicera pallasii* s.l., *Atragene sibirica*, *Crepis sibirica*, редки *Paeonia anomala* и *Actaea erythrocarpa*. В аналогичных сообществах подтайги обычны *Cerastium davuricum* (также в крупнотравяных пойменных ивняках) и *Lamium album*, в обеих подзонах – *Ribes spicatum* s.l., *Cacalia hastata*, *Delphinium*

elatum [51, 56]. О значимой роли высокотравья в «мезофильных сероольшаниках богатых почв» на востоке Европейской России, особенно в Башкирии [24] и Пермском крае [51], писал еще А.А. Ниценко [59]. Однако уже в Удмуртии [56] позиции ряда видов меняются. *Lamium album* произрастает не только в поймах, но и на нарушенных экотопах. Западнее вид известен лишь как антропофит, вновь появляясь в поймах только на Кавказе. Отчасти переходит на сорные места и *Lactuca sibirica*. В сероольшаниках Марий Эл [57] обычны *Aconitum septentrionale*, *Cicerbita uralensis*, *Valeriana wolgensis* (также в ивняках), *Cacalia hastata*, в подлеске – *Ribes spicatum* s.l. и *Swida alba*, как в березняках. Редки *Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum*, *Stellaria bungeana* (в ивняках – аналогично).

На влажноразнотравных лугах с господством *Trollius europaeus* при основании склонов увалов в равнинной части Пермского края обычны *Cirsium heterophyllum*, *Veratrum lobelianum*, *Thalictrum minus* и виды рода *Alchemilla*, в том числе уральская *A. leiophylla*, а на пойменных лугах в северной (среднетаежной) части края – *Conioselinum tataricum* и *Valeriana wolgensis*. Южнее после строительства Камского и Воткинского водохранилищ пойменные луга затоплены, и последние два вида, а также *Delphinium elatum* встречаются по опушкам пойменных лесов [51]. Такая же приуроченность этих видов наблюдается и в Удмуртии, но здесь их постоянство ниже, чем в Пермском крае. Собственно на пойменных лугах Удмуртии сравнительно постоянны лишь *Veratrum lobelianum*, на Средней Каме – *Adenophora liliifolia*, а в северной части республики – *Bistorta major*. *Stellaria bungeana* и *Cerastium davuricum* заходят на луга скорее случайно, а *Ranunculus ponojensis* и *R. monophyllus* s.str. представлены лишь единичными местонахождениями [56]. В южной части Удмуртии *Bistorta major* произрастает лишь в мезотрофных сфагновых сосняках. К таким сообществам здесь приурочены и *Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, *Cirsium heterophyllum*. На болоте, облесенном елью, в нетипичном для этого вида местообитании найдена *Saussurea parviflora*, а в заболоченном березняке – *Hedysarum alpinum*. На суходольных лугах иногда встречается *Alchemilla lindbergiana*, по сухим опушкам – *Hieracium krylovii*, а на лесных полянах – *Bupleurum aureum*, *Crepis sibirica* и практически исчезнувший за последние 50 лет *Primula macrocalyx* [56]. На пойменных лугах Марий Эл вновь повсеместны *Bistorta major*, *Thalictrum minus* и *Valeriana wolgensis*. Реже встречаются *Delphinium elatum*, *Conioselinum tataricum*, *Adenophora liliifolia* и особенно *Veratrum lobelianum*, у которой вдобавок полностью утрачивается лесная ниша. На суходольных лугах к *Alchemilla lindbergiana* вновь, как и в Пермском крае, добавляется *A. leiophylla*; отмечен *Poa sibirica*. На лесных полянах обычен *Cirsium heterophyllum*, встречается *Bupleurum aureum* [57].

Липнякам юга Пермского края с примесью *Picea obovata*, *Abies sibirica* и участием в древостое *Ulmus glabra*, *Acer platanoides* и *Quercus robur* свойственны *Aconitum septentrionale* и *Pleurospermum uralense* вместе с *Knautia tatarica*, *Bupleurum aureum*, *Paeonia anomala*. Последние два вида характерны и для дубрав на вершинах и южных склонах увалов. В клено-

вых лесах из *Acer platanoides* с примесью *Abies sibirica* отмечено сочетание *Knautia tatarica* и *Bupleurum aureum* с *Delphinium elatum* [51]. В липняках Марий Эл [57] обычны *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum aureum*, *Cacalia hastata*, *Moehringia lateriflora*, *Myosotis sylvatica*, в подлеске – *Ribes spicatum*. Редки *Carex arnellii*, *Lilium martagon* s.l., *Conioselinum tataricum*, *Adenophora liliifolia*.

Южнее, в подзоне луговых степей Заволжья, ни один из видов обеих свит не доминирует и не верен какому-либо из типов сообществ. Однако видовое богатство свит все еще велико, особенно в дубравах и липняках. В лесах обеих формаций отмечены *Cicerbita uralensis*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum aureum*, *Lilium martagon* s.l., только в дубравах – *Delphinium* cf. *elatum*, *Pleurospermum uralense*, *Adenophora liliifolia*, только в липняках – *Diplazium sibiricum*, *Anemonoides altaica*, а также *Carex arnellii* и *Knautia tatarica*, найденные и в кленовых лесах. Только в последних отмечена *Ribes spicatum*. В лесах всех трех формаций встречаются *Aconitum septentrionale*, *Moehringia lateriflora* и *Milium effusum*. Большинство видов, нередких в дубравах и липняках, произрастает и в травяных березняках из *Betula pendula* (где добавляются *Cacalia hastata*, в пределах ареала ели – *Rosa acicularis*, а в короткокожковых березняках – *Carex macroura*) и на суходольных лугах. На последних вдобавок отмечены *Thalictrum minus*, *T.* cf. *kemense* и *Bistorta major*. Здесь больше бетулярных видов, чем на пойменных лугах, где, кроме обоих видов *Thalictrum*, найдены лишь *Calamagrostis langsдорffii*, *Conioselinum tataricum* и *Adenophora liliifolia*. По берегам водоемов к последним добавляются *Valeriana wolgensis*, *Lactuca sibirica* и *Veratrum lobelianum*, отмеченная также в серооольшаниках (вместе с *Cacalia hastata*) и чернооольшаниках снытево-крапивных с *Urtica dioica* s.str. [60]. Здесь наблюдается первый этап расхождения видов бетулярной свиты близ южных пределов их ареалов, когда *Calamagrostis langsдорffii*, *Veratrum lobelianum* и *Conioselinum tataricum* оказываются приурочены к сообществам иных типов, чем остальные виды высокотравья.

В луговых степях Пензенской области [61] и широколиственных лесах Мордовии (табл. 3, Приложение 3) [62] свиты обедняются, но оставшиеся виды могут быть постоянны и даже доминировать. Так, в травянистых понижениях среди степи обильны *Veratrum lobelianum* и *Bistorta major*; последний вид встречается и под пологом осиновых «кустов» [16, 63]. В Мордовском заповеднике *Veratrum lobelianum* отмечена на остепненных лугах высокой поймы. *Aconitum septentrionale* и *Crepis sibirica* в Мордовии обычны в дубравах и липняках снытевых (в заповеднике первый вид изредка, второй редко) и в сырых ельниках. В числе спутников в дубравах отмечены *Carex arnellii*, *Lilium martagon* s.l., *Bupleurum aureum*, в ельниках – *Diplazium sibiricum*, *Cypripedium guttatum*, *Ribes spicatum*, *Viola selkirkii*. В Пензенской области в дубравах добавляется *Anemonoides altaica*, а *Ribes spicatum* и *Viola selkirkii* переходят в сырые березняки, где встречаются также *Veratrum lobelianum*, *Trisetum sibiricum*, *Conioselinum tataricum*. В березняках среднего увлажнения представлены *Pleurospermum uralense*, *Bupleurum aureum*, *Cypripedium guttatum*, *Lilium pilosiusculum*, *Moehringia*

lateriflora, *Aconitum septentrionale*, *Rosa acicularis*, *Primula macrocalyx*. Последние пять видов найдены и на суходольных лугах, где к ним добавляются *Crepis sibirica*, *Thalictrum minus*, *Bistorta major*, *Alchemilla hians*, *A. leiophylla*, *A. lindbergiana*, *Valeriana wolgensis*, *Adenophora liliifolia*. В Мордовии суходольные луга беднее бетулярными видами. Зато в черноольшаниках нередок *Aconitum septentrionale*; ему иногда сопутствует *Viola selkirkii*, а в пойменные ивняки заходит *Conioselinum tataricum*.

Севернее и западнее обеднение обеих свит продолжается. Так, в Керженском заповеднике представлены только *Aconitum septentrionale* и *Viola selkirkii* в липняках и ельниках с липой на выходах карбонатных пород по долине р. Керженец и *Conioselinum tataricum* в ивняках. Для окружающего флювиогляциального ландшафта типичны сосновые боры, где этих видов нет совсем [64]. Почти все бетулярные виды флоры заповедника «Калужские засеки» (*Thalictrum minus*, *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*) найдены на лугах, и лишь *Conioselinum tataricum* – в липняках (табл. 3, Приложение 3). Чернево-таежные виды представлены изолятами *Diplazium sibiricum* и *Cortusa matthioli* на выходах известняков в средней полосе Европейской России [13]. *Aconitum septentrionale* замещается восточноевропейским неморальным *A. lasiostomum*. Однако в луговых степях Курской области вновь появляется *Bistorta major*, приуроченный уже не к низинам, а к северным степным склонам [16].

1.6. К северу от Заволжья, в ельниках средней тайги бассейна Северной Двины и левобережья Средней Печоры (табл. 1, Приложение 3), *Abies sibirica* растет в примеси к *Picea obovata* или *P. × fennica*. Лишь на юге и юго-востоке Архангельской области вдоль рек и ручьев встречаются массивы пихто-ельников кисличных или аконитовых. В северной тайге пихта малообильна или отсутствует. *Pinus sibirica* еще в конце XVIII в. был распространен на запад до верховьев Мезени и нижнего течения Вычегды, сопровождая ель в лесах зеленомошных и сфагновых типов. К началу XX в. в результате выборочных рубок сохранились лишь островные местонахождения кедра, разделенные сотнями километров [65]. Ареал *Larix sibirica* в регионе дизъюнктивен и считается реликтовым. Лиственничники развиты по высоким берегам рек и на обнажениях известняков и гипсов. Кроме того, лиственница сопутствует сосне или ели в лесах зеленомошной и травяно-зеленомошной групп типов, чаще в северной тайге [26]. Бетулярные и особенно чернево-таежные виды травяного яруса не так разнообразны, как в пихто-ельниках подтайги, но многие из них постоянны и обильны. В ельниках приручейных могут доминировать *Aconitum septentrionale* и/или *Diplazium sibiricum*, в мезоэвтрофных травяно-сфагновых – *Calamagrostis langsdorffii*. В числе доминантов 2-го порядка – *Atragene sibirica*, *Geranium sylvaticum* и *G. krylovii*, реже *Calamagrostis obtusata* или (в бассейне Печоры) *Veratrum lobelianum* и *Bistorta major*. Постоянны *Thalictrum kemense*, *Stellaria bungeana*, *Ranunculus subborealis*, *Valeriana wolgensis*, в подлеске – *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* s.l., *Ribes spicatum* s.l. В пойменных лесах обычны также *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, в средней тайге северо-запада Пермского края – *Urtica sondenii*

[51]. Реже встречаются *Actaea erythrocarpa*, *Delphinium elatum*, *Cortusa matthioli* s.l., *Conioselinum tataricum*, *Rhizomatopteris sudetica*; на известняках и гипсах появляются *Crepis sibirica* и *Pleurospermum uralense*. В аконитовых пихто-ельниках по р. Лупье (юго-восток Архангельской области) дважды найдена обильная *Schizachne callosa*, которой сопутствовал *Elymus mutabilis*.

Во вторичных березняках из *Betula pubescens* с пихтой высокотравных могут господствовать *Calamagrostis langsдорffii* или *Aconitum septentrionale*, иногда в сочетании со *Stellaria bungeana* или *S. nemorum*. Ближе к Печоре в число доминантов входит *Bistorta major*. Постоянны *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* s.l., *Atragene sibirica*, *Thalictrum kemense*, *Veratrum lobelianum*, в отдельных регионах – *Calamagrostis obtusata* или *Ranunculus subborealis*. По сравнению с ельниками, повышается постоянство *Delphinium elatum* и *Crepis sibirica*, но исчезает *Diplazium sibiricum*. В березняках аконитовых в пойме р. Кулой отмечена *Moehringia lateriflora*.

Atragene sibirica, *Thalictrum kemense* и *Crepis sibirica* постоянны в лиственничниках с согосподством *Vaccinium vitis-idaea* и *Rubus saxatilis* на склонах пинежских карстовых логов. Нередок и *Paeonia anomala*, найдены *Viola mauritii* и *Hedysarum alpinum* (последний вид также на щебнистых осыпях). В лиственничниках у подножия склонов доминирует *Aconitum septentrionale* [26].

Лишь изредка и в малом обилии, много реже, чем в Предуралье и Заволжье, бетулярные и чернево-таежные виды встречаются в пойменных ивняках (*Valeriana wolgensis*, *Conioselinum tataricum*, *Thalictrum macrophyllum*) и сероольшаниках (*Rosa acicularis*, *Ribes spicatum* s.l., *Cacalia hastata*, *Pleurospermum uralense*, *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum kemense*, *Veratrum lobelianum*). При этом бетулярные виды по-прежнему доминируют на пойменных лугах. Помимо последних трех видов это *Calamagrostis langsдорffii*, на Средней Печоре также *Pleurospermum uralense*. Нередко на лугах обилён и *Rosa acicularis*. Постоянны *Bistorta major* и *Crepis sibirica*.

В южной тайге Кировской области [66] в высокотравных ельниках по-прежнему согосподствуют *Aconitum septentrionale* и *Diplazium sibiricum*, обычны *Cacalia hastata* и *Atragene sibirica*. Однако многие сопутствующие виды изреживаются и снижают обилие (*Calamagrostis langsдорffii*, *Thalictrum kemense*, *Ranunculus subborealis*, *Crepis sibirica*) либо полностью исчезают. Сходная картина наблюдается и во всех типах сообществ Костромской области. Здесь в числе постоянных спутников *Abies sibirica* и *Aconitum septentrionale* в ельниках остается лишь *Ribes spicatum*, в березняках также *Atragene sibirica* (табл. 2, Приложение 3). При этом здесь еще не появляются заволжско-уральские чернево-таежные виды, и южная тайга Заволжья для рассматриваемых свит оказывается своеобразным «поясом флористической бедности» между средней тайгой и подтайгой.

На севере Двино-Печорского региона, в Малоземельской и Тиманской тундрах [67] *Ranunculus subborealis* замещается гипоарктическим *R. glabriusculus*, а *Bistorta major* – *B. elliptica*, проникающим в различные типы южных тундр. Как и в иных долготных секторах тундровой зоны, бетулярные виды сосредоточены в травяных ивняках (из *Salix phylicifolia* и

S. lanata), березовых (из *Betula czerepanovii*) криволесьях и еловых реди-
нах, на влажноразнотравных лугах. В ивняках и криволесьях доминируют
Calamagrostis langsdorffii и *Ranunculus glabriusculus*, на лугах – только вто-
рой вид. Всюду постоянны *Trisetum sibiricum* и *Thalictrum kemense*, захо-
дящие и на пойменные луга с *Bromopsis inermis*, второй вид также на пу-
стоши с *Festuca ovina* s.l. Реже встречаются *Delphinium elatum* и *Veratrum*
lobelianum. Только на лугах обычен *Conioselinum tataricum* s.l., только в
еловых редианах – *Atragene sibirica*, *Ribes hispidulum* и *Rosa acicularis*, так-
же в криволесьях – *Lonicera pallasii* s.l., *Aconitum septentrionale*, *Stellaria*
bungeana. В ивняках найдены редкие в регионе *Cortusa matthioli* и *Lactuca*
sibirica. В лиственничных редколесьях нет ни одного бетулярного вида,
кроме самой *Larix sibirica*. В ерниковых зеленомошных тундрах постоянна
Veratrum lobelianum. В устье Печоры на береговых обрывах обилен *Hedy-*
sarum alpinum.

В типичных тундрах Ненецкого заповедника в приручьевых моховых
ивняках из *Salix glauca* и *S. lanata* отмечена *Veratrum lobelianum*, а в пой-
менных травяных – *Calamagrostis langsdorffii*, *Delphinium elatum*, *Lamium*
album, *Thalictrum kemense*, *Valeriana wolgensis* [68]. Но на п-ове Канин
лишь *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major*, *Ranunculus subborealis* и *Coni-*
oselinum tataricum встречаются в кустарниковых и луговинных южных
тундрах, а *Thalictrum kemense* – в тундровых ивняках. Прочие виды при-
урочены к еловым и лиственничным редианам (*Atragene sibirica*), ивнякам и
высокотравным лугам (*Aconitum septentrionale*, *Pleurospermum uralense*,
Lonicera pallasii s.l., *Valeriana wolgensis*, *Senecio nemorensis*, *Crepis sibirica*)
в пределах лесотундры [69].

1.7. На западе Архангельской и Вологодской областей (здесь и до конца
раздела 1 табл. 1, 2, Приложение 3) в ельниках и производных от них осин-
никах аконитовых из рассматриваемых видов, кроме доминирующего *Aco-*
nitum septentrionale, постоянны лишь *Atragene sibirica*, *Rosa acicularis* и
Ribes spicatum. Изредка, в основном в осинниках и сероолшаниках, попа-
дается *Viola selkirkii*, очень редко, только в Архангельской области, – *Ac-*
taea erythrocarpa, *Calamagrostis langsdorffii*, *Diplazium sibiricum* и *Ranunculus*
subborealis. Виды агрегата *R. monophyllus* отмечены по опушкам березня-
ков. В целом, однако, березняки уступают роль рефугиумов бетулярных
видов осинникам. Это связано с прошлым вовлечением лесных массивов
в кругооборот подсечно-огневого, а затем и пахотного земледелия, что
привело к уплотнению, утяжелению и обогащению почв. *Crepis sibirica*
встречается на лугах вдоль рек и озер среди *Aconitum septentrionale* или
Brachypodium pinnatum. Северо-восточнее, близ г. Плесеца, она обычна и
в ельниках аконитово-коротконожковых на известняках, иногда вместе
с *Thalictrum kemense*. *Bistorta major* отмечен на лугах и в сфагновых ельни-
ках с ключевым подтоком, но чаще сопровождает *Menyanthes trifoliata*
в ключевых сосняках. По берегам рек и озер в Архангельской области ино-
гда встречаются лиственничники. Крайняя юго-западная точка ареала *Larix*
sibirica отмечена на северо-западе Вологодской области [26]. К приречным
сероолшаникам и ивнякам приурочено большинство находок *Lactuca*

sibirica. Прочие виды, включая и *Abies sibirica*, останавливаются восточнее, в бассейне Северной Двины.

В средней тайге Карелии тоже нередки аконитовые ельники и осинники, но в них *Aconitum septentrionale* разделяет господство с *Aegopodium podagraria* и *Convallaria majalis*. В числе немногих сопровождающих его чернево-таежных видов изредка встречаются *Actaea erythrocarpa*, *Viola selkirkii* и *Diplazium sibiricum*, как и на западе Архангельской области. *Ribes spicatum* наиболее характерна для осинников, *Lonicera pallasii* s.l. – также для мезозвтрофных сфагновых ельников. У *Rosa acicularis* более широкий ценоспектр, он встречается в лесах многих типов и формаций. *Lactuca sibirica* найден в приречных осинниках и на таволговых лугах, а *Conioselinum tataricum* – в сероольшаниках. *Bistorta major* редок на лугах, чаще встречаясь в заболоченных ельниках с ключевым подтоком. *Atragene sibirica* очень редок и расселяется вдоль рек независимо от других видов своей свиты. *Larix sibirica* и *Delphinium elatum* известны лишь к востоку от Онежского озера [70].

В Ленинградской области аконитовые ельники и осинники распространены лишь у ее восточных границ, но *Aconitum septentrionale* встречается и западнее, в том числе на северо-востоке Карельского перешейка [1]. *Lactuca sibirica* и *Ribes spicatum* отмечены вдоль северного берега Финского залива – первый вид в приморских черноольшаниках и куртинах *Salix acutifolia*, второй в сероольшаниках вдоль рек, впадающих в залив, и в приручейных крупнопоротниковых ельниках литориновой террасы.

На Валдае *Aconitum septentrionale*, *Ribes spicatum* и *Viola selkirkii* более характерны для осинников и особенно сероольшаников по залежи, чем для ельников. Вместе с тем на пойменных лугах вместе с *Bistorta major* вновь доминирует *Calamagrostis langsdoeffii*, а в дубравах с елью найдена *Lilium martagon* s.l. В подтайге Центрально-Лесного заповедника опять появляются аконитовые ельники, но *Aconitum septentrionale* в них сопровождают не бегулярные, а неморальные виды, прежде всего *Mercurialis perennis*. В малом обилии *Aconitum septentrionale* и (редко) *Ribes spicatum* проникают и в ельники сложные (лещиновые и особенно ильмовые) – восточноевропейский аналог черневой тайги [8] с позиций типологии В.Н. Сукачева [38].

1.8. В Северной Карелии и Мурманской области континентальные бегулярные виды тяготеют к берегам морей, как *Aconitum septentrionale* в березняках по Терскому, а *Thalictrum kemense* – по Карельскому берегу Белого моря. *Veratrum lobelianum* встречается не только в приручейных березняках из *Betula pubescens* s.l. и на суходольных лугах Карельского берега, но и на влажноразнотравных лугах вдоль Мурманского побережья Баренцева моря [70] вплоть до Финнмарка. Лишь в последнем регионе на зарастающих песчаных дюнах отмечен и *Thalictrum kemense* [13, 71]. *Conioselinum tataricum* s.l. постоянен на супралиторальных луговинах из *Leymus arenarius* по берегам морей, изредка заходит также на тонкополевищевые (из *Agrostis tenuis*), красноовсянищевые (из *Festuca rubra* s.l.) и иные приморские луга. Вдали от моря в скальных приручейных ельниках Северной Карелии, Финляндии и Швеции [13] изредка встречается *Actaea erythrocarpa*. В ма-

териковых приручейных ельниках запада Мурманской области отмечен лишь *Ranunculus ponojensis*. Единичная находка *Larix sibirica* известна из тундровой восточной части Кольского п-ова [26].

После разрыва в ареале *Aconitum septentrionale* вновь появляется в горах Норвегии, входя в число доминантов в высокотравных и крупнопоротниковых ельниках и березняках, сероольшаниках, подгольцовых еловых редилах, на высокотравных лугах и нивальных луговинах. В лесах его сопровождает *Viola selkirkii*, распространенная по всей Фенноскандии, кроме севера. В ельниках и березняках отмечены также *Ribes spicatum* и *Rosa acicularis* (юг Финляндии и Швеции), *Urtica sondenii* (вся Финляндия и Швеция, горы Норвегии), *Diplazium sibiricum* (Восточная Финляндия, Финнмарк, изолят в горной Норвегии). Только из норвежских изолятов здесь известен *Rhizomatopteris sudetica* [13, 71]. Считалось, что также распространен *Atragene sibirica* [1, 2], но он был найден и в Финляндии, в том числе вдоль Ботнического залива. *Lactuca sibirica* встречается на западе Финляндии, севере Швеции и в материковой Норвегии в сырых пойменных лесах и на высокотравных лугах [13, 71].

Conioselinum tataricum, *Crepis sibirica* и *Lactuca sibirica* отмечены вдоль берега моря в Эстонии и Латвии, *Calamagrostis langsdoeffii* также на о-ве Готланд. Южнее первый вид, *Bistorta major*, *Delphinium elatum* и *Cortusa matthioli* встречаются в горах Средней Европы, *Crepis sibirica* и *Rhizomatopteris sudetica* также на Кавказе [1, 13]. В целом, однако, среди бетулярных видов Средней Европы преобладают широко распространенные, нейтральные в отношении континентальности (*Milium effusum*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria* s.l., *Angelica sylvestris*, *Cirsium heterophyllum*), а также европейские и европейско-кавказские (*Adenostyles alliariae*, *Prenanthes purpurea*). *Atragene sibirica* замещается на *A. alpina*, *Pleurospermum uralense* – на *P. austriacum*, *Bupleurum aureum* – на *B. longifolium*, *Cimicifuga foetida* – на *C. europaea*, *Senecio nemorensis* – на *S. jacquinianus* и *S. ovatus*, *Lonicera pallasii* – на *L. baltica*, *Larix sibirica* – на *L. decidua* и *L. × polonica*, *Pinus sibirica* – на *P. cembra* [5, 7, 13, 43, 72].

Таким образом, постоянство и ПП бетулярных и чернево-таежных видов в таежной зоне Европейской России наиболее высоки в высокотравных ельниках и пихто-ельниках и в производных от них березняках или осинниках, а также на пойменных лугах. Рефугиумами видов служат обнажения карбонатных пород. На южных пределах ареалов многие виды переходят под полог широколиственных лесов. В тундровой зоне бетулярные виды тяготеют к ивнякам, развитым в условиях повышенной нивальности, чернево-таежные – останавливаются на ее границе.

2. Влияние климатических и топоэдафических факторов на ценоотические позиции видов

2.1. Континентальность модельных видов подтверждена не только простиранием их ареалов, но и статистически значимыми зависимостями ПП этих видов от К (здесь и до конца раздела табл. 1, Приложение 4).

Самые сильные связи ($r_s = 0,7-0,9$) отмечены для *Calamagrostis langsdorffii*, *Stellaria bungeana*, *Valeriana wolgensis*, *Cacalia hastata*, *Senecio nemorensis*, *Crepis sibirica* в ряду ельников и широколиственных лесов на богатых почвах, *Pleurospermum uralense* в высокотравных осинниках и *Veratrum lobelianum* на таволговых лугах. Большинство оставшихся видов демонстрирует зависимости средней силы ($r_s = 0,5-0,6$). В лесах обогащенного ряда это *Diplazium sibiricum*, *Abies sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Bistorta major*, *Delphinium elatum*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Thalictrum kemense*, *Cardamine macrophylla*, *Lathyrus gmelinii*, *Lamium album*, *Lonicera pallasii* s.l., *Cicerbita uralensis*, в березняках высокотравных также *Conioselinum tataricum*, а на таволговых лугах – эндемик Урала *Poa insignis*. Лишь слабые связи ($r_s = 0,4$) подтверждаются у *Aconitum septentrionale* в березняках, хотя в другой выборке, включавшей тундровые, северо- и среднетаежные сообщества [17], этот же вид проявлял сильные зависимости ПП от **К** в лесах обогащенного ряда и связи умеренной силы – в ивняках из *Salix phylicifolia*. Видимо, это означает, что в южной части ареала имели место более древние волны расселения вида, чем на севере, в результате чего он и занял столь обширную территорию.

Только в качестве тенденции (уровень значимости $\alpha = 0,10$) подтверждена континентальность *Pinus sibirica*, что связано с антропогенной редукцией ареала (см. выше). То же справедливо для видов, в Европейской России повсеместно редких (*Rhizomatopteris sudetica*, *Lilium martagon* s.l., *Paeonia anomala*, *Cortusa matthioli* s.l.) или находящихся на краю ареала (*Cerastium pauciflorum*, *Angelica decurrens*, также *Carex arnellii*, *C. macroura*, *Saussurea parviflora*). Однако в эту же группу попадают и *Urtica sondenii*, *Lactuca sibirica*, *Actaea erythrocarpa*, *Rosa acicularis*, *Ribes spicatum* s.l. Последним трем видам, как и *Aconitum septentrionale*, свойственны ареалы большей долготной протяженности, чем у видов, континентальность которых выражена сильнее. Это предполагает наличие у этих видов нескольких миграционных волн и/или большую древность последних.

Не подтвердилась зависимость ПП от **К** у *Larix sibirica*, *Viola mauritii* и *V. selkirkii*. Современный ареал *Larix sibirica* в Европе обусловлен теплообеспеченностью, эдафическими факторами, но не континентальностью [26]. Находок второго вида слишком мало. Третий, видимо, подчиняется тем же закономерностям, что и *Aconitum septentrionale*, судя по их сопряженности на западных пределах распространения. Нейтральность в отношении **К** выявлена и у *Cinna latifolia*, в Центральном-Лесном заповеднике столь постоянной в ельниках аконитовых, что встает вопрос об ее вовлеченности в ту же свиту, что и *Aconitum septentrionale* [1, 2]. Как чернотаежный вид она охарактеризована и Р.В. Камелиным [12], однако по распространению и ценотической приуроченности в Сибири ближе к неморальным [46]. Возможно, *Cinna latifolia* с ее почти циркумполярным ареалом (как, впрочем, и у *Viola selkirkii*) относится к более древнему (тургайскому) элементу флоры, чем *Aconitum septentrionale*.

2.2. Многие евросибирские бетулярные виды обычны в средней тайге, но изреживаются в южной (см. выше), в результате чего наблюдаются не-

гативные связи их ПП с GDD как мерой теплообеспеченности вегетации. Сильные зависимости такого рода подтверждены для *Veratrum lobelianum* и *Rosa acicularis* в ряду на обогащенных почвах, *Lonicera pallasii* s.l. в борах, *Calamagrostis langsdorffii* в березняках и осинниках, *Aconitum septentrionale* и *Valeriana wolgensis* на влажноразнотравных лугах. Аналогичные связи средней силы значимы для *Larix sibirica*, *Bistorta major*, *Actaea erythrocarpa*, *Atragene sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *Thalictrum kemense*, *Conioselinum tataricum* и *Lactuca sibirica* в ряду на обогащенных почвах, *Pinus sibirica* в борах, *Paeonia anomala* и *Delphinium elatum* на таволговых лугах. У *Diplazium sibiricum* и *Senecio nemorensis* отмечены лишь слабые связи, у *Abies sibirica*, *Urtica sondenii*, *Ribes spicatum* s.l., *Cortusa matthioli* s.l., *Saussurea parviflora* – связи на уровне тенденций. С этим контрастируют позитивные связи ПП с GDD у *Ribes spicatum* s.l. и *Aconitum septentrionale* в плакорном ряду, что предполагает расселение последнего вида с юга на север на каком-то из исторических этапов. В случае *Ribes spicatum* s.l. картина сложнее из-за частичного взаимопоглощения родственных *R. spicatum* и *R. glabellum* в северной тайге с образованием гибридной *R. × scandicum*.

Двудольное высокотравье неустойчиво к заморозкам и прерывает вегетацию раньше злаков и даже неморальных двудольных типа *Aegopodium podagraria* [4, 52]. Но при низких положительных температурах бетиулярные виды успешно вегетируют, притом выносят их резкие перепады – в достаточной мере, чтобы при повышенной влажности, свойственной подгольцовому поясу, успешно конкурировать с древесными видами [53]. Вдобавок высокотравье не страдает от снеголома, тормозящего развитие подроста хвойных деревьев в горах. В очерке ботанической географии Северной Европы как *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*, так и *Actaea erythrocarpa*, *Delphinium elatum* и *Lactuca sibirica* отнесены к сибирскому бореальному субэлементу, а *Diplazium sibiricum* и *Aconitum septentrionale* – к скандинавскому бореальному. Ареалы видов первого субэлемента ограничены изотермами средних температур воздуха самого холодного месяца от –6 до –12°C, второго – от –3 до –9°C [73]. Поэтому нельзя считать упомянутые выше корреляции ПП видов и GDD ложными, обусловленными лишь историей расселения видов. Отчасти они объясняются и их экологией.

На северных пределах ареалов некоторые бетиулярные виды выступают как гипоаркто-бореальные, в равной мере обычные и обильные и в крайне-северной тайге, и в подзоне южных тундр. Таковы *Geranium sylvaticum* и *G. krylovii*, *Cardamine macrophylla*, *Angelica archangelica*, но не *Aconitum septentrionale* [17].

Южносибирским и уральским массивам черневой тайги свойственны значительные (сравнительно с зональной тайгой) суммы эффективных температур (GDD=(730) 1200–1800°C), более высокие среднегодовые температуры воздуха (от –0,2 до 2°C), непромерзающие почвы [4, 8, 10, 40]. Чернево-таежные виды ожидаемо теплолюбивее бетиулярных, что подтверждается отсутствием большинства из них в тундрах и выше границы леса.

2.3. И подгольцовые луга, и черневая тайга развиваются в ультрагумидном климате наветренных склонов гор. Им свойственны большое (800–

1500 мм/год) количество осадков, высокая влажность воздуха и мощный снежный покров зимой [4, 8, 10, 52, 53]. Это объясняет тяготение видов обеих свит к местообитаниям с повышенным снегонакоплением, будь то долины рек и ручьев, основания склонов и карстовые лога в зоне тайги или (в случае бетулярного высокотравья) тундровые ивняки и нивальные луговины. Аккумуляция и последующее сезонное таяние снега усиливают отложение склонового делювия и ускоряют обогащение почвы элементами минерального питания. Вдоль водотоков этому способствуют и аллювиальные процессы.

Если океанические и субокеанические виды расселяются на восток, тяготея к кислым опесчаненным или торфянистым почвам [74], то континентальные бетулярные и чернево-таежные предпочитают богатые слабокислые или близкие к нейтральным почвы утяжеленного гранулометрического состава от бурых лесных [10] до горно-луговых [53]. Маломощные почвы на элювии коренных пород под нагорными пихтарниками и кедровниками южных склонов гор Сибири тоже отличаются богатством и глубоким протаиванием [8, 44]. Согласно фитоиндикационным шкалам Л.Г. Раменского [75] для средней полосы Европейской России и И.А. Цаценкина [76] для таежной зоны Сибири, рассматриваемые виды в основном относятся к мезоэвтрофным мезофитам или гигромезофитам. Многие из них являются факультативными нитрофилами [26], и тяготение *Aconitum septentrionale* к сероольшаникам во многом обусловлено азотфиксирующими симбионтами на корнях *Alnus incana*. Кальций-толерантные виды, подобные *Larix sibirica* и *Diplazium sibiricum*, закономерно сочетаются с кальцефитами типа *Delphinium elatum* и *Cortusa matthioli*. И те, и другие на западных границах ареалов удерживаются на обнажениях известняков. Интенсивность выщелачивания почвы пропорциональна количеству осадков, то есть зависит от близости к морю. Поэтому среди континентальных видов всегда преобладают факультативные кальцефиты, а среди океанических – ацидофиты [77].

3. Расселение бетулярных и чернево-таежных видов и формирование сообществ с их участием

3.1. Согласно Ю.Д. Клеопову [5], бетулярный флороэлемент сформировался либо севернее и северо-восточнее тургайского (прабореального), в более высоких широтах Сибири и тихоокеанской Северной Америки, либо в вышележащих горных поясах. В верхнем плиоцене бетулярные виды (вместе с березняками и лиственничниками, в состав которых они входили) проникли из Сибири через Урал в Европу. В дальнейшем вторичное расселение этих видов могло происходить также с Кавказа и из гор Средней Европы [4]. Под пологом позднетретичных широколиственных лесов бетулярные виды частично замещали неморальные, но в основном сосуществовали с ними. Расселение чернево-таежных видов Ю.Д. Клеопов [5] не обсуждает.

По мнению Р.В. Камелина [3, 12], предковые таксоны чернево-таежных видов входили в ценофлору прабореальных хвойно-широколиственных

лесов. Бетиулярные и горно-луговые виды в основном произошли уже от чернево-таежных. И черневая тайга, и березняки и лиственничники стали формироваться в ходе (или после) распада прабореальных лесов при похолодании климата в позднем миоцене Сибири [8, 72]. Сообщества с бетиулярными видами с самого начала развивались в тесном контакте с черневой тайгой, особенно на равнинах севернее Алтая и Кузнецкого Алатау и на Енисейском кряже. Активное расселение комплексов этих видов в Западной Сибири шло по долинам Оби и Иртыша. Проникать через Урал в Европу виды могли не только на исходе, но и в более ранние гигротические интервалы плиоцена. К тому времени в среднегорьях Урала и в бореальной полосе Западной Сибири уже была развита темнойвойная тайга с участием *Abies sibirica*. Ниже или южнее как минимум с позднего плиоцена существовала и черневая тайга с преобладанием *A. sibirica* над *Picea obovata*, присутствием *Tilia cordata* s.l. и неморальным травяным ярусом [12, 14, 51]. В периоды сухого климата чернь уступала место экспозиционной сосново-лиственнично-березовой лесостепи [3], сходной с реконструируемой И.М. Крашенинниковым [6] для плейстоцена. Возможно, однако, что лесостепные и черневые сообщества в горах формировали соседствующие высотные пояса, как это и сегодня наблюдается в Южной Сибири, а в ландшафтах увалистых равнин – экспозиционные мозаики [51]. Уральские горы в плиоцене были преодолимы для расселения растений не только на юге, но и по отрогам Косьвинского и Конжаковского камней на границе Северного и Среднего Урала, а также в низкогорьях Полярного Урала [3].

Следуя любой из двух гипотез, к началу плейстоцена в Восточной, Северной и (видимо) Средней Европе уже должны были присутствовать виды и ценоэлементы сибирского генезиса. Сказанное подтверждается наличием хорошо известных викарных пар центральноевропейских и восточноевропейско-сибирских бетиулярных (*Larix decidua* – *L. sibirica*, *Lathyrus laevigatus* – *L. gmelinii*) и чернево-таежных (*Pinus cembra* – *P. sibirica*, *Atragene alpina* – *A. sibirica*) видов. Дизъюнкции в ареалах предковых таксонов сформировались в течение плиоцена (позже аналогичных миоценовых европейско-восточноазиатских дизъюнкций неморальных видов), а окончательное расхождение современных таксонов имело место уже в плейстоцене [3, 5, 7, 72].

Встает вопрос и о плиоценовых реликтах в составе бетиулярной и чернево-таежной свит. Подобные виды, помимо Южного и Среднего Урала, теоретически могли сохраниться и в долинных рефугиумах за пределами перигляциальной зоны максимального оледенения среднего плейстоцена. На роль таких рефугиумов могут претендовать Самарская Лука на Средней Волге [78] и долина Средней и Нижней Камы [79]. Для последней с опорой на палинологические данные и по аналогии с современным югом п-ова Ямал [49] и Западно- и Среднесибирской Гипоарктикой в целом реконструируется лиственнично-еловая пойменная лесотундра в окружении тундр на водоразделах [79]. В наиболее суровые криоксеротические интервалы среднего и позднего плейстоцена могли сохраняться лишь небольшие островки лесотундры. В основном же она замещалась ивняками, подобными

современным тундровым. Даже в таких сообществах способны выжить виды таежного мелкотравья типа *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis*, которые удерживаются в тундровых ивняках и в современную эпоху, но не *Maianthemum bifolium* или иные квазибореальные виды [17]. Из бетулярных видов пережить оледенение в подобных условиях могли лишь самые холодостойкие, далее других заходящие на север (типа *Delphinium elatum* s.l.), а из чернево-таежных – видимо, никто. Более вероятно, что плиоценовыми реликтами окажутся широко распространенные бетулярные виды, нейтральные в отношении континентальности, более экологически пластичные и в то же время холодостойкие, способные расти неподалеку от края ледника: *Geranium sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica archangelica*, *Cirsium heterophyllum* s.l., возможно, также *Trollius europaeus*.

3.2. В плейстоцене бетулярные и чернево-таежные виды расселялись в значительной мере независимо друг от друга, притом в разные климатические интервалы. Расселение *Larix sibirica* и многих видов бетулярного высокотравья происходило в гляциальные периоды в составе сообществ холодной экспозиционной лесостепи [6] и даже перигляциальных группировок. На вхождение в состав последних указывают многообразие ценологических ниш и высокое обилие *Bistorta major* в высокогорной части Урала [51, 52, 54]. Современные находки этого вида, часто вместе с *Aconogonon alpinum*, в курских и орловских луговых степях объяснимы лишь расселением обоих видов в перигляциале максимума нижнеплейстоценового (донского) оледенения [2, 16]. Аналогично, в перигляциальной зоне максимума ранневалдайского (калининского) оледенения в Верхнем Поволжье сохранились участки остепненных лугов с *Bistorta major*, *Thalictrum minus* s.str. и *Amoria montana* [2]. Возможно, в это же время в ценофлору остепненных лугов современной широколиственно-лесной зоны Мордовии вошла *Veratrum lobelianum* (табл. 3, Приложение 3). *Larix sibirica* и ее спутники (*Spiraea media*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Bupleurum aureum*) во время валдайского оледенения достигали Карпат, где в результате гибридизации с *Larix decidua* возникла *L. × polonica*. Валдаем датируется и возникновение таких викарных видовых пар, как *Cimicifuga europaea* – *C. foetida*, *Pleurospermum austriacum* – *P. uralense*, *Bupleurum longifolium* – *B. aureum*. В межледниково-плейстоцена, а затем и в теплые периоды голоцена ареалы лиственничников сокращались, они уступали место широколиственным лесам [7, 72] или черневой тайге [51].

В какие-то из периодов похолодания, когда редколесья существовали значительно ниже современных высотных отметок, сформировались и высокотравные луга как типы сообществ [53]. Учитывая влаголюбие высокотравья, вряд ли это происходило во время криоксеротических максимумов, скорее в гигротических интервалы в начале и на исходе гляциалов. Устойчивое сочетание лугов с криволесьями и редколесьями подгольцового пояса на Урале сложилось значительно позже, уже в голоцене [11, 51].

Чернево-таежные виды, включая и *Abies sibirica*, пережили наиболее холодные стадии плейстоцена в Среднеуральском и Южноуральском лесных рефугиумах, где сообщества пихтовой тайги сочетались с лесостеп-

ными и (на Южном Урале) неморально-лесными [12, 43, 54]. В периоды с влажным и сравнительно холодным климатом, на начальных и завершающих этапах гляциалов чернево-таежные сообщества расширяли свой ареал, вытесняя как лиственничную или сосново-лиственничную лесостепь, так и широколиственные леса, но в термические оптимумы интергляциалов сами уступали место последним [51]. Распространение видов и сообществ черневой тайги (либо широколиственных лесов с пихтой) подтверждено находками *Rhizomatopteris sudetica*, *Diplazium sibiricum* и *Atragene sibirica* параллельно фронтальной границе московского оледенения на севере средней полосы Европейской России. Эти виды произрастали здесь в одинцовское межледниковье [1, 2].

В начале микулинского межледниковья («нижний максимум ели») *Abies sibirica* и *Pinus cf sibirica* сопутствовали *Picea obovata* в темнохвойных лесах по всему северу Русской равнины. Вместе с этими лесами распространились и травянистые чернево-таежные виды. Многим из них в современную эпоху свойственны фронтальные рубежи реликтовых микулинских ареалов в 200–300 км от края ледника максимальной стадии ранневалдайского (калининского) оледенения в Приднепровье и Верхнем Поволжье. Таковы *Rhizomatopteris sudetica*, *Diplazium sibiricum*, *Actaea erythrocarpa*, *Lonicera pallasii*, из бетиальных видов – *Veratrum lobelianum*, *Delphinium elatum*, *Thalictrum minus* s.l., *Crepis sibirica*. Видимо, все эти виды произрастали под пологом лесных «островов» в ландшафтах лесотундрового или холодно-лесостепного типа [1, 2].

В пылевых спектрах соминского интерстадиала (40–32 тыс. л. н.) Валдайской возвышенности и Валдайско-Онежской гряды выражены три максимума пыльцы *Picea cf obovata*, которым соответствуют предельные линии ареалов *Atragene sibirica*, *Actaea erythrocarpa*, *Rhizomatopteris sudetica*, *Diplazium sibiricum* и *Delphinium elatum* параллельно краю ледникового щита в поздневалдайское (осташковское) оледенение [1, 2]. Чуть позднее, в молодого-шекснинский интерстадиал (29–25 тыс. л. н.) в широколиственно-сосновых лесах Уфимского плато обилие *Pinus cf sibirica*. В это же время на местных лугах больше всего разнотравья [11, 51].

В Западной Сибири в оптимум казанцевского (синхронного микулинскому) межледниковья *Pinus sibirica* в составе редкостойных хвойных лесов достигал широты современной подзоны типичных тундр Ямала. Проследить виды, сопровождавшие его в ту эпоху, затруднительно. В каргинское (синхронное соминскому) межледниковье на север полуострова до 71°–72° с. ш. проникают бореальные виды болотной свиты, но не бетиальные и тем более не чернево-таежные [17, 49].

Следует учесть, что на юге, в горах Средней Азии, чернево-таежные виды и сообщества распространялись в плювиальные периоды, соответствовавшие не межледниковьям, а напротив – максимумам оледенений [80].

3.3. Первые леса в позднем плейстоцене Русской равнины были с покровом из бетиальных видов [5]. Континентальные флористические комплексы преобладают и в позднеледниковье Северо-Западного региона бывшего СССР. Большинство бетиальных и чернево-таежных видов, достиг-

ших этой территории, отнесены к сибирскому таежному миграционно-генетическому элементу флоры, но *Veratrum lobelianum*, *Lilium martagon*, *Bistorta major*, *Thalictrum minus* s.str., *Conioselinum tataricum*, *Adenophora lilifolia*, *Crepis sibirica* – к евросибирскому подтаежному, а *Valeriana wolgensis* – к субконтинентальному сарматскому подтаежному [2]. Основная часть евросибирских подтаежных видов достигает гор Центральной Европы, но это свойственно и для ряда представителей сибирского таежного элемента, например, *Rhizomatopteris sudetica* [13].

В середине плюсского интерстадиала происходит расселение *Bistorta major* с востока в бассейнах р. Волхов и оз. Ильмень, а также с востока современной Ленинградской области [2]. Возможно, именно в это время происходит и внедрение *Bistorta major* в гигромезофильные сообщества понижений в пензенских луговых степях [16].

В позднеледниковье бассейна Печоры начинает формироваться современная ценофлора приручейных высокотравных ельников. В бёллинге ее «ядро» формируют светолюбивые бетулярные виды, произрастающие в северотаежных сосняках и березняках [81]. Сходные леса, вдобавок с участием *Larix sibirica*, были развиты и на севере Удмуртии [79]. Одновременно происходила волна миграции континентальных бетулярных видов, в том числе *Aconitum septentrionale*, *Bistorta major*, *Crepis sibirica*, *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* s.l. Первые три вида шире других распространились в Северо-Западном регионе; два из них достигли Центральной Европы [1, 2]. Похолодание в среднем дриасе 12 000–11 800 л. н. вызывает регрессию ареалов части видов. Однако именно из среднего дриаса Северной Карелии известны бетулярные *Bistorta major* и *Geranium sylvaticum* [17, 49]. В аллерёде все упомянутые бетулярные виды расселялись повторно; к ним добавились темнохвойно-таежные и чернево-таежные [81]. В их числе *Diplazium sibiricum*, *Viola selkirkii*, *Rhizomatopteris sudetica* (достигший северо-востока Эстонии к концу интерстадиала), *Actaea erythrocarpa* и *Conioselinum tataricum*. Последние два вида вместе с *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* s.l. по мере обсыхания приледниковых озер мигрировали на север Карелии и Кольский п-ов [1, 2]. С аллерёда в гольцовом поясе Сальных тундр в виде стланика сохранилась *Picea obovata*; при этом ельники горно-лесного пояса сложены *P. × fennica*, гибридом атлантического возраста [26].

3.4. В пыльцевых спектрах пребореального периода Среднего Урала выраженно преобладает *Larix sibirica*. Данный регион считается одним из основных центров расселения вида в древнем голоцене [82]. Со второй половины пребореала спектры отражают сочетание лиственничников с пихто-ельниками [42, 51]. *Larix sibirica* появляется и на Тиманском кряже, откуда не исчезает вплоть до наших дней [83]. На Верхней Печоре в пребореальном периоде уже развиты еловые леса [82]. В половецкое потепление первой половины пребореала быстрый переход от лесотундровой растительности к лесной происходит и в бассейнах Вычегды и Северной Двины, где формируются сосняки с примесью ели и березы. В переяславское похолодание второй половины периода облесенность территории уменьшается, но леса не исчезают полностью [81].

В Северо-Западном регионе России в это время сохраняют господство континентальные флористические комплексы сибирских таежных и евро-сибирских подтаежных видов, сохранившихся с аллереда [1, 2]. В Восточной Фенноскандии волна расселения бетулярных видов на север приходится на «березовое время» половецкого потепления с преобладанием сообществ, аналогичных современным лапландским. Прежде всего, это были березовые криволесья из *Betula pubescens* s.ampl. – не только кустарничковые, но и приручейные и субнивные травяные с *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus*. Южнее криволесья сменялись редколесьями и далее высокоствольными березняками. Начиная с 10200 л. н. в криволесьях и редколесьях на территории современных заповедника «Пасвик» (запад Мурманской области), национального парка «Паанаярви» (северо-запад Карелии) и п-ова Заонежье (юг Карелии) встречаются *Bistorta major*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica* spp. в сочетании с вакциниетальными и гипоарктическими видами. В дальнейшем эти бетулярные виды уже не исчезают из состава флор [17, 84]. Флористическая свита таежных березняков формировалась из более мезофильных видов, чем континентальные виды экспозиционной лесостепи [85], что в дальнейшем способствовало формированию сукцессионной преемственности березняков и темнохвойных лесов и обеспечило сходство их ценофлор (см. выше). Континентально-лесостепные виды по-прежнему произрастали в березовых колках западносибирского типа из *Betula pendula*, в том числе в Кунгурской лесостепи [51].

В Предуралье и на Среднем Урале «березовое время» приурочено к рубежу пребореального и бореального периодов, предвывая и отчасти перекрывая начальный этап раннебореального климатического оптимума. На фоне преобладания пыльцы *Betula* cf *pendula* резко идет вниз кривая пыльцы *Larix sibirica* [42, 51, 82]. На севере Удмуртии в это время преобладают еловые леса с березой, лиственницей и незначительной примесью широколиственных видов деревьев, на юге – сосняки и березняки. Возрастают встречаемость и обилие видов бетулярного высокотравья – *Delphinium elatum*, *Pleurospermum uralense*, *Conioselinum tataricum*, *Cacalia hastata*. В наши дни находки этих видов на севере Вятско-Камского междуречья приурочены к долинам малых рек [59].

В бореальном периоде Урал и Предуралье затронуты влиянием термического оптимума голоцена в Западной Сибири [42, 74]. В это время редколесья вытесняются в подгольцовый пояс; лиственничники Среднего и Южного Урала замещаются черневой тайгой [11, 51]. Темнохвойные леса через Урал смыкаются с аналогичными лесами Сибири. На Верхней и Средней Печоре преобладают среднетаежные пихто-ельники с *Pinus sibirica*. В бореале завершается формирование их современной ценофлоры, видимо, уже тогда включавшей и *Schizachne callosa*. На Вычегде развиты ельники и березняки без *Abies sibirica*. Их максимальный расцвет отмечен 8700 л. н. У ельников с березой севернее 64° с. ш. освещенный северотаежный облик. Березняки занимают полосу современной лесотундры и частично тундры [81]. Бореальные виды из Предуралья через Полярный Урал проникают на Ямал, поднимаясь с березняками до 70° с. ш. В число боре-

альных реликтов флоры Ямала вместе с *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis* входят *Bistorta major* s.l. и *Calamagrostis langsdorffii* [49].

В бореале Северо-Западного региона березовые леса замещаются сосновыми, а в центральной и северо-восточной его частях – еловыми из *Picea obovata* с континентальными бетулярными видами, в том числе *Aconitum septentrionale*, *Lonicera pallasii*, *Lactuca sibirica*. Первые два вида из Северной Карелии проникают и на освободившийся от материкового льда север Финляндии и Скандинавии. Характерные предельные линии их ареалов огибают территорию Центральной Финляндии, где дольше всего сохранялся ледовый покров [1, 2]. Именно в бореале по Норвегии расселяется *Aconitum septentrionale*. Видимо, в это же время сюда проникают *Atragene sibirica*, *Diplazium sibiricum* и другие чернево-таежные виды, сохранившиеся в норвежских горных изолятах. Их ареал мог сократиться в атлантическом периоде из-за вытеснения неморальными видами. Вряд ли обоснована гипотеза появления чернево-таежных видов в норвежском аллереде с последующим выживанием в верхнем дриасе [1, 2], тем более что некоторые из них найдены и в других регионах Фенноскандии (см. выше).

С потеплением климата в начале атлантического периода начинается расселение *Abies sibirica* со Среднего Урала в Прикамье и Заволжье, а из бассейна Верхней Печоры – в бассейн Вычегды и далее Северной Двины, вплоть до формирования западной границы ареала, в целом совпадающей с современной [81, 82]. За *A. sibirica* следуют и травянистые виды чернево-таежной свиты – *Schizachne callosa*, *Anemonoides altaica*, в Заволжье также *Cicerbita uralensis*, *Knautia tatarica*, *Bupleurum aureum*, *Primula macrocalyx* (см. выше). В атлантический оптимум эти виды проникают под полог заволжских широколиственных, а по его завершении – и елово-широколиственных лесов. Атлантическим временем датируются и находки *Anemonoides altaica*, *Knautia tatarica* и других чернево-таежных видов в широколиственных лесах Самарской Луки [78]. Здесь эти виды выступают уже спутниками *Tilia cordata*, как и неморальная *Carex arnellii*, тоже расселившаяся с востока.

В целом, однако, в атлантический период континентальные ценоэлементы в Европейской России в значительной мере замещаются субокеаническими, особенно на западе и юго-западе Русской равнины. В Карелии ельники сибирского типа из *Picea obovata* начинают сменяться лесами европейского типа из *P. abies* и *P. × fennica*, что продолжается и в суббореальном периоде [2, 70].

На севере в атлантический оптимум высокотравные ельники с березой и вместе с ними бетулярные виды достигают юга п-ова Канин [69], становятся обычными в Большеземельской тундре, Полярном Предуралье и низовьях Оби [55]. В атлантическом периоде Западной Сибири сравнительно с бореальным происходит континентализация климата [42]. Судя по макроостаткам, это привело к распространению лиственнично-березовых лесов почти до северной оконечности п-ова Ямал [49]. Таким образом, бетулярные виды в современных тундрах и ивняках тундровой зоны тоже являются преимущественно атлантическими реликтами.

На фоне суббореального похолодания и сопровождавшей его экспансии темнохвойной тайги *Pinus sibirica* расселяется из бассейна Печоры на запад до 50° в. д. Его миграция завершилась уже в начале нашей эры [82]; позднейшая редукция ареала была сугубо антропогенной. На Урале широколиственные виды деревьев вытесняются *Picea obovata* и *Abies sibirica* [51, 54]. В Большеземельской тундре появляются сибирские бетулярные *Angelica decurrens* и *Cirsium helenioides* [55], а на Мурманском побережье Баренцева моря – *Bistorta major* [84]. Однако *Cardamine macrophylla* и *Geranium krylovii* достигают Ямала лишь в субатлантическом периоде, судя по резкой северной границе их ареалов [49]. Вдоль берегов Белого моря в суббореале распространяются *Veratrum lobelianum* и *Conioselinum tataricum*, достигший Кольского Заполярья еще в аллёрде. Понижение базиса эрозии рек после регрессии Литоринового моря способствовало миграции *Bistorta major* и *Delphinium elatum* по долинам Западной Двины, Великой, Ловати, Волхова и Мсты. Одновременно бетулярные виды, в том числе *Lactuca sibirica*, вместе с ельниками из *Picea* × *fennica* проникают на литориновую террасу Финского залива и синхронные ей террасы Ладожского озера и озер севера Карельского перешейка. Вторая волна расселения *Aconitum septentrionale*, *Diplazium sibiricum*, *Lactuca sibirica* и *Viola selkirkii* по этим террасам происходит уже в субатлантическом периоде во «второй верхний максимум ели» [1, 2].

Начавшиеся процессы потепления климата заставляют нас вновь ожидать замещения континентальных ценоэлементов субокеаническими, как это имело место в атлантическом периоде, и ослабления ценотических позиций бетулярных и чернево-таежных видов. Сказанное поднимает вопрос об их охране.

Выводы

1. Совместное произрастание бетулярных и чернево-таежных видов в таежной зоне Европейской России характерно для широколиственных пихто-ельников Урала и Заволжья, а в таежной зоне севера Европейской России – для приручейных высокотравных ельников и производных от них березняков.

2. На южных пределах ареалов и бетулярные, и чернево-таежные виды переходят под полог широколиственных лесов.

3. На северных пределах ареалов чернево-таежные виды останавливаются на границе таежной зоны. В отличие от них, многие бетулярные виды встречаются и в лесотундре, а также в нивальных ивняках тундровой зоны.

4. В составе обеих свит преобладают мезоэвтрофные виды, что обусловлено их континентальностью и позволяет им удерживаться на обнажениях карбонатных пород.

5. Несмотря на произрастание в одних и тех же сообществах, бетулярные и чернево-таежные виды расселялись в разное время: первые – во время похолоданий на исходе ледниковых эпох, вторые – во время умеренных потеплений на начальных и завершающих этапах межледниковий.

6. Приуроченность одних и тех же бетулярных видов к разным типам сообществ, как правило, отражает разные волны их расселения.

7. Выделение Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Западносибирской таежной провинции как особого выдела ботанико-географического районирования имеет флороценогенетическое обоснование.

Приложения 1–4 к данной статье доступны по ссылке <https://doi.org/10.17223/72/6>

Список источников

1. Миняев Н.А. Сибирские таежные элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // *Ареалы растений флоры СССР*. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1965. Т. 1. С. 50–92.
2. Миняев Н.А. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. : Ленинградский государственный университет, 1966. 38 с.
3. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул : Изд-во Алтайского университета, 1998. 240 с.
4. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценолитические позиции неморальных и бореонеморальных видов растений в сообществах таежной зоны // *Turczaninowia*. 2022. Т. 25, № 3. С. 129–152. doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
5. Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.
6. Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // *Советская ботаника*. 1939. № 6–7. С. 67–99.
7. Бобров Е.Г. История и систематика лиственниц // *Комаровские чтения*. Л. : Наука, 1972. Т. 25. С. 1–96.
8. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск : Изд-во Томского университета, 1962. 440 с.
9. Эбель А.Л. Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции. Кемерово : КРЭОО «Ирбис», 2012. 568 с.
10. Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains // *Botanica Pacifica*. 2014. Vol. 3, № 1. PP. 39–47. doi: 10.17581/bp.2014.03104
11. Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А. Синтаксономия лесной растительности // *Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника*. Уфа : Гилем, 2008. С. 124–240, 346–456 (табл.).
12. Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь : Изд-во Пермского университета, 1999. 83 с.
13. Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein : Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p. doi: 10.1111/j.1756-1051.1988.tb01702.x
14. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган : Изд-во Курганского университета, 2008. 512 с.
15. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
16. Кучеров И.Б., Новикова Л.А., Сенатор С.А. Ценолитические позиции полизональных луговых видов растений в луговых степях // *Растительный мир Азиатской России*. 2022. № 1. С. 35–59. doi: 10.15372/RMAR20220103

17. Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. Ценоотические позиции гипоаркто-бореальных видов растений и лишайников в сообществах тундры и тайги Европейской России // Разнообразие растительного мира. 2024. № 1. С. 4–45. doi: 10.22281/2686-9713-2024-1-4-45
18. Czerepanov S.K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). New York : Cambridge Univ. Press, 1995. 516 p.
19. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa: Бриологический журнал. 2006. Т. 15. С. 1–130.
20. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С. 10–22.
21. Катенин А.Е. Растительность лесотундрового стационара // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л. : Наука, 1972. С. 118–259.
22. Браславская Т.Ю., Тихонова Е.В. Оценка биоразнообразия южнотажных лесов на северо-востоке Костромской области // Лесоведение. 2006. № 2. С. 34–50.
23. Луговая Д.Л. Влияние экологических факторов и природопользования на разнообразие лесных сообществ севера Костромской области // Экология. 2010. № 1. С. 9–16.
24. Широких П.С., Султангареева Л.А., Мартыненко В.Б. Лесная растительность // Флора и растительность национального парка «Башкирия». Уфа : Гилем, 2010. С. 85–154, 336–414 (табл.).
25. Ямалов С.М., Султангареева Л.А. Травяная растительность // Флора и растительность национального парка «Башкирия». Уфа : Гилем, 2010. С. 155–238, 415–455 (табл.).
26. Кучеров И.Б. Ценоотическое и экологическое разнообразие светлых лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. : Марафон, 2019. 568 с.
27. Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии // Лесоведение. 1996. № 1. С. 76–83.
28. Пааль Я.Л. Первичные геоботанические данные: схемы расположения пробных площадей, обилие видов растений по отдельным ярусам, мощность генетических горизонтов почвенного профиля. Кивач, 1978. 223 с. (Рукопись в архиве заповедника «Кивач».)
29. Самбук Ф.В. Основные типы лугов в пойме средней Печоры // Тр. Ботанического музея АН СССР. 1931. Т. 23. С. 23–145.
30. Самбук Ф.В. Печорские леса // Тр. Ботанического музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
31. Благовещенский Г.А. Эволюция растительного покрова болотного массива «1007 км» у ст. Лоухи (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Серия 3: Геоботаника. 1936. Т. 3. С. 141–232.
32. Корчагин А.А. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника // Тр. Печорско-Ыльчского заповедника. 1940. Т. 2. С. 5–415.
33. Шапошников Е.С., Коротков К.О., Минаева Т.Ю. К синтаксономии еловых лесов Центрально-Лесного заповедника. Ч. I. Неморальные и травяно-болотные ельники. М. : Деп. ВИНТИ № 4083-В88, 1988. 72 с. (рукопись)
34. Коротков К.О. Леса Валдая. М. : Наука, 1991. 160 с.
35. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В., Проказина Т.С., Луговая Д.Л. Высототравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3–26.
36. Шевченко Н.Е. Сообщества сосново-еловых лесов верхней части бассейна р. Печоры (Печоро-Ильчский биосферный заповедник, Собинский участок) // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5, № 3. С. 142–152. doi: 10.12737/14162
37. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
38. Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитоценологию). 4-е изд. Л. ; М. : Книга, 1928. 232 с.

39. Шенников А.П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 429–647.
40. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (дата обращения: 31.03.2025).
41. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography // Acta Phytogeogr. Suec. 1980. Vol. 67. P. 1–105.
42. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 200 с.
43. Камелин Р.В. География растений. СПб. : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2018. 306 с.
44. Тюлина Л.Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск : Наука, 1976. 321 с.
45. Чередникова Ю.С. Прибайкальская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1980. С. 236–277.
46. Степанов Н.В. Сосудистые растения Приенисейских Саян. Красноярск : Сибирский федеральный университет, 2016. 252 с.
47. Степанов Н.В., Данилина Д.М., Коновалова М.Е., Назимова Д.И. Сосна кедровая сибирская (микрораспространения черного кедра) – *Pinus sibirica* Du Tour // Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 3-изд. Красноярск : Сибирский федеральный университет, 2022. С. 460–461.
48. Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Егоров А.А. Растительность заповедника // Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб. : Гос. природн. заповедник «Верхне-Тазовский», 2002. С. 62–110.
49. Ребристая О.В. Флора полуострова Ямал: современное состояние и история формирования. СПб. : Изд-во ЛЭТИ, 2013. 312 с.
50. Курбатский В.И. *Hedysarum* L. – Копеечник // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1994. Т. 9. С. 153–166.
51. Овеснов С.А. Местная флора. Флора Пермского края и ее анализ. Пермь : Изд-во Пермского университета, 2009. 215 с.
52. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 283 с.
53. Ямалов С.М. Синтаксономия луговых сообществ // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа : Гилем, 2008. С. 256–265, 457–464 (табл.).
54. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. С. 1–286.
55. Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л. : Наука, 1977. 334 с.
56. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения). М. ; Ижевск : Ин-т компьютерных исследований, 2012. 212 с.
57. Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола : Марийский государственный университет, 1995. 192 с.
58. Юрковская Т.К. Карта растительности М 1 : 15 000 000 // Национальный атлас почв Российской Федерации. М. : Астрель : АСТ, 2011. С. 46–51.
59. Нищенко А.А. Типология мелколиственных лесов Европейской части СССР. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1972. 140 с.
60. Саксонов С.В., Сенатор С.А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Тольятти : Кассандра, 2012. 511 с.
61. Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области. Тольятти : Анна, 2020. 220 с.
62. Силаева Т.Б. (ред.). Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры). Саранск : Изд-во Мордовского университета, 2010. 352 с.
63. Носова Л.М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М. : Наука, 1973. 188 с.

64. Решетникова Н.М., Урбанавичуте С.П. Сосудистые растения Керженского заповедника (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М. : ИПЭЭ РАН, 2000. Вып. 90. 67 с.
65. Непомилуева Н.И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на северо-востоке Европейской части СССР. Л. : Наука, 1974. 184 с.
66. Смирнова А.Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. Ч. II // Учен. записки Горьковского университета. 1954. Т. 25. С. 191–226.
67. Дедов А.А. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2006. 159 с.
68. Лавриненко О.В., Лавриненко И.А. Местообитания восточноевропейских тундр и их соотношение с категориями EUNIS на примере заповедника «Ненецкий» // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. 14, № 4. С. 359–397. doi: 10.24411/2072-8816-2020-10082
69. Сергиенко В.Г. Флора полуострова Канин. Л. : Наука, 1986. 147 с.
70. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. : Наука, 1983. 203 с.
71. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. 1997. Т. 12. S. 1–279.
72. Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М. : Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1949. 303 с.
73. Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.
74. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Ценотические позиции суббореальных пустошно-боровых и влажнолуговых видов растений в таежной зоне Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 63–103. doi: 10.17223/19988591/66/4
75. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
76. Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1978. 302 с.
77. Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena : Gustav Fischer, 1927. 458 S.
78. Саксонов С.В. Самаролукский флористический феномен. М. : Наука, 2006. 263 с.
79. Баранова О.Г. Пути формирования основных флористических комплексов в Вятско-Камском междуречье // Вестн. Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. № 4. С. 31–41.
80. Камелин Р.В. Флора Сырдарьинского Каратау. Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л. : Наука, 1990. 146 с.
81. Никифорова Л.Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М. : Наука, 1982. С. 154–162.
82. Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М. : Изд-во АН СССР, 1957. 405 с.
83. Андреичева Л.Н., Марченко-Вагапова Т.И., Буравская М.Н., Голубева Ю.В. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России. М. : ГЕОС, 2015. 224 с.
84. Елина Г.А., Лукашев А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2000. 242 с.
85. Ниценко А.А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Ботанический журнал. 1969. Т. 54, № 1. С. 3–13.

References

1. Minyaev NA. Sibirskie taezhnye elementy vo flore severo-zapada evropeyskoy chasti SSSR [Siberian boreal-forest elements in the flora of the North-West of the European part of the USSR]. In: *Arealy rasteniy flory SSSR* [Areas of plants of the USSR flora]. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo universiteta; 1965. Vol. 1. pp. 50-92. In Russian
2. Minyaev NA. *Istoriya razvitiya flory severo-zapada Evropeyskoy chasti SSSR s kontsa pleistotsena* [History of the flora formation of the North-West of the European part of the USSR since the end of the Pleistocene] [Doct. Sci. Dissertation Abstract]. Leningrad: Leningrad State University; 1966. 38 p. In Russian
3. Kamelin RV. Materialy po istorii flory Azii (Altayskaya gornaya strana) [Materials on history of flora of Asia (Altai Mts. area)]. Barnaul: Izdatelstvo Altayskogo universiteta; 1998. 240 p. In Russian
4. Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical behaviour of nemoral and boreal-nemoral plant species in taiga zone communities. *Turczaninowia*. 2022;25(3):129-152. In Russian, English Summary. doi: 10.14258/turczaninowia.25.3.13
5. Kleopov YuD. Osnovnye cherty razvitiya flory shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR [Main features of formation of broad-leaved forest flora in the European part of the USSR]. In: *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of the flora and vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1941. Vol. 1. pp. 183-256. In Russian
6. Krashenninikov IM. Osnovnye puti razvitiya rastitelnosti Yuzhnogo Urala v svyazi s paleogeografiy Severnoy Evrazii v pleystotsene i golotsene [Main trends of development of the Southern Ural vegetation in its connection with the palaeogeography of Northern Eurasia in the Pleistocene and Holocene]. *Sovetskaya botanika* [Soviet botany]. 1939;6-7:67-99. In Russian
7. Bobrov EG. Istoriya i sistematika listvennits [History and taxonomy of larches]. In: *Komarovskiy chteniya* [Readings after V.L. Komarov]. Leningrad: Nauka; 1972. Vol. 25. pp. 1-96. In Russian
8. Shumilova LV. Botanicheskaya geografiya Sibiri [Botanical geography of Siberia]. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta; 1962. 440 p. In Russian
9. Ebel AL. Konspekt flory severo-zapadnoy chasti Altaye-Sayanskoy provintsii [Conspectus of flora of the north-western part of the Altai-Sayan Province]. Kemerovo: Irbis; 2012. 568 p. In Russian
10. Nazimova DI, Danilina DM, Stepanov NV. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains. *Botanica Pacifica*. 2014;3(1):39-47. doi: 10.17581/bp.2014.03104
11. Martynenko VB, Shirokikh PS, Muldashev AA. Sintaksonomiya lesnoy rastitelnosti [Syntaxonomy of forest vegetation]. In: *Flora i rastitelnost Yuzhno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika* [Flora and vegetation of Southern-Ural State Nature Strict Reserve]. Ufa: Gilem; 2008. pp. 124-240, 346-456 (tables). In Russian
12. Kamelin RV, Ovesnov SA, Shilova SI. Nemoralnye elementy vo florakh Urala i Sibiri [Nemoral elements in the floras of Urals and Siberia]. Perm: Izdatelstvo Permskogo universiteta; 1999. 83 p. In Russian
13. Hultén E, Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ.; 1986. 1172 p. doi: 10.1111/j.1756-1051.1988.tb01702.x
14. Naumenko NI. Flora i rastitelnost Yuzhnogo Zauralya [Flora and vegetation of Southern Trans-Urals]. Kurgan: Izdatelstvo Kurganskogo universiteta; 2008. 512 p. In Russian
15. Tolmachev AI. K istorii vozniknoveniya i razvitiya temnokhvoynoy taygi [On the history of origin and evolution of dark-coniferous boreal forest]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1954. 156 p. In Russian
16. Kucherov IB, Novikova LA, Senator SA. Phytocoenotic behaviour of multizonal meadow plant species in meadow steppes. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2022;1:35-59. In Russian, English Summary. doi: 10.15372/RMAR20220103
17. Kucherov IB, Zverev AA, Chinenko SV. Phytocoenotical positions of hypoarctic-boreal plant and lichen species in tundra and taiga zone communities of European Russia. *Raznoobraziye rastitelnogo mira = Diversity of plant world*. 2024;1:4-45. In Russian, English Summary.

- doi: 10.22281/2686-9713-2024-1-4-45
18. Czerepanov SK. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). New York: Cambridge Univ. Press; 1995. 516 p.
 19. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa: A Journal of Bryology*. 2006;15:1-130.
 20. Isachenko TI, Lavrenko EM. Botaniko-geograficheskoye rayonirovaniye [Phytogeographical subdivision]. In: *Rastitelnost evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the european part of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1980. pp. 10-22. In Russian
 21. Katenin AE. Rastitelnost lesotundrovogo statsionara [Vegetation of the forest-tundra research station]. In: *Pochvy i rastitelnost vostochnoevropeyskoy lesotundry* [Soils and vegetation of the East-European forest-tundra]. Leningrad: Nauka; 1972. pp. 118-259. In Russian
 22. Braslavskaya TYu, Tikhonova EV. Otsenka bioraznoobraziya yuzhnotaiezhnykh lesov na severovostoke Kostromskoy oblasti [Evaluation of biodiversity of southern-boreal-forests in the north-east of the Kostroma Region]. *Lesovedeniye* [Forest Science]. 2006;2:34-50. In Russian
 23. Lugovaya DL. Influence of site factors and nature management upon forest community diversity in the North Kostroma Region. *Ekologiya* [Ecology]. 2010;1:9-16. In Russian
 24. Shirokikh PS, Sultangareeva LA, Martynenko VB. Lesnaya rastitelnost [Forest vegetation]. In: *Flora i rastitelnost natsionalnogo parka "Bashkiriya"* [Flora and vegetation of Bashkiria National Park]. Ufa: Gilem; 2010. pp. 85-154, 336-414 (tables). In Russian
 25. Yamalov SM, Sultangareeva LA. Travyanaya rastitelnost [Herbaceous vegetation]. In: *Flora i rastitelnost natsionalnogo parka "Bashkiriya"* [Flora and vegetation of Bashkiria National Park]. Ufa: Gilem; 2010. pp. 155-238, 415-455 (tables.). In Russian
 26. Kucherov IB. Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia. St. Petersburg: Marathon; 2019. 568 p. In Russian, English summary
 27. Zaugolnova LB, Khanina LG. Opyt razrabotki i ispolzovaniya baz dannykh v lesnoy fitotsenologii [An experience of development and use of databases in forest phytocoenology]. *Lesovedeniye* [Forest Science]. 1996;1:76-83. In Russian
 28. Paal J. Pervichnye geobotanicheskiye dannye: skhemy raspolozheniya probnykh ploshchadey, obilye vidov rasteniy po otdelnym yarusam, moshchnot geneticheskikh gorizontov pochvennogo profilya [Raw geobotanical data: permanent plot location arrangements, plant species abundance in different layers, thickness of soil profile horizons]. Kivach; 1978. 223 p. (Manuscript stored at the Kivach Nature Strict Reserve Archive.) In Russian
 29. Sambuk FV. Osnovnye tipy lugov v poyme sredney Pechory [Main types of meadows in the floodplain of the Pechora River middle reaches]. In: *Trudy Botanicheskogo Muzeya Akademii Nauk SSSR* [Proc. Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. 1931;23:23-145. In Russian, German Summary
 30. Sambuk FV. Pechorskiye lesa [Forests of the Pechora River reaches]. In: *Trudy Botanicheskogo Muzeya Akademii Nauk SSSR* [Proc. Botanical Museum of the USSR Academy of Sciences]. 1932;24:63-245. In Russian, German Summary
 31. Blagoveshchenskiy GA. Evolyutsiya rastitelnogo pokrova bolotnogo massiva "1007 km" u st. Loukhi (Kareliya) [Plant cover evolution of the "1007th km" mire massif near Loukhi station (Karelia)]. In: *Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Seriya 3: Geobotanika* [Proc. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotany]. 1936;3:141-232. In Russian
 32. Korchagin AA. Rastitelnost severnoy poloviny Pechorsko-Ylychskogo zapovednika [Vegetation of the northern part of the Pechora-Ilych Nature Reserve]. In: *Trudy Pechorsko-Ylychskogo zapovednika* [Proc. Pechora-Ilych Nature Strict Reserve]. 1940;2:5-415. In Russian
 33. Shaposhnikov YeS, Korotkov KO, Minaeva TYu. K sintaksonomii yelovykh lesov Tsentralno-Lesnogo zapovednika. Ch. I. Nemoralnye i travyano-bolotnye yelniki [On the syntaxonomy of spruce forests in the Tsentralno-Lesnoy Nature Strict Reserve. Pt I. Nemoral-herb and swampy grass spruce forests]. Moscow: Deposited at VINITI, N 4083-B88; 1988. 72 p. (Manuscript.) In Russian
 34. Korotkov KO. Lesa Valdya [Forests of Valday]. Moscow: Nauka; 1991. 160 p. In Russian
 35. Zaugolnova LB, Smirnova OV, Braslavskaya TYu, Dyogteva SV, Prokazina TS, Lugovaya DL. Tall-herb boreal forests of the eastern part of European Russia. *Vegetation of Russia*. 2009;15:3-26. In Russian, English Summary

36. Shevchenko NE. Community pine-fir forests upper basin r. Pechora (Pechora-Ilych Biosphere Reserve, Sobinsky land). *Forestry engineering journal*. 2015;5(3):142-152. In Russian, English Summary. doi: 10.12737/14162
37. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitelnogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk: TML-Press; 2007. 304 p. In Russian.
38. Sukachev VN. Rastitelnye soobshchestva (Vvedeniye v fitosotsiologiyu) [Plant communities (Introduction to phytosociology)]. 4th ed. Leningrad; Moscow: Kniga; 1928. 232 p. In Russian
39. Shennikov AP. Lugovaya rastitelnost SSSR [Meadow vegetation of the USSR]. In: *Rastitelnost SSSR* [Vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1938. Vol. 1. pp. 429-647. In Russian
40. NASA prediction of worldwide energy resources. 2018. [Electronic resource]. Available at: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (accessed on 31.03.2025).
41. Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeogr. Suec.* 1980;67:1-105.
42. Khotinskiy NA. Golotsen Severnoy Evrazii [Holocene of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka; 1977. 200 p. In Russian
43. Kamelin RV. Geografiya rasteniy [Plant geography]. St. Petersburg: Izdatelstvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2018. 306 p. In Russian
44. Tyulina LN. Vlazhnyy pribaikalskiy tip poynosti rastitelnosti [Moist Cis-Baikalian type of altitudinal zonation of vegetation]. Novosibirsk: Nauka; 1976. 321 p. In Russian
45. Cherednikova YuS. Pribaykalskaya gornaya lesorastitelnaya oblast [Cis-Baikalian mountain forest site region]. In: *Tipy lesov gor Yuzhnoy Sibiri* [Forest types of Southern-Siberian mountains]. Novosibirsk: Nauka; 1980. pp. 236-277. In Russian
46. Stepanov NV. Sosudistye rasteniya Priyeniseyskikh Sayan [Vascular plants of Cis-Yenisei Sayan Mts.]. Krasnoyarsk: Siberian Federal University; 2016. 252 p. In Russian
47. Stepanov NV, Danilina DM, Konovalova ME, Nazimova DI. Sosna kedrovaya sibirskaya (mikropopulyatsii chernevogo kedra) [Siberian stonepine (subnemoral micropopulations)] - *Pinus sibirica* Du Tour. In: *Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraya. Vol. 2. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoventiya vidy rasteniy i gribov* [Red Data book of the Krasnoyarsk Territory. Vol. 2. Rare and endangered species of plants and fungi]. 3rd ed. Krasnoyarsk: Siberian Federal University; 2022. pp. 460-461. In Russian
48. Neshatayev VYu, Potokin AF, Tomayeva IF, Egorov AA. Rastitelnost zapovednika [Vegetation of the reserve]. In: *Rastitelnost, flora i pochvy Verkhne-Tazovskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Vegetation, flora, and soils of Verkhne-Tazovskiy Strict State Nature Strict Reserve]. St. Petersburg: Verkhne-Tazovskiy State Nature Strict Reserve; 2002. pp. 62-110. In Russian
49. Rebristaya OV. Flora poluostrova Yamal: sovremennoe sostoyaniye i istoriya formirovaniya [Flora of the Yamal Peninsula: Current state and history of formation]. St. Petersburg: Izdatelstvo LETI; 2013. 312 p. In Russian
50. Kurbatskiy VI. Rod [Genus] *Hedysarum* L. - Kopechnik [Sweet vetch]. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk: Nauka; 1994. Vol. 9. pp. 153-166. In Russian
51. Ovesnov SA. Mestnaya flora. Flora Permskogo kraya i ee analiz [The regional flora. Flora of the Perm Territory and its analysis]. Perm: Izdatelstvo Permskogo universiteta; 2009. 215 p. In Russian
52. Gorchakovskiy PL. Rastitelnyy mir vysokogornogo Urala [Plant world of the Highland Urals]. Moscow: Nauka; 1975. 283 p. In Russian
53. Yamalov SM. Sintaksonomiya lugovykh soobshchestv [Syntaxonomy of meadow communities]. In: *Flora i rastitelnost Yuzhno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika* [Flora and vegetation of Southern-Ural State Nature Strict Reserve]. Ufa: Gilem; 2008. pp. 256-265, 457-464 (tables). In Russian
54. Gorchakovskiy PL. Osnovnye problemy istoricheskoy fitogeografii Urala [Main problems of historical biogeography of the Urals]. In: *Trudy Instituta ekologiy rasteniy i zhivotnykh UFAN SSSR* [Proc. Institute of Plant and Animal Ecology of the Uralian Branch of the USSR Academy of Sciences]. Sverdlovsk: 1969;66:1-286. In Russian
55. Rebristaya OV. Flora vostoka Bolshezemelskoy tundry [Flora of the East of the Bolshezemelskaya Tundra]. Leningrad: Nauka; 1977. 334 p. In Russian

56. Baranova OG, Puzyryov AN. Konspekt flory Udmurtskoy Respubliki (sosudistye rasteniya) [Conspectus of flora of the Udmurt Republic (Vascular plants)]. Moscow; Izhevsk: Institut kompyuternykh issledovaniy; 2012. 212 p. In Russian
57. Abramov NV. Konspekt flory Respubliki Mariy El [Conspectus of flora of the Mari El Republic]. Yoshkar-Ola: Mari State University; 1995. 192 p. In Russian
58. Yurkovskaya TK. Karta rastitelnosti [Vegetation map] M 1 : 15 000 000. In: *Natsionalnyy Atlas pochv Rossiyskoy Federatsii* [National Atlas of soils of Russian Federation]. Moscow: Astrel: AST; 2011. pp. 46-51. In Russian
59. Nitsenko AA. Tipologiya melkolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR [Typology of small-leaved forests of the european part of the USSR]. Leningrad: Izdatelstvo Leningradskogo universiteta; 1972. 140 p. In Russian
60. Saksonov SV, Senator SA. Putevoditel po Samarskoy flore (1851-2011) [Guide to flora of Samara Region (1851-2011)]. Togliatti: Cassandra; 2012. 511 p. In Russian
61. Vasyukov VM, Saksonov SV. Konspekt flory Penzenskoy oblasti [Conspectus of flora of the Penza Region]. Togliatti: Anna; 2020. 220 p. In Russian
62. Sosudistye rasteniya Respubliki Mordoviya (konspekt flory) [Vascular plants of the Republic of Mordovia (The compendium of flora)]. Silayeva TB, editor. Saransk: Izdatelstvo Mordovskogo universiteta; 2010. 352 p. In Russian
63. Nosova LM. Floro-geograficheskiy analiz severnoy stepi evropeyskoy chasti SSSR [Florological-geographical analysis of the northern steppe of the european part of the USSR]. Moscow: Nauka; 1973. 188 p. In Russian
64. Reshetnikova NM, Urbanavichute SP. Sosudistye rasteniya Kerzhenskogo zapovednika (Annotirovannyi spisok vidov) [Vascular plants of Kerzhenskiy Strict Nature Reserve: An annotated checklist.]. In: *Flora i fauna zapovednikov* [Flora and Fauna of Nature Reserves]. Moscow: Institute of Ecology and Evolution Problems RAS; 2000. Vol. 90. 67 p. In Russian
65. Nepomilueva NI. Kedr sibirskiy (*Pinus sibirica* Du Tour) na severo-vostoke Evropeyskoy chasti SSSR [Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) in the North-East of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1974. 184 p. In Russian
66. Smirnova AD. Tipy elovykh lesov kraynego severa Kirovskoy oblasti [Spruce forest types of the northernmost Kirov Region]. Pt. II. In: *Uchenye zapiski Gorkovskogo gosudarstvennogo universiteta* [Sci. Papers Gorky State University]. 1954;25:191-226. In Russian
67. Dedov AA. Rastitelnost Malozemelskoy i Timanskoy tundr [Vegetation of Malozemelskaya and Timanskaya Tundras]. Syktyvkar: Komi Research Centre of Uralian Branch RAS; 2006. 159 p. In Russian
68. Lavrinenko OV, Lavrinenko IA. Habitats of the East European tundra and their accordance by the EUNIS categories on the Nenetsky Reserve example. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2020;14(4):359-397. In Russian, English Summary. doi: 10.24411/2072-8816-2020-10082
69. Sergienko VG. Flora poluostrova Kanin [Flora of the Kanin Peninsula]. Leningrad: Nauka; 1986. 147 p. In Russian
70. Ramenskaya ML. Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii [Analysis of flora of Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka; 1983. 203 p. In Russian
71. Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. In: *NINA Temahefte*. 1997;12:1-279. In Norwegian, English Prodrum
72. Popov MG. Ocherk rastitelnosti i flory Karpat [Essay on vegetation and flora of the Carpathians]. Moscow: Izdatelstvo Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody; 1949. 303 p. In Russian
73. Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1998. 297 p.
74. Kucherov IB, Zverev AA. Phytocoenotical positions of suboceanic heath and wet-meadow plants in boreal-forest zone of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;66:63-103. In Russian, English Summary. doi: 10.17223/19988591/66/4
75. Ramensky LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodyy po rastitelnomu pokrovu [Ecological evaluation of foraging sites by their vegetation cover]. Moscow: Selkhozgiz; 1956. 472 p. In Russian
76. Tsatsenkin IA, Savchenko IV, Dmitrieva SI. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodyy tundrovoy i lesnoy zon Sibiri i Dalnego Vostoka po rastitelnomu

- pokrovu [Methodological instructions on the ecological appraisal of foraging land in the tundra and taiga zones of Siberia and Far East by its plant cover]. Moscow: V.R. Wilyams Forage Inst.; 1978. 302 p. In Russian
77. Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena: Gustav Fischer; 1927. 458 s. In German
 78. Saksonov SV. Samarolukskiy floristicheskii fenomen [Samara Meander floristical phenomenon]. Moscow: Nauka; 2006. 263 p. In Russian
 79. Baranova OG. The ways of formation of the basic floristic complexes in the interfluvium between the Kama and the Vyatka rivers. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2010;4:31-41. In Russian, English summary. doi: 10.35634/2412-9518-2025-35-3-297-310
 80. Kamelin RV. Flora Syrdaryinskogo Karatau. Materialy k floristicheskomu raionirovaniyu Sredney Azii [Flora of the Syr Darya Kara Tau. Materials on floristic subdivision of Middle Asia]. Leningrad: Nauka; 1990. 146 p. In Russian
 81. Nikiforova LD. Dinamika landshaftnykh zon golotsena severo-vostoka Evropeyskoy chasti SSSR [Dynamics of the Holocene landscape zones in the North-East of the European part of the USSR]. In: *Razvitiye prirody territorii SSSR v pozdnem pleystotsene i golotsene* [Evolution of nature of the USSR area in the Late Pleistocene and Holocene]. Moscow: Nauka; 1982. pp. 154-162. In Russian
 82. Neishtadt MI. Istoriya lesov i paleogeografiya SSSR v golotsene [Forest history and palaeogeography of the USSR in the Holocene]. Moscow: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1957. 405 p. In Russian
 83. Andreicheva LN, Marchenko-Vagapova TI, Buravskaya MN, Golubeva YuV. Prirodnaya sreda neopleistotsena i golotsena na Evropeyskom Severo-Vostoke Rossii [Environmental conditions of the Neopleistocene and Holocene in the North-East of European Russia]. Moscow: GEOS; 2015. 224 p. In Russian
 84. Elina GA, Lukashev AD, Yurkovskaya TK. Pozdnelednikovye i golotsen Vostochnoy Fennoskandii (paleorastitelnost i paleogeografiya) [Late Glacial and Holocene of East Fennoscandia (palaeovegetation and palaeogeography)]. Petrozavodsk: Karelian Research Centre RAS; 2000. 242 p. In Russian
 85. Nitsenko AA. K istorii formirovaniya sovremennykh tipov shirokolistvennykh lesov severozapada evropeyskoy chasti SSSR [On the history of formation of contemporary types of small-leaved forests in the North-West of the European part of the USSR]. *Botanicheskii Zhurnal* = *Botanical Journal*. 1969;54(1):3-13. In Russian

Информация об авторах:

Кучеров Илья Борисович, д-р биол. наук, с. н. с. лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

E-mail: atragene@mail.ru, IKucherov@binran.ru

Зверев Андрей Анатольевич, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия); с. н. с. лаборатории географии и экологии биоразнообразия, Центральный Сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>

E-mail: ibiss@rambler.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Ilya B. Kucherov, Dr. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of Vegetation Science, V.L. Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4827-4575>

E-mail: atragene@mail.ru

Andrei A. Zverev, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof. of the Department of Botany, Biological Institute, Tomsk National Research State University (Tomsk, Russian Federation); senior researcher of the Laboratory of Geography and Ecology of Biodiversity, Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the RAS (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4394-4605>

E-mail: ibiss@rambler.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 18.04.2025;
одобрена после рецензирования 19.05.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 18.04.2025;
approved after reviewing 19.05.2025; accepted for publication 11.12.2025.*

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 598.288.5 : 574.472 (571.16 + 571.17)

doi: 10.17223/19988591/72/7

Распространение и численность соловья-свистуна *Luscinia sibilans* и синего соловья *Luscinia cyane* на юго-востоке Западной Сибири

Сергей Петрович Гуреев¹, Олег Генрихович Нехорошев²

^{1, 2} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0009-0005-9576-4357>, gurvita@mail.ru

² oleg@green.tsu.ru

Аннотация. Проведен анализ распространения, путей расселения и динамики численности соловья-свистуна и синего соловья на границе их ареалов в Алтае-Саянском регионе и на Западно-Сибирской равнине за 50-летний период. Материалы собраны в 1979–1993 гг. в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау (55°01'–55°29' N, 88°07'–88°29' E) и в 1974–2024 гг. в Томской области (56°07'–59°42' N, 80°46'–89°03' E). Устойчивое гнездование с максимально высокой численностью обоих видов (до 30–60 особей/км²), сравнимое с оптимумами их ареалов на юге Дальнего Востока и в Приамурье, отмечено в низкогорье Кузнецкого Алатау. В Томской области у соловья-свистуна с начала 1990-х годов наблюдаются спорадичное не ежегодное гнездование, сокращение и пульсация ареала вплоть до полного отсутствия регистраций в течение нескольких лет. Не встречается западнее 85° в. д. Плотность населения в южной тайге не превышает 1–8 особей/км², неуклонно снижается от Причудымья на запад до долины Томи. Синий соловей продвинулся на север до средней тайги (59°11' N, 86°13' E) и на запад до Васюганского заповедника (56°37' N, 80°46' E). Плотность населения в южной тайге достигает 15–35 особей/км². Стал многочислен в пойменных ландшафтах, а на гнездование проникает в зону подтаежных лесов значительно южнее и западнее границ Томской области. В периоды высокой численности у соловья-свистуна отмечено образование плотных, а у синего – линейных гнездовых группировок (парцелл) из 2–5 пар с высокой синхронизацией сроков размножения. Это является адаптацией соловьев – поздно прилетающих дальних мигрантов – к успешному гнездованию в периферийных частях ареала. В Кузнецком Алатау расстояния между гнездами в таких группировках составили у соловья-свистуна 20–140, в среднем 75 ± 92 м, у синего – 70–200, в среднем 114 ± 106 м. При снижении плотности населения расстояния между парами увеличиваются, а парцеллярное гнездование становится менее выраженным, что чаще наблюдается в равнинной тайге Томской области.

Ключевые слова: границы ареалов, плотность населения, биотопическое распределение, парцеллярные группировки, Кузнецкий Алатау, Томская область

Источник финансирования: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2024-0006).

Для цитирования: Гуреев С.П., Нехорошев О.Г. Распространение и численность соловья-свистуна *Luscinia sibilans* и синего соловья *Luscinia cyane* на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 182–215. doi: 10.17223/19988591/72/7

ZOOLOGY

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/7

Distribution and abundance of Rufous-tailed Robin *Luscinia sibilans* and Siberian Blue Robin *Luscinia cyane* in the south-east of Western Siberia

Sergey P. Gureev¹, Oleg G. Nekhoroshev²

^{1, 2} *National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

¹ <https://orcid.org/0009-0005-9576-4357>, gurvita@mail.ru

² oleg@green.tsu.ru

Summary. Rufous-tailed Robin *Luscinia sibilans* (Swinhoe, 1863) and Siberian Blue Robin *Luscinia cyane* (Pallas, 1776) are taiga species of Siberian-Chinese origin that expanded westward into the Altai-Sayan Ecoregion and the West Siberian Plain during the first half of the 20th century. However, they remain poorly studied to date. This paper aims to analyze the dispersal routes, current distribution, habitat preferences, and population dynamics of these nightingales at the westernmost edge of their ranges in southeastern Western Siberia over a 50-year period.

The materials were collected between 1979 and 1993 in the northern low mountains of the Kuznetsk Alatau (55°01'-55°29'N, 88°07'-88°29'E) and from 1974 to 2024 in 14 districts of Tomsk Oblast (56°07'-59°42'N, 80°46'-89°03'E). These areas are grouped into five natural-geographical zones along the dispersal gradient of the nightingale, extending from east to west and from south to north: Prichulymye, Tom-Chulym interfluve, Priobye, Ob-Vasyugan interfluve, and Ket-Tym interfluve. Bird counts were conducted using the method developed by Yu.S. Ravkin, as well as the absolute mapping method on model sites. The total length of the routes was approximately 1.600 km in the Kuznetsk Alatau and more than 3.800 km in Tomsk Oblast.

In the Altai-Sayan mountain region, since the known distribution boundary in the Northeastern Altai, only the Siberian Blue Robin has expanded westward to the Northern and Northwestern Altai, reaching as far as the Tigirek and West Altai reserves over the past half-century. In the Kuznetsk Alatau, which lies entirely within the breeding range, both nightingale species actively colonize dark coniferous, aspen-fir (chernevaya) taiga, and mixed forests in low- and mid-mountain areas. Additionally, the Siberian Blue Robin nests in the pre-goltsy crooked forests of the highlands at altitudes up to 1000 meters.

Nightingales expanded eastward from the West Siberian Plain into the southern taiga of Yenisei Siberia at the beginning of the 20th century. Between the 1940s and 1970s, they advanced far north into the middle taiga, reaching the Turukhansk region

(62°20'N, 89°00'E) from the northern foothills of the Eastern Sayan along the Yenisei River valley, including the right bank and spurs of the Yenisei Ridge. Meanwhile, the Rufous-tailed Robin extended its range to the borders of the northern taiga (64°26'N, 87°32'E). Long-term observations revealed that their dispersal eastward into the southern taiga of Western Siberia (Tomsk Oblast) follows two main 'corridors' from Krasnoyarsk Krai, originating in the taiga of the northern foothills of the Eastern Sayan and the Kemchug Upland along the Chulym River valley; and another northward from Kemerovo Oblast along the northern spurs of the Kuznetsk Alatau and the Tom-Chulym interfluve. A more northern colonization route westward along the Ob-Yenisei watershed and the Ket River valley appears unlikely.

In Tomsk Oblast during the 1960s to 1990s, the Rufous-tailed Robin and Siberian Blue Robin inhabited only the southeastern part of the region, within the zone of sub-taiga forests and southern taiga, extending from the Middle Prichulymye and the Tom River basin to the Ob River valley. The stable northern limit of their distribution reached 57°N, with only isolated sightings recorded as far north as 58°N (*See Fig. 1*). To the west, their range extended in a narrow "tongue" along the left bank of the Ob River up to 82°E. They were not observed south or west of the borders of Tomsk Oblast on the West Siberian Plain. Since the early 1990s, the Rufous-tailed Robin has exhibited noticeable fluctuations and a contraction in its range. Its current distribution remains stable only in the Prichulymye, extending northward to 58°N. Westward, sightings are not recorded annually, are confined to the Tom River basin (84°-85°E), and are nearly absent in the Priobye. In contrast, the Siberian Blue Robin's nesting range has expanded significantly. In the Priobye and on the right bank of the Ob River, it has reached the boundary of the middle taiga at 59°N. In the Ob-Vasyugan interfluve, the Siberian Blue Robin has recently extended its range westward to 80°E. Furthermore, in 2018-2019, it was recorded nesting much farther south in the subtaiga mixed forest zone near Novosibirsk, and in July 2024, it was found on the Turtas River in the Uvatsky District of Tyumen Oblast - 450 km west of its previously known sites in Tomsk Oblast.

A consistently high nesting density of Rufous-tailed Robin (ranging from 10 to 45, with a mean of 28 individuals/km²) and Siberian Blue Robin (ranging from 11 to 40, with a mean of 30 individuals/km²) has been observed over many years, along with the greatest diversity of inhabited locations, in the northern low mountains of the Kuznetsk Alatau. These species prefer various habitats within dark coniferous and aspen-fir (chernevaya) taiga, as well as fir, coniferous-small-leaved, and aspen forests on mountain slopes and along river valleys. In some seasons, the abundance of Rufous-tailed Robin reaches 54-65 individuals/km², while that of Siberian Blue Robin reaches 50-60 individuals/km².

In the southern taiga of Tomsk Oblast, the Rufous-tailed Robin was abundant (8-15 individuals) only during the 1960s to 1980s in the Prichulymye and the Tom-Chulym interfluve. Over the past 50 years, significant fluctuations in population numbers have been observed, including complete absences of sightings for several years near the western range around Tomsk and in the Priobye. Population density nowhere exceeds 1-8 individuals per km² (*See Table 1*), and from the Prichulymye westward to the Tom River valley, it steadily decreases by a factor of 2 to 3.

The Siberian Blue Robin is distributed more evenly. From the 1960s to the 1990s, its abundance in the Prichulymye ranged from 13 to 30 individuals per square kilometer, while in the rest of the territory up to the left bank of the Ob River, it ranged from 2 to 12 individuals per square kilometer. During a 2- to 3-fold decline in population between 2000 and the 2010s, it remained common in the Prichulymye (2-9 individuals/km²) and in the Tom and Ob basins (1-4 individuals/km²). Over the past 5 to 10 years, nesting density throughout the southern taiga of Tomsk Oblast has increased three- to sixfold, reaching 15 to 35 individuals per square kilometer (*See Table 2*). A significant expansion in the diversity of habitats occupied by the species has also been

observed, including floodplain landscapes along the Ob River and the river valleys of the Ob-Vasyugan interfluvium.

During periods of high abundance, the Rufous-tailed Robin forms dense nesting groups, while the Siberian Blue Robin establishes linear vocal-nest groupings (parcels) consisting of 2-5 pairs with highly synchronized breeding periods. These birds persist in the same habitats for several consecutive years. This behavior represents an adaptation of nightingales - late-arriving long-distance migrants - to successful nesting in the peripheral parts of their range. When abundance decreases, the distances between nightingale nesting sites increase, and parcel nesting becomes less pronounced, with single pairs becoming more common; this pattern is more typical of the southern taiga in Tomsk Oblast. In the Kuznetsk Alatau, all Rufous-tailed Robin nests ($n = 45$) were located 20-300 m apart (mean 128 ± 180 m), with nests within dense groups spaced 20-140 m apart (mean 75 ± 92 m). Distances between groups ranged from 400 to 600 m. In linear groups of Siberian Blue Robins, nests ($n = 16$) and territorial singing males ($n = 11$) were observed 70-200 m apart (mean 114 ± 106 m), while single pairs were located 200-400 m from the linear parcel groups.

Currently, favorable nesting conditions with a high population density of Rufous-tailed Robin and Siberian Blue Robin - comparable to the optimal densities observed in their southern Far East ranges - are fully established in the mountain-taiga landscapes of the low mountains of the Kuznetsk Alatau. These conditions are still developing at the edge of their distribution in the flatland taiga of southeastern Western Siberia.

The article contains 1 Figures, 2 Tables and 81 References.

Keywords: range boundaries, population density, biotopic distribution, parcel groups, Kuznetsk Alatau, Tomsk region

Fundings: the study was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2024-0006).

For citation: Gureev SP, Nekhoroshev OG. Distribution and abundance of Rufous-tailed Robin *Luscinia sibilans* and Siberian Blue Robin *Luscinia cyane* in the south-east of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:182-215. doi: 10.17223/19988591/72/7

Введение

Соловей-свистун *Luscinia sibilans* (Swinhoe, 1863) и синий соловей *Luscinia cyane* (Pallas, 1776) – типичные таежные виды сибирско-китайского происхождения, которые с начала XX века активно расселяются в западном и южном направлении по таежным ландшафтам Алтае-Саянской горной страны и с середины века продвинулись от южной тайги левобережья Енисея на Западно-Сибирскую равнину [1–3]. Особенности современного распространения и численности этих видов соловьев до настоящего времени по всему ареалу, за исключением Дальнего Востока и Приамурья [4–9], остаются слабо изученными. Прежде всего, это касается территорий юго-востока Западной Сибири, где установлены западные и северные пределы их распространения. Высока вероятность того, что это области спорадического гнездования или области ареала, где граница имеет явно выраженный пульсирующий характер, как это наблюдается у соловья-свистуна

в горах Северо-Восточной Азии [10] и в Алтае-Саянском экорегионе в пределах Средней Сибири [11]. Известно, что периферийные популяции птиц характеризуются спорадическим распределением, резкими колебаниями численности и нерегулярным гнездованием [10, 12].

За 50-летний период накоплены данные о встречах соловья-свистуна и синего соловья в различных районах Алтае-Саянской горной страны, включая Кузнецкий Алатау (преимущественно наши исследования), и равнинной части Западной Сибири, в том числе Томской области. В опубликованных работах по орнитофауне и населению птиц того или иного района в повидовых очерках чаще всего приводятся фаунистические сведения, иногда материалы о численности, биотопическом размещении в периоды пролета и в гнездовой сезон. Однако полная картина современного распространения и динамики численности остается до конца не выясненной. Рассматриваемый в настоящей работе Кузнецкий Алатау полностью входит в гнездовой ареал, но представляет несомненный интерес, как самый северный горный массив в пределах Западно-Сибирской равнины, вытянутый в меридиональном направлении между Кузнецкой и Минусинской степными котловинами. Его северные отроги доходят до 56 параллели, достигают подтаежных лесов и южной тайги лесной зоны Томского Приобья, что способствует расширению границ обитания многих таежных видов птиц, в том числе и соловьев. В Томской области проходят северо-западная и северная границы обитания этих видов, которые по имеющимся сводкам и справочникам [13–16] определены приблизительно на основании находок первой половины прошлого века.

По сути, до сих пор единственными публикациями, где уточняются границы распространения соловьев на Западно-Сибирской равнине, основанные на наблюдениях, проведенных в 1940–1970-х гг., остаются работы К.А. Юдина [3, 17], С.С. Москвитина [18] и А.М. Гынгазова в соавторстве с С.П. Миловидовым [19]. Отсутствие более поздних исследований и обзоров по соловьям, несмотря на значительное число опубликованных работ по населению птиц, можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, это связано со спорадичностью распространения, низкой плотностью, резкими колебаниями численности в разные годы и нерегулярным гнездованием соловьев в некоторых районах исследований, особенно в периферийных популяциях на границе их ареалов. Во-вторых, с крайней нерегулярностью и неравноценностью таких исследований на рассматриваемой территории за многолетний период, например, в северных районах Томской области. В-третьих, с ограниченной доступностью предпочитаемых этими соловьями гнездовых территорий, которые они заселяют преимущественно в захламленных участках тайги и по труднопроходимым долинам таежных рек.

Цель работы – анализ путей расселения, современного распространения, территориального распределения и численности двух ранее слабо изученных видов соловьев рода *Luscinia* на границе ареалов в юго-восточной части Западной Сибири на территории Кузнецкого Алатау и Томской области.

Материалы и методики исследования

Соловей-свистун и синий соловей регистрируются в подавляющем большинстве случаев по поющим самцам во время учетов на маршрутах, проводимых, как правило, в утренние часы. Однако, несмотря на активное, хорошо определяемое, «дальнобойное» [6] пение самцов обоих видов, общеизвестны скрытность и осторожность соловьев, своеобразная динамика суточной активности пения в гнездовой период. Наибольшая активность в светлое время суток наблюдается только в период прилета и начала размножения. Большую часть гнездового сезона соловьи поют преимущественно в сумеречное и ночное время, а в период выкармливания почти замолкают. Все это приводит к трудностям в их обнаружении, пропускам и неполноте учетных данных. Для объективной оценки численности и достоверности гнездования необходимо проведение дополнительных учетов в сумеречное время, картирование всех гнездовых территорий на пробных площадках, желательно с детальным обследованием участков в поисках гнезд, что требует больших временных затрат. Такие методы стали широко использоваться в последние десятилетия при изучении сообществ, прежде всего, гнездящихся лесных птиц [20–22].

Наши исследования охватывают период с 1974 по 2024 гг. В Кузнецком Алатау полномасштабное изучение летнего населения птиц во всех высотных поясах от предгорных степей до высокогорных тундр выполнено нами на территории Кемеровской области и Республики Хакасия в 1978–1993 гг. Результаты опубликованы в ряде работ [23–25] и обобщены в монографии «Птицы Кузнецкого Алатау. Численность. Гнездовая биология. Структура и динамика сообществ» [26]. В настоящей статье использованы материалы по соловьям, собранные в 1979–1990 гг. только в северных низкогорьях в Тисульском районе Кемеровской области (Берикульский стационар). Район наблюдений охватывает лесные, таежные и таежно-черневые ландшафты на правобережье р. Кия от пос. Новый Берикуль до пос. Белогорск (в пределах географических координат 55°01'–55°29'N, 88°07'–88°29'E, 360–780 м над ур. м.). Учеты численности птиц на постоянных, не строго фиксированных маршрутах с нормой не менее 5 км за две недели наблюдений в каждом местообитании проведены с мая по сентябрь 1979–1983 гг. (5 лет) в 16 типах ландшафтных урочищ. Регистрировались все птицы с последующим раздельным пересчетом данных на площадь (количество особей на 1 км²) по среднегрупповым дальностям обнаружения [27, 28]. Дополнительные маршрутные учеты в местах предпочтительного гнездования соловьев с картированием территорий гнездящихся пар и гнездовых участков [29] выполнены с мая по август 1984–1990 гг. Общая протяженность основных маршрутов составила более 1200 км, дополнительных – около 380 км. Результаты учетов усреднены по половинам лета – с 16 мая по 15 июля и с 16 июля по 31 августа. Маршрутные учеты позволили получить сравнимые материалы по биотопическому размещению и численности всего населения птиц исследуемого района, но их явно недостаточно для выявления реальной плотности гнездования и ее много-

летней динамики у таких скрытных видов, как соловьи. В 1984–1988 гг. на постоянных пробных (модельных) площадках проводили абсолютный учет с картированием всех гнездовых территорий поющих самцов, гнездовых пар и обнаруженных гнезд [21].

В Томской области за 50-летний период (1974–2024) материалы собраны нами во время полевых экспедиций по изучению летнего населения птиц в зоне подтаежных лесов, южной и средней тайги в 14 административных районах в бассейнах рек Чулым, Томь, Обь и Кеть (в пределах географических координат 56°07'–59°42' N, 80°46'–89°03' E) и частично опубликованы [30–36]. Все районы объединены в пять природно-географических провинций в направлении расселения соловьев по градиентам с востока на запад и с юга на север (в скобках указаны годы проведения учетов и географические привязки):

1. *Причулымье*: Тегульдетский район (2017, Белоярское сельское поселение, пос. Белый Яр, болотная система Улук-Чаях, р. Чулым); Зырянский район (2012, Тонгульский заказник, р. Четь, р. Кия, с. Зырянское, пос. Тукай; 2017, Зырянское сельское поселение, с. Семеновка, с. Цыганово, р. Яя, болотно-лесной массив Челбак [36]); Асиновский район (2021, озера Тургайское и Щучье); Первомайский район (2023, Комсомольское сельское поселение, Октябрьский заказник, с. Комсомольск, р. Чичкаюл, р. Чулым; 2024, Куяновское сельское поселение, д. Малиновка, д. Березовка, пос. Городок, р. Чулым).

2. *Томь-Чулымское междуречье*: Томский район (1994–2001, 2014, 2024, городские округа Томск и Северск, р. Томь, р. Киргизка; 2008, 2010, долины притоков Томи Камышка, Самуська, Ушайка, Тугояковка [33]; 2016, Наумовское, Малиновское, Итатское сельские поселения). Дополнительно использованы неопубликованные материалы учетов и фаунистические заметки С.П. Миловидова по г. Томску и его окрестностям за период 1970–2010 гг.

3. *Приобье*: Кожевниковский район (1975–1977, Таганский заказник, д. Могильники, р. Таган, р. Обь; 1988–1990, 2013–2016, Кожевниковское сельское поселение, с. Киреевск, р. Обь); Шегарский район (2001, Иловский заказник, с. Вознесенка, д. Тызырачево, д. Федораевка; 2019, Северное сельское поселение, с. Гусево, с. Монастырка, д. Подоба, р. Мингерь; 2022, Трубачевское сельское поселение, с. Трубачево, с. Малобрагино, д. Бушуево, оз. Султуган, р. Обь, р. Аверичева, р. Елбогач); Томский район (1974–1975, Моряковское сельское поселение, с. Поздняково, р. Обь); Кривошеинский район (2018, 2020, Иштанское сельское поселение, с. Иштан, д. Кайбасово, р. Обь, р. Мингерь; 2020, Кривошеинское сельское поселение, с. Кривошеино, с. Жуково, с. Исламбуль, Першинский заказник, р. Обь, оз. Монатка; 2021, Красноярское сельское поселение, Першинский заказник, р. Монатка, с. Красный Яр, р. Обь); Молчановский район (2010, левобережье Оби, с. Молчаново; 2013, Верхне-Соровский заказник); Парабельский, Каргасокский районы (2008, 2009, долина р. Пайдугино, оз. Польшо-3 [34, 35]).

4. *Обь-Васюганское междуречье*: Бакcharский район (2008, 2009, бассейн рек Тетеринка, Андарма [32]; 2021, Васюганский заповедник, верховья р. Парбиг); Чаинский район (2013, Поскоевский заказник, р. Нюрса); Каргасокский район (1976, верховья р. Васюган, пос. Майск).

5. *Кеть-Тымское междуречье*. Верхнекетский район (1980–1982, пос. Нибига, Виссарионов бор [30]; 2009, пос. Клюквинка, Центральный, реки Кеть, Орловка, Ломоватая [34]).

Абсолютные высоты местности: на правом берегу Чулыма – 120–170, в долине и пойме Чулыма – 95–130, на междуречье Томи и Чулыма, куда заходят северные отроги Кузнецкого Алатау – до 180–210, в долинах и поймах Оби и Томи – 65–80, на левом берегу Оби 90–125, на Кеть-Тымском междуречье 120–145 м над ур. м. В каждом районе обследования маршрутные учеты проведены с мая по август по среднегрупповым дальностям обнаружения в междуречных, надпойменных и пойменных ландшафтах [27, 28]. Протяженность маршрутов в конкретном районе в соответствии с разнообразием местообитаний составила за сезон от 90 до 240 км, в целом за все годы – более 3800 км. Использованы данные по численности только в гнездовой период с момента прилета соловьев (конец мая – начало июня) до покидания выводками гнездовых участков (2-я декада июля). Это сравнимо с усредненными показателями их обилия в 1-й половине лета, которые чаще всего приведены в публикациях других авторов для этого региона [37–46]. В некоторых местообитаниях для исключения пропуска гнездящихся пар проводили дополнительные специальные учеты поющих самцов в сумеречное и ночное время. Материалы по кольцеванию птиц на учебно-научной станции ТГУ «Полигон Коларово» в 2010–2023 гг. предоставлены доцентом ТГУ С.И. Гашковым. Также в анализ включены данные доступных ресурсов Sibirds.ru и iNaturalist.org с точными фактами фоторегистраций соловьев в конкретных районах за 2015–2024 гг.

При описании обилия птиц использована шкала балльных оценок (редкий, обычный, многочисленный) А.П. Кузякина [47]. Показатели обилия, если нет иных уточнений, приводятся в особях/км². Для каждого района наблюдений результаты учетов за несколько лет в одних и тех же или однотипных лесных местообитаниях объединены. Для категорий «редкий» (0,1–0,9) и «обычный» (1–9) рассчитаны средние значения, для категории «многочисленный» (более 10) показан интервал значений от – до. Местообитания, где соловьи встречены крайне редко, эпизодически или отсутствовали (например, лесополевые биотопы, сельхозугодья, открытые верховые и низинные болота) в анализе не рассматриваются. При расчете средних расстояний между гнездами соловьев во всей выборке и в гнездовых агрегациях использованы средние арифметические значения со стандартным (среднеквадратическим) отклонением. Русские и латинские названия видов приведены по Е.А. Коблику и В.Ю. Архипову [48].

Результаты исследования и обсуждение

Распространение и границы ареалов. В Алтае-Саянской горной стране западной границей распространения соловья-свистуна и синего соловья указаны Северо-Восточный Алтай в районе Телецкого озера и Салаирский кряж, к югу до 51-й параллели в Центральном Алтае [13–15]. Эти сведения базируются на монографических сводках В.А. Хахлова [49] и П.П. Сушкина [2], которые обобщили материалы исследований, выполненных в конце XIX – начале XX века. В последние годы появились сведения о гнездовании обоих видов за пределами указанных границ в Центральном Алтае [50], о встречах и гнездовании синего соловья в Северном Алтае [51], в Западно-Алтайском заповеднике [52], в Северо-Западном Алтае в Тигирекском заповеднике [53]. Оба вида включены в Красную Книгу Алтайского края [54] в статусе «редкий вид на периферии и границе ареала». В Кузнецком Алатау, полностью входящем в гнездовой ареал, соловьи активно заселяют темнохвойную, черневую тайгу и смешанные леса в низкогорье и среднегорье северного, западного и восточного макросклонов, а синий соловей проникает на гнездование в предгорьцовые криволесья высокогорий на высотах до 1000 м [26]. На Западно-Сибирской равнине западная и северная граница распространения обоих видов проходит по долине Оби ниже устья Томи, к северу до 58-й параллели. Восточнее в Приенисейской Сибири северная граница распространения у синего соловья достигает 61-й параллели, у соловья-свистуна – 63-й [14–16]. Эти границы в Томской области определены еще в 1960–1970-х гг. [18, 19] и до сих пор не уточнялись.

Соловей-свистун. В середине прошлого века заселял все южные районы области от Томского Причулымья на востоке до Томска и долины Оби на западе. По данным С.С. Москвитина [18], на север доходил до среднего течения Чулыма, на запад – до 85° восточной долготы. Севернее в 1960-х годах обнаружен в верховьях р. Кеть в пределах Красноярского края [18, 55], а в Томской области – на междуречье Кети и Чулыма [19]. В 1980–1982 гг. встречен нами в кедровом массиве «Виссарионов бор» у пос. Нибига (58°17'N, 84°53'E) [30]. Постоянно гнезвился на Обь-Чулымском междуречье [18, 19]. В Приобье на левобережье Оби в 1967 г. отмечен на гнездовании примерно в 100 км к северо-западу от Томска в тайге междуречий в долине р. Икса у бывшей д. Карагай Бакчарского района (57°02'N, 82°57'E) [37, 56], где был обычен еще в 1990 г. [41]. Южнее по Оби в 1975 г. встречен у с. Киреевск Кожевниковского района [19]. В июне 1978 г. С.С. Москвитин его отмечал еще южнее – на границе с Новосибирской областью на р. Кинда у с. Базой (55°44'N, 83°21'E) [30]. Это самая южная находка в Томском Приобье. Однако в 1988–1990 и 2013–2016 гг. в Кожевниковском районе нами не обнаружен. Севернее соловей-свистун, как и синий соловей, за время многолетних наблюдений (1970–1990 гг.) ни разу не отмечен в южно-таежной пойме Оби в Кривошеинском, Чаинском и Колпашевском районах [41, 57, 58].

С 2000-х годов по настоящее время на востоке области отмечен по всему Причулымью (рис. 1): на юге от границы с Красноярским краем, на се-

вере до р. Чичкаюл и оз. Большие Чертаны (57°36'N, 86°12'E), в Нижнем Причулымье и севернее по Оби не встречается [36, 41, 42, наши данные]. На Обь-Чулымском междуречье, в окрестностях Томска и в бассейне Томи встречается спорадично и не ежегодно [34, 47, наши данные]. Фактически перестал регистрироваться по всей долине и на левобережье Оби от южной границы области. В Приобье нами встречен лишь дважды: в 2013 г. в Верхне-Соровском заказнике у оз. Слалешное (57°32'N, 84°15'E) и в 2018 г. в среднем течении р. Мингерь в 8 км ниже д. Подоба на границе с Большим Обским болотом (57°05'N, 84°11'E). В XXI веке соловья-свистуна ни разу не встретили во всем Томском Привасюганье [44], Прикетье [34, 43, наши данные] и Притыме [35, 45].

Синий соловей. В середине прошлого века, по данным С.С. Москвитина [18], граница распространения синего соловья проходила на востоке области от среднего течения Чулыма до Томска и захватывала весь бассейн Томи. В 1970-х годах уточнено, что северная граница в Томской области проходит по средней Кети у пос. Белый Яр (58°26'N, 85°02'E) [19] и с. Коломино на Оби (57°50'N, 83°20'E) [59], а западная идет на правобережье Оби вдоль южных границ Васюганья по долине р. Иксы у пос. Карагай (57°02'N, 82°57'E) [37, 56], у с. Бакчар (57°01'N, 82°04'E) и долине р. Шегарки у д. Маркелово и Гынгазово (56°38'N, 83°35'E) [19].

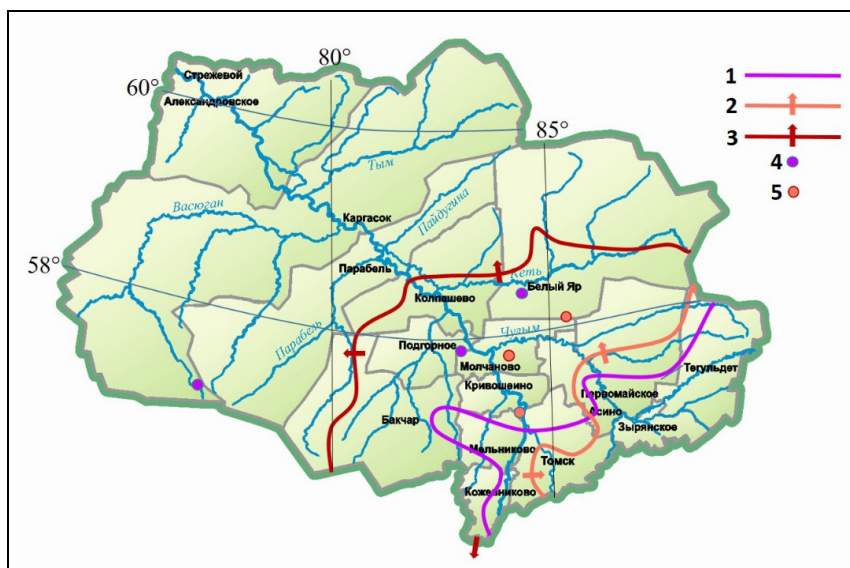


Рис. 1. Границы распространения соловья-свистуна *Luscinia sibilans* и синего соловья *Luscinia cyane* в Томской области. Границы распространения: 1 – обоих видов в 1960–1990 гг., 2 – соловья-свистуна в 2000–2024 гг., 3 – синего соловья в 2000–2024 гг. Единичные точки встреч: 4 – синего соловья в 1960–1990 гг., 5 – соловья-свистуна в 2000–2024 гг.

[Fig. 1. Distribution boundaries of the Rufous-tailed Robin *Luscinia sibilans* and the Siberian blue Robin *Luscinia cyane* in the Tomsk region. Distribution boundaries: 1 - both species in 1960-1990, 2 - Rufous-tailed Robin in 2000-2024, 3 - Siberian blue Robin in 2000-2024. Single meeting points: 4 - Siberian blue Robin in 1960-1990, 5 - Rufous-tailed Robin in 2000-2024]

Нами встречен на гнездовании в 1976 г. в 350 км западнее долины Оби в верховьях р. Васюган у с. Майск Каргасокского района (57°48'N, 77°13'E); в 1977 г. – в долине Оби у с. Вороново и д. Еловка Кожевниковского района (55°56'N, 83°44'E) в 20 км от границы с Новосибирской областью. На р. Таган у д. Могильники (56°07'N, 84°02'E) 4 июля 1977 г. в сеть отловлена взрослая самка с хорошо выраженным наседным пятном, у д. Поздняково на Оби (56°40'N, 84°19'E) 13 июня 1977 г. добыт самец с увеличенными гонадами. В средней и северной тайге лесной зоны Приобья не обнаружен [38, 39]. В 1980–1990-х годах мы постоянно встречали синего соловья на правобережной террасе и островах Оби у с. Киреевск, а на левобережном междуречье у с. Плотниково он стал обычным и местами многочисленным видом [41]. Пойму на Оби не заселял, известны только два случая отловов в сеть самца (25 июня 1988 г.) и самки (16 июня 1990 г.) синего соловья у оз. Монатка (57°21'N, 84°07'E) (личное сообщение С.И. Гашкова).

За последние 30 лет подтверждены повсеместное распространение и стабильное гнездование синего соловья по всему указанному ареалу, выявлено его продвижение в северном и западном направлении (рис. 1). Широко распространен по всему Причулымью, на Томь-Чулымском междуречье и в бассейне Томи [33, 40, 41, наши данные]. Постоянно встречается в долине Оби и в пойме от южных границ области до Колпашевского района, включая Нижнее Причулымье (57°36'N, 84°17'E) и Прикетье [40, 42, наши данные]. В 2009 г. встречен нами на Кеть-Тымском междуречье на р. Орловка (59°11'N, 86°13'E) и в Кеть-Касском заказнике (59°03'N, 88°11'E) [34]. Но пока, как и соловей-свистун, не встретился во всем Томском Причтырье [35, 45]. В 2023 г. Дмитрий Низовцев [60] сфотографировал самку и слетка 5 августа в 50 км севернее у оз. Карасевое в Колпашевском районе (58°16'N, 82°22'E). На сегодня это самая северная находка на левобережье Оби. На Обь-Васюганском междуречье в Бакчарском районе в 2008 г. синий соловей был обычен примерно в 40 км западнее с. Бакчар в среднем течении р. Андарма [33]. В 2021 г., по нашим данным, еще в 45 км на юго-запад от р. Андарма их было много в верховьях р. Парбиг на территории Васюганского заповедника (56°37'N, 80°46'E). В 2013 г., примерно в 130 км к северо-востоку встречался на территории Чаинского района в Посковском заказнике (57°49'N, 82°04'E), но в 2003–2005 гг. западнее и севернее по всему Привасюганью в пределах Каргасокского района не обнаружен [44].

Можно уверенно утверждать, что в Томской области оба вида соловьев заселяют только восточную часть региона в пределах подзоны подтаежных лесов и южной тайги, простирающейся на север до 59°30'N. У соловья-свистуна с начала 1990-х наблюдается сокращение области распространения. Границы ареала «заметно пульсируют», устойчивы только в Причулымье. Западнее встречи регистрируются не ежегодно, ограничены бассейном р. Томи и практически отсутствуют в Приобье. Современная граница гнездового ареала синего соловья продвинулась от долины Оби на запад до 80°E. Более того, в 2018–2019 гг. впервые найден на гнездовании

в Ботаническом саду Новосибирского Академгородка [61], входящего в зону подтаежных смешанных лесов, где он ранее в гнездовой период не встречался [42, 62]. В июле 2024 г. самца на вероятном гнездовом участке наблюдали на р. Туртас в Уватском районе Тюменской области [63], что примерно на 450 км западнее его мест регистрации в Томской области. Северная граница обитания этого вида на правобережье Оби вышла за 59 параллель, но требуются дополнительные исследования, так как в Кargasокском районе они не проводились 15 лет, в Александровском – более 50 лет.

Территориальное распределение и численность. Для Кузнецкого Алатау в конце 1990-х годов А.А. Васильченко [64] описывает соловья-свистуна и синего соловья как редких гнездящихся птиц (0,3–0,8), предпочитающих темнохвойную и черневую тайгу в границах горнолесного пояса. Подробный анализ пространственного распределения, сезонной и многолетней динамики численности этих соловьев во всех высотных поясах от предгорных степей до высокогорных тундр на северном (Кемеровская область) и восточном (Республика Хакасия) макросклонах изложен в монографии С.П. Гуреева и К.В. Торопова [26]. В Томской области помимо фаунистических данных накоплены и систематизированы материалы учетов, проведенных по единой методике [27] разными исследователями. Это позволило сделать ряд обобщений по распределению и численности соловьев в гнездовой период и выявить их изменения за 50 лет. Неопубликованные результаты наших исследований за 30-летний период представлены в табл. 1, 2.

Соловей-свистун. В северных низкогорьях Кузнецкого Алатау в гнездовой период (1-я половина июня – 1 половина июля) каждый год был многочисленным в черневой склоновой тайге и пихтово-мелколиственных лесах (20–45, в среднем 34), а также в темнохвойной тайге, крупнотравных осиновых лесах, в долинных пихтово-осиново-березовых лесах по р. Мокрый Бериккуль и кедрово-пихтово-березовых редколесьях (10–19, в среднем 13). В остальных лесных, лесолуговых местообитаниях и на зарастающих вырубках был обычным (2–9), редким на припоселковых лугах-покосах с куртинами темнохвойных пород (0,2–0,6) и полностью отсутствовал в сосновых посадках и в поселке. По годам наибольшие колебания численности соловья-свистуна отмечены в разреженных мелколиственных и долинных лесах, а также в глухой березово-кедрово-пихтовой тайге. Здесь за 5-летний период (1979–1983) в отдельные сезоны он был и редким, и обычным, и многочисленным, плотность населения изменялась в 3–10 раз (0,9–20). С другой стороны, в 1984–1988 гг. в наиболее предпочитаемых черневых, пихтовых и осиново-пихтовых лесах он всегда оставался многочисленным, а обилие на маршрутах в отдельные сезоны достигало 54–65 особей/км². При картировании всех поющих самцов, гнездовых участков и гнезд на модельных площадках в этих местообитаниях плотность населения составляла 32–40 пар/км², что сопоставимо с результатами маршрутных учетов [26]. Отметим, что в июне 2005 г. в этом районе на всех участках низкогорий соловей-свистун встречался реже [65].

Таблица 1 [Table 1]
Плотность населения соловья-свистуна *Luscinia sibilans* в гнездовой период в различных ландшафтах Томской области (особей/км²)
[Population density of Rufous-tailed Robin *Luscinia sibilans* during the nesting period in various landscapes of the Tomsk region (individuals/km²)]

Ландшафты, местообитания [Landscapes, habitats]	Причулымье [Prichulyumye]		Томь-Чулымское междуречье [Tom-Chulyum interfluve]			Приобье [Priobyue]		Обь-Васюганское междуречье [Ob-Vasyugan interfluve]		
	2012, 2017	2023–2024	1994– 2001	2014, 2016	2024	1988–1990, 2013–2016	2018– 2022	2013	2021	
Лесные междуречные и надпойменные ландшафты [Forest intertidal and above-floodplain landscapes]										
Елово-кедрово-пихтовой тайга [Spruce-cedar-fir taiga]	2	2	0	0	–	0	0	0	0	
Темнохвойная заболоченная тайга [Dark coniferous swampy taiga]	4	6	0,4	0	3	0	1	0	0	
Темнохвойно-мелколиственные леса [Dark coniferous-small-leaved forests]	0,8	8	7	0,1	0	0	2	0	0	
Темнохвойно-мелколиственные заболоченные леса [Dark coniferous-small-leaved swamp forests]	0,7	4	2	2	1	0	0,7	0	0	
Сосново-лиственные леса [Pine-deciduous forests]	0	0	2	2	0	0	0	0	0	
Сосновые боры [Pine forests]	0,3	0	0	0	–	–	0	–	–	
Осиново-березовые леса [Aspen-birch forests]	1	0	1	0	–	0	0,2	0	0	
Пойменные ландшафты [Floodplain landscapes]										
Березово-осиново-ивовые леса [Birch-aspen-willow forests]	0	0,4	3	0	0	0,1	1	0	–	
Лесолуговые биотопы поймы [Forest-meadow floodplain biotopes]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Пойменные луга с кустарниками [Floodplain meadows with shrubs]	0	0	0	–	–	0	0	0	–	

Примечание. Прочерк означает, что учеты не проводились.
 [Note. A dash means that no accounting has been carried out].

Таблица 2 [Table 2]
Плотность населения синего соловья *Luscinia sylvia* в гнездовой период в различных ландшафтах Томской области (особей/км²)
[Population density of Siberian blue Robin *Luscinia sylvia* during the nesting period in various landscapes of the Tomsk region (individuals/km²)]

Ландшафты, местообитания [Landscapes, habitats]	Причудымье [Prichulyumye]		Томь-Чудымское меж- дуречье [Tom-Chulym interfluve]			Приобье [Priobyel]	Объ- Васюганское междуречье [Ob-Vasyugan interfluve]		
			1994– 2001	2014, 2016	2024				
Год наблюдений [Year of observations]	2012, 2017	2023– 2024				1988– 1990, 2013– 2016	2013	2021	
Лесные междуречные и надпойменные ландшафты [Forest intertidal and above-floodplain landscapes]									
Елово-кедрово-пихтовой тайга [Spruce-cedar-fir taiga]	10–15	27–34	2	3	–	2	11–19	6	18
Темнохвойная заболоченная тайга [Dark coniferous swampy taiga]	26	15–30	12	4	0,6		27–32	1	11
Темнохвойно-мелколиственные леса [Dark coniferous-small-leaved forests]	3	20–22	7	2–5	9	7	17–26	0	27
Темнохвойно-мелколиственные заболоченные леса [Dark coniferous-small-leaved swamp forests]	5	16–26	3	2	5	2	21	2	8
Сосново-лиственные леса [Pine-deciduous forests]	0	5	2	5	1	0,6	4	0	2
Сосновые боры [Pine forests]	0,6	6	0	0	–	–	0	–	–
Осиново-березовые леса [Aspen-birch forests]	0	4	0	1	–	0	2	0,8	3
Пойменные ландшафты [Floodplain landscapes]									
Березово-осиново-ивовые леса [Birch-aspen-willow forests]	0	4	0	3	1	0,6	8–25	0,3	–
Лесолуговые биотопы поймы [Forest-meadow floodplain biotopes]	0,3	0,6	0,2	0	0	0	4	0	0,2
Пойменные луга с кустарниками [Floodplain meadows with shrubs]	0,8	0,2	0	–	–	0	0,7	0	–

Примечание. Прочерк означает, что учеты не проводились.
[Note. A dash means that no accounting has been carried out].

В 2006–2007 гг. в заповеднике «Кузнецкий Алатау» в юго-западной части у кордона «Средняя Маганакова» и в северной части в верховьях р. Кия у кордона «Безыманный» он был только обычным или редким в темнохвойной и в смешанной полузаболоченной тайге [66, 67].

Из всех Алтайских горных провинций в гнездовой период этот соловей был многочисленным только в 1960-х годах в черневом низкорье Северо-Восточного Алтая в осиново-пихтовой и кедрово-пихтовой тайге (8–14) [68]. В 1998 г. его здесь стало меньше в 2–4 раза, многочисленным (17–27) оставался лишь в период прилета и пролета, а на гнездовании (2-я половина июня – 1-я половина июля) был обычен [69]. По нашему мнению, такие различия связаны с неполнотой учетов и неточным разделением сезона на предгнездовой (пролетный) и гнездовой периоды. По нашим многолетним наблюдениям в Кузнецком Алатау, весенний пролет соловьев-свистунов не выражен. Самцы по прилету начинают очень активно петь сразу на гнездовых участках. Численность резко возрастает обычно в течение 2–4 дней после регистрации первых особей. Самки появляются через 1–2 дня и сразу приступают к постройке гнезд. В большинстве гнезд откладка яиц заканчивается к 15–20 июня, когда интенсивность пения самцов снижается в 2–3 раза, и они значительно реже регистрируются на учетах [26]. Таким образом, его высокое обилие после прилета в 1-й половине июня 1998 г. (17–27) – это не «интенсивный пролет на фоне гнездования» [69], а период активного пения территориальных самцов в начале сезона размножения. С другой стороны, вполне вероятно, что с конца XX века наблюдается явный спад численности соловья-свистуна, отмеченный нами как в Кузнецком Алатау, так и в равнинной тайге Западной Сибири.

В Томской области начал гнездиться только с начала 1950-х гг. В Причулымье в 1960–1970-х гг. в Тегульдетском районе численность в наиболее предпочитаемых смешанных, лиственнично-темнохвойных и елово-пихтовых лесах достигала 8–15 [18], на левобережном Причулымье – 3–5, на Кеть-Чулымском междуречье – 1–2 пары/км² [19]. В 1994 г. в окрестностях пос. Четь-Конторка и по Чети на гнездовании был многочисленным в березово-темнохвойных заболоченных лесах (11), обычным – почти во всех междуречных и пойменных лесах, а также на зарастающих вырубках (1–8) и редким – в сосняках (0,5) [41]. Уже в 1998–2001 гг. в Тегульдетском и Зырянском районах его обилие снизилось в 4–5 раз: обычным он оставался только в темнохвойной тайге, пихтачах и березово-темнохвойных лесах (по 2), в остальных лесных местообитаниях, как и севернее в Первомайском районе у оз. Большие Чертаны и по р. Чичкаюл, был редким (0,1–0,9) или отсутствовал [40]. По нашим данным (табл. 1), в Причулымье в 2012 г. его встретили только в темнохвойно-мелколиственном лесу в долине р. Четь (2). В 2017 г. в Тегульдетском и Зырянском районе обилие в смешанных лесах и тайге не превышало 1–4 особи/км². Изредка встречался в других лесных биотопах. В 2023–2024 гг. в Первомайском районе численность увеличилась в несколько раз. Отмечен во всех таежных и темнохвойно-мелколиственных лесах, включая заболоченные (2–8). По берегам р. Чичкаюл на отрезке реки в 10–12 км мы регистрировали до 5–6 поющих

самцов. На юге района у д. Малиновка обычен в заболоченной тайге (6) и редок в березняках-ивняках в высокой пойме р. Чулым (0,4).

На *Томь-Чулымском междуречье* в Томском районе наибольшая численность (8–11 пар/км²) отмечена в 1960-х гг. в таежных массивах восточнее Томска [18, 19]. С тех пор до настоящего времени прослежены периоды спадов и увеличения обилия этого соловья, но он нигде не был многочисленным. В 1970-х, по данным С.П. Миловидова, изредка гнезвился в Университетской роще и в зеленой зоне г. Томска [70], а в окрестностях в темнохвойных лесах одного самца встречали на 8–10 км маршрута. В 1980–1989 гг. в парках Томска и по городским окраинам стал исключительно редким (0,03–0,06) [46], в 1990-х перестал регистрироваться совсем [31]. В 1994–2001 гг. в санитарно-защитной зоне СХК у г. Северска, где полностью отсутствовало посещение людей, чаще всего мы регистрировали соловья-свистуна (1–2 самца на 2 км маршрута) в хвойно-лиственных и мелколиственных лесах (1–7) и редко в заболоченных пихтачах (0,4). В 2008–2010 гг. крайне редко его отмечали в лесных биотопах по долинам притоков р. Томи [33]. В 2014–2016 гг. на междуречье в слабо освоенных северных участках района он обычен в хвойно-лиственных лесах (2) и редок в темнохвойных (0,1), а у Томска единственное гнездо найдено в 2015 г. В последующие годы его здесь встречали лишь эпизодически вплоть до 2023 г. По фоторегистрациям Андрея Баздырева самец встречался у с. Семилужки 13 июля 2023 г. и 20 июня 2024 г. [71]. В июне–июле 2024 г. его обилие в хвойно-лиственных лесах вновь составило 1–3 особи/км². На учебно-научной станции ТГУ «Полигон Коларово» за 14 лет постоянных отловов птиц (2010–2023) этот соловей попал в сеть только дважды – 22 июня 2016 г. (самка) и 17 июня 2019 г. (самец).

В *Приобье* редок и распространен очень спорадично. В 1967 г. в Бакчарском районе в глубинной тайге у бывшей д. Карагай был редок в приречных хвойных лесах по р. Икса (0,3) [37]. Там же в 1990 г. его было в два-три раза больше в тайге (2) и долинных мелколиственных лесах (0,5) [41]. В XXI веке нами в 2013 г. единожды встречен в Верхне-Соровском заказнике в Молчановском районе в прирусловом мелколиственном лесу на р. Тадамга (0,1). За пять лет исследований в долине Оби и на междуречьях в Шегарском и Кривошеинском районах (2018–2022 гг.) отмечен только на пролете в июне 2018 г. в среднем течении р. Мингерь на границе с Большим Обским болотом. Здесь был обычен в прирусловой заболоченной тайге и темнохвойно-лиственном лесу (1–2), редок в заболоченном густом березово-пихтовом лесу и крупнотравном осиннике вдоль русла реки (0,2 и 0,7). С одного места в течение только двух дней слышали одновременно песни трех самцов. Более нигде за весь период исследований не обнаружен.

На *Обь-Васюганском междуречье* западнее 82° в. д., как и во всем Привасюганье, Прикетье и Притымье соловей-свистун не встречался.

Синий соловей. В северных низкогорьях Кузнецкого Алатау в 1979–1983 гг. в гнездовой период (1-я половина июня – 1 половина июля) все годы был многочисленным в березово-кедрово-пихтовой тайге, черневой

тайге и ивово-березовых лесах с лугами и кустарниками по долинам рек и ручьев (22–40, в среднем 30). В прочих лесах черневого низкогорья и в кедрово-пихтово-березовых редколесьях в низинах он также многочислен, но его обилие ниже (11–17, в среднем 14). Обычен в осиновых, молодых березово-сосновых лесах и на вырубках (1–5), редок на внепойменных лугах с облесенными участками (0,2). В отдельные сезоны в 1984–1988 гг. в наиболее предпочитаемых участках тайги его численность на маршрутах достигала 50–60 особей/км². При картировании всех поющих самцов, гнездовых участков и гнезд на модельных площадках плотность гнездования была не менее 28–35 пар/км² [26]. Отметим, что в июне 2005 г. в этом районе во всех участках низкогорий синий соловей был весьма обычен [65]. В 2006–2007 гг. в заповеднике «Кузнецкий Алатау» в юго-западной части у кордона «Средняя Маганакова» этот соловей также был многочисленным в темнохвойной тайге и обычен в смешанных лесах, а в северной части в верховьях р. Кия у кордона «Безыманный» – обычен только в смешанной полузаболоченной тайге [66, 67].

Из всех Алтайских провинций в 1960-х годах на гнездовании он многочислен в черневой тайге (29) и обычен (2–9) в других лесах низкогорий и среднегорий Северо-Восточного Алтая [68], но в конце XX века его обилие здесь не превышало 1–3 особи/км² [69]. Западнее в таежных низкогорьях Северного Алтая в 1979–1983 гг. в отдельные годы был обычен (1–4), в другие не встречался совсем [51]. Однако уже в 2005–2006 гг. в Северо-Западной Алтайской провинции в Тигирекском заповеднике его было много (36) на гнездовании в осиново-березово-пихтовых лесах низкогорий [53]. Эти данные также подтверждают активное продвижение синего соловья на запад по горам Южной Сибири.

В Причудлырье в 1960-х годах высокая численность (до 20 пар/км²) отмечена в елово-пихтовых лесах в бассейне среднего Чулыма, где у пос. Четь-Конторка на маршруте длиной в 47 км зарегистрирован 91 поющий самец [18]. Через 30 лет (1994 г.) здесь же на гнездовании был многочисленным в различных темнохвойно-лиственных и осиново-березовых лесах (13–30), обычен в тайге, в сосново-березовых лесах и на зарастающих вырубках (4–6) [41]. В 1998–2001 гг. в Среднем Причудлырье повсеместно (Тегульдетский, Зырянский, Первомайский районы) его обилие резко упало и во всех таежных, лесных и пойменных ландшафтах не превышало 2–9 особей/км² (возможно, это связано с неполнотой учетов) [40].

По нашим данным (табл. 2), в 2012 и 2017 гг. в Зырянском и Тегульдетском районах синий соловей опять был многочисленным в тайге (10–15), особенно в темнохвойных заболоченных лесах в долине р. Четь (26), обычен в темнохвойно-лиственных лесах (3–5), редок в облесенных поймах Чулыма и Яи (0,3–0,8). На левобережье Чулыма в Асиновском районе в смешанной тайге у оз. Тургайское в июне 2021 г. плотность гнездования составила 21 особь/км², на маршруте в 2,5 км на гнездовых участках регистрировали до 5 поющих самцов. Судя по фоторегистрациям Константина Самодурова, регулярно гнездится в этом районе с 2016 г. [71]. В 2023–2024 гг. на правобережье Чулыма в Первомайском районе отмечены самая

высокая за все годы наблюдений численность синего соловья и разнообразие заселенных им местообитаний. Он входит в группу доминирующих видов и многочислен (15–34) во всех таежных и смешанных лесах с участием темнохвойных пород, включая заболоченные, обычен (2–9) в сосновых борах, в смешанных сосновых и осиново-березовых междуречных и пойменных лесах. В июне – начале июля 2023 г. на 3-километровых маршрутах на приречных террасах р. Чичкаюл и в заболоченной тайге междуречья встречали до 10–13 поющих самцов, в прибрежных смешанных лесах у озера Малые Чертаны – 4–5 птиц на 5 км маршрута. В июне 2024 г. на междуречье у д. Малиновка в захлавленной тайге с одного места неоднократно слышали 2–3, на маршруте в 2,5 км – до 6–8 территориальных самцов.

На *Томь-Чулымском междуречье* в Томском районе заселяет преимущественно загущенные таежные или хвойно-лиственные, часто увлажненные леса с густым подлеском и развитым подростом темнохвойных пород. В 1960-е годы плотность гнездования в этих местообитаниях достигала 20 пар/км² [18]. В 1970-х, по данным С.П. Миловидова, у Томска в «таежках» на правобережной террасе Томи на 5 км маршрута встречали по 2–4 поющих самца, обычен был в городских парках, скверах, лесопарках (2). Уже в 1980–1989 гг. оставался обычным только в окрестных темнохвойно-березовых лесах и лесопарках Академгородка (по 2), а в городских скверах и парках стал совсем редким видом (0,07–0,09) [46]. В 1994–2001 гг. в санитарно-защитной зоне СХК у г. Северска на 4-километровом маршруте вдоль водохранилищ-отстойников в период прилета мы регистрировали до 10–12 поющих самцов. Многочислен был в темнохвойной заболоченной тайге (12), обычен в остальных хвойно-лиственных лесах (2–7). В осиново-березово-сосновых лесопарках вокруг г. Северска его было в 3–5 раз меньше (2).

В XXI веке в Томском районе из-за сокращения участков таежных лесов, особенно в окрестностях Томска и Северска, синий соловей начал заселять осиново-березовые леса и загущенные ивняки-березняки в пойме р. Томи, но нигде не стал многочисленным. В 2008–2010 гг. его обилие в долинах правых притоков р. Томи составило 3–4 особи/км² [33]. В 2014, 2016 гг. в лесных местообитаниях северной части Томского района, по нашим данным, оно было таким же (2–5), а в 2024 г. в окрестностях Томска в хвойно-лиственных лесах увеличилось в 2 раза (5–9). По фоторегистрациям [71] с 2015 г. самцов и пары синего соловья регулярно встречают у Томска, Северска, в Ларинском заказнике, на левобережье Томи, особенно часто в 2023–2024 гг. В 2018, 2021 и 2024 гг. Андрей Баздырев отметил его на гнездовании в захлавленном участке леса в микрорайоне Солнечный г. Томска [71]. На учебно-научной станции ТГУ «Полигон Коларово» за 14 лет постоянных отловов (2010–2023 гг.) в сети поймано 66 синих соловьев, при этом после 2015 г. – 57. Количество отловов за один сезон составило 3–8 (в 2018 г. – 17 птиц). За все годы в июне поймано 27, в июле – 12, в августе – 27. В сети попадали как взрослые самцы ($n=31$) и самки ($n=15$), так и молодые птицы ($n=20$). Среди самок было 9 птиц с выра-

женным наседным пятном: по три в 2016 и 2018 гг., по одной в 2017, 2019 и 2023 гг. Один и тот же окольцованный самец повторно отловлен 4 раза – в июне 2018 и в июне-июле 2019 г. Все эти материалы определенно доказывают стабильное гнездование в окрестностях Томска.

В *Приобье* за 50 лет прослежено расширение разнообразия заселяемых местообитаний и заметное увеличение численности вида в таежных ландшафтах и пойменных лесах, особенно в последние 5–10 лет. Если в 1967 г. по р. Икса он был обычен только в смешанных полузаболоченных и приречных хвойных лесах (2–4), то в 1990 г. стал многочислен в темнохвойной тайге и березово-осиновых лесах (по 14), обычен в приречных и смешанных лесах в долине р. Обь (2–6) [37, 41]. Южнее, у с. Киреевск, по нашим данным, в конце 1980-х и в 2013–2016 гг. заселял елово-пихтовые леса на островах Оби (7) и смешанные леса на правобережной террасе (0,6). В 2001 г. был обычен в смешанных лесах по р. Шегарка и кромкам облесенных болот в Иловском заказнике (2–4). У с. Мельниково в 2006–2007 гг. многочислен на облесенных низинных болотах (10) и редок в пойме Оби (0,5) [42]. В 2018–2022 гг. в Шегарском и Кривошеинском районах, по нашим данным (см. табл. 2), многочислен (11–32) в елово-кедрово-пихтовой (в том числе заболоченной) тайге, в надпойменных и прирусловых хвойно-лиственных, в пойменных осиново-березово-ивовых лесах. Обычен в смешанных сосновых, мелколиственных лесах и в лесолуговой пойме Оби (2–4), редок в пойменных закустаренных лугах с ивняками (0,7). При этом в пойменных ландшафтах синий соловей стал активно гнездиться только в последние годы.

На *Обь-Васюганском междуречье* впервые отмечен в 1976 г. в верховьях р. Васюган, где был редок в прирусловой темнохвойной тайге (0,6). На северо-западе области во всем бассейне р. Васюган в 2003–2005 гг. не встречался ни разу [44]. В 2008 г., по нашим данным, был обычен в хвойно-лиственных лесах (2–4), редок в темнохвойной тайге и мелколиственных лесах (0,4–0,9) в среднем течении рек Тетеринка и Андарма [32]. В Поскоевском заказнике в 2013 г. в тайге его было больше в три раза (6), чем в хвойно-лиственных лесах (1–2). В верховьях р. Парбиг в Васюганском заповеднике в 2021 г. синий соловей уже был многочислен в елово-кедрово-пихтовой тайге и темнохвойно-лиственных лесах (18 и 27). В 2,5 раза меньше его в заболоченных участках тайги и смешанных лесов вдоль русла реки (8–11). Обычен в сосново-лиственных и осиново-березовых лесах (2–3).

На восток Западно-Сибирской равнины в Приенисейскую Сибирь эти виды соловьев распространились в начале XX века [1], к 1940-м годам стали обычными в темнохвойной тайге северных предгорий Восточного Саяна [17]. В 1970–1990 гг. они уже многочисленны (до 10–20 и более пар/км²) в таежных лесах Кемчугского нагорья [72], в Енисейской южной тайге, в предгорно-низкогорной части Восточного Саяна и долине Енисея [73]. Более того, в отличие от Западной Сибири, по правобережью Енисея и отрогам Енисейского кряжа оба вида продвинулись далеко на север в среднюю тайгу, где в Туруханском районе на экологической станции ИПЭЭ «Мир-

ное» (62°20' N, 89°00' E) синий соловей редок, а соловей-свистун обычен и даже многочислен в приречных и пойменных лесах [74]. Еще севернее (64°26' N, 87°32' E) плотность населения последнего в лесокустарниковой пойме Енисея достигала 8–20 особей/км² [75].

Таким образом, у западных границ ареалов самая высокая плотность гнездования обоих видов соловьев и разнообразие заселяемых ими местообитаний наблюдаются в северных таежных низкогорьях Кузнецкого Алатау и связанных с ними районах Западной Сибири на юге Томской области в бассейнах рек Чулым, Кия и Томь. Сюда они проникают с юга по северным отрогам Кузнецкого Алатау и с юго-востока из приенисейской южной тайги. Сходным образом в Средней Сибири наиболее равномерно соловьи заселили южную тайгу и низкогорья северных отрогов Восточного Саяна, а продвижение на север идет по правобережью и долине Енисея. В Томской области у соловья-свистуна выявлены заметная пульсация ареала, спорадическое гнездование и резкие колебания численности от года к году. У синего соловья наблюдается существенное расширение гнездового ареала на север и запад равнины и в последнее десятилетие – увеличение плотности населения по всей южной тайге.

Характер заполнения таежных ландшафтов, образование гнездовых поселений. Известно, что в процессе расселения вида на периферии ареалов наблюдаются не только резкие колебания численности и не ежегодное гнездование [10, 12], но и весьма неравномерное мозаичное заселение новых территорий с образованием постоянных или временных гнездовых поселений, которые Н.П. Наумов [76] назвал «парцеллами» или «парцеллярными группировками». Они оказываются важным условием, обеспечивающим синхронизацию размножения и успешное гнездование пар [77, 78], что особенно важно для дальних мигрантов, к которым на юго-востоке Западной Сибири относятся оба вида соловьев. В результате выявляются отчетливые «пятна сгущения» из 2–5 и больше пар и большие перерывы между такими «пятнами». Подобная мозаичность распределения свойственна многим птицам Субарктики [79], хорошо выражена у большинства лесных видов воробьиных птиц бореальной зоны [6, 7, 80]. Аналогичные тенденции в расселении и динамике ареалов птиц выявлены в горах Алтае-Саянского экорегиона [11], а именно у соловьев – подробно изучены в разных регионах Дальнего Востока [4, 5, 8, 9].

В Кузнецком Алатау оба вида соловьев обычны и многочисленны по всему черневому низкогорью, но распределение их на гнездовании неравномерное. В наиболее предпочитаемых таежных местообитаниях образуют плотные или диффузные гнездовые скопления (парцеллы) из 3–5 пар, которые мы вслед за К.Е. Михайловым [6] считаем «вокально-гнездовыми парцеллярными группами».

Соловей-свистун. Плотные вокально-гнездовые парцеллярные группы регистрируются в 1–2-й день после прилета первых особей, когда с одного места слышно до 3–5 самцов. Такие группировки выявлены в мозаичных захламленных увлажненных черневых и пихтовых лесах в распадах и верховьях мелких ключей, по границам темнохвойных и осинового лесов

на выположенных склонах в сочетании с мелкими лесными луговинами и опушками. На этих участках впоследствии закартированы по 2–4 гнезда в пределах слышимости соседних территориальных самцов и прослежена синхронизация сроков размножения соседних пар. Эти парцеллярные группы формируются и сохраняются несколько лет подряд. Так, на одной контрольной площадке $500 \times 500 \text{ м}^2$ (25 га) в 1984–1986 гг. закартировано за один сезон от 9 до 11 гнезд (три парцеллярные группы), в 1988–1990 гг. – от 4 до 7 гнезд (две группы). Все гнезда, найденные в этом районе ($n=45$), находились на расстоянии 20–300 м друг от друга, в среднем $128 \pm 180 \text{ м}$, а внутри групп – на расстоянии 20–140 м, в среднем $75 \pm 92 \text{ м}$. Расстояния между группами достигали 400–600 м. На других участках, иногда протяженностью до 1–3 км маршрута, единичные поющие самцы регистрируются редко или не встречаются, что в дальнейшем подтверждено нахождением только одиночных гнезд или их полным отсутствием. Количество парцеллярных групп и число пар в таких группах зависят не только от наличия оптимальных местообитаний, но и от плотности населения вида, как отмечают и другие авторы [4–7]. Например, в двух районах среднегорий Южного Сихоте-Алиня с преобладанием кедрово-пихтово-еловых и хвойно-широколиственных лесов при средней плотности населения соловья-свистуна 3–8 и 4–10 пар/км² расстояние между участками соседних пар составляло в первом районе 70–2500 м, в среднем $767 \pm 630 \text{ м}$ ($n=67$), во втором – 40–2600 м, в среднем $365 \pm 440 \text{ м}$ ($n=46$) [5], то есть в 3–6 раз больше, чем в Кузнецком Алатау, где его обилие достигало 32–40 пар/км².

В равнинной тайге Томской области такие парцеллярные группы из 2–3 пар с определенной синхронизацией размножения регистрировали только в годы высокой численности. Так, в Причулымье в 1966 г. при плотности гнездования 10–11 пар/км² на участке елово-пихтового леса 16–22 июля встретились сразу 3 выводка с недавно вылетевшими птенцами [18]. После многолетнего провала численности в июне–июле 2023–2024 гг. соловей-свистун был снова обычен (2–8, см. табл. 1). На разных участках тайги мы слышали одновременное пение (переключку) 2–3, на отрезке р. Чичкаюл в 10 км – 8 поющих территориальных самцов, что подтверждает групповое гнездование.

Синий соловей заполняет таежные ландшафты низкогорий Кузнецкого Алатау более равномерно, диффузно разбросанными парами или группами, но только на участках с преобладанием темнохвойных пород, загущенным подлеском, сложным всхолмленным рельефом, захламленным и увлажненным почвенным покровом. Чаще всего такие местообитания встречаются в тайге на склонах и в широких долинах горных рек, в облесенных и закустаренных ложбинах с ключами. Именно здесь с момента прилета в течение 1–3 дней формируются своеобразные «линейные» [81] вокально-гнездовые парцеллярные группы: с одного места за счет высокой «дальнобойности» песни слышно до 2–4, а на линейном маршруте вдоль долин и распадов на протяжении 1 км регистрируются до 4–6, иногда больше, территориальных самцов. При этом каждый следующий поет в пределах слышимости одного-двух предыдущих. Плотность населения

при картировании всех гнезд и территориальных самцов здесь составляет 28–35 пар/км².

Плотные парцеллы из 2–4 пар (возможно, больше), находящиеся в более тесной акустической связи друг с другом, чем одиночные пары, как и у соловья-свистуна, сохраняются несколько лет подряд. На одной и той же контрольной площадке 500×100 м² (5 га) закартировано за один сезон в 1984, 1985 гг. – по 4, в 1986, 1990 гг. – по 3 гнезда. Кроме того, 9–11 июля 1985 г. на маршруте в 1,5 км по долине ключа, пересекающего эту площадку, учтены пять беспокоящихся пар с только что вылетевшими слетками. Гнезда ($n = 16$) и территориальные поющие самцы из пар с обнаруженными гнездами ($n = 11$) отмечены на расстоянии от 70 до 200 м друг от друга (в среднем 114 ± 106 м), а одиночные пары – в 200–400 м от линейных парцеллярных групп. Подобные агрегации гнездящихся пар мы отмечали и в среднегорье Кузнецкого Алатау (Хакассия) на границе темнохвойной тайги и березово-кедрово-пихтового подгольцового криволесья. При этом плотность таких групп в разных местообитаниях, как и у соловья-свистуна, зависит от плотности населения. Например, в среднегорьях Южного Сихоте-Алиня обилие синего соловья в пойменных смешанных лесах достигало 48, в елово-кедрово-пихтовых лесах склонов – 26 пар/км², а среднее расстояние между соседними гнездовыми участками составило соответственно 96 ± 106 м ($n = 192$) и 201 ± 242 м ($n = 157$) [4].

В Томской области, где численность синего соловья за последние годы существенно выросла (до 20 и более особей/км², см. табл. 2), вокально-гнездовые парцеллярные группировки линейного типа, на которых регистрировали от 5–6 до 10–13 территориальных самцов, выявлены неоднократно во всех четырех рассматриваемых природно-географических зонах. В основном они формировались в тайге и смешанных лесах вдоль русел средних и мелких таежных рек, вокруг крупных водоемов, по границам тайги и лесоболотных территорий. При этом расстояние между соседними поющими самцами часто составляет всего 60–100 м, а с одной точки слышали до 2–4 самцов.

Таким образом, можно констатировать, что при высокой численности и почти полном отсутствии гнездовой территориальности между соседними парами парцеллярное распределение соловья-свистуна и синего соловья в тайге низкогорий Кузнецкого Алатау определяется разнообразием предпочитаемых местообитаний и достаточным количеством мест, пригодных для устройства гнезд. При снижении плотности населения расстояния между гнездовыми участками увеличиваются, а парцеллярное (групповое) гнездование становится менее выраженным. В равнинной тайге юго-востока Западной Сибири на границе гнездовых ареалов (Томская область) за 50-летний период прослежено неравномерное, мозаичное и не ежегодное заселение соловьями даже предпочитаемых ими местообитаний со спадами и подъемами численности. Парцеллярные группировки, более выраженные у синего соловья, образуются только в годы высокой плотности населения вида.

Заключение

На основе многолетних наблюдений выявлено, что продвижение синего соловья и соловья-свистуна с востока в южную тайгу Западной Сибири на территорию Томской области проходит по двум «коридорам» – в северо-западном направлении из Красноярского края от тайги северных предгорий Восточного Саяна и Кемчугского нагорья по долине р. Чулым и в северном направлении из Кемеровской области по северным отрогам Кузнецкого Алатау и Томь-Чулымскому междуречью. Учитывая современное распространение и численность соловьев, более северный путь расселения на запад по Обь-Енисейскому водоразделу и долине р. Кеть, который ранее предполагали предыдущие исследователи, мало вероятен. У западных границ ареала область оптимальных условий для обитания соловьев находится в низкогорной тайге Кузнецкого Алатау и в южной тайге Томской области. Здесь отмечены самая высокая плотность населения и разнообразие заселяемых ими местообитаний.

В настоящее время западные и северные границы распространения соловья-свистуна на равнине имеют явно выраженный пульсирующий характер, ограничены правобережьем Оби, гнездование весьма спорадичное и не ежегодное. В наиболее предпочитаемых местообитаниях Причулымья и в бассейне Томи является обычным или редким видом, а его численность подвержена многократным колебаниям вплоть до полного исчезновения в течение нескольких лет. Синий соловей продолжает активное расселение на запад и северо-запад, осваивая новые районы в пределах южной тайги вплоть до Васюганья и смешанных подтаежных лесов Новосибирской области. Его плотность населения в последние годы заметно возросла, он стал многочисленным не только в таежных, но и в пойменных ландшафтах.

В периоды высокой численности у обоих видов отмечено образование диффузных или плотных гнездовых группировок (парцелл) из нескольких пар с высокой синхронизацией сроков размножения. Они сохраняются в одних и тех же местообитаниях в течение нескольких лет подряд, что в периферийных частях ареала способствует более успешному гнездованию соловьев, совершающих дальние и продолжительные миграции. Эти адаптации в полной мере проявляются в горно-таежных ландшафтах низкогорий Кузнецкого Алатау и пока еще только формируются на границе их распространения в равнинной тайге Томской области.

Список источников

1. Тугаринов А.Я. Птицы Приенисейской Сибири. Список и распространение // Записки Средне-Сибирского отделения (бывшего Красноярского) государственного Русского географического общества. Красноярск, 1927. Т. 1, вып. 1. С. 1–43.
2. Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии. М. ; Л. : АН СССР, 1938. Т. 2. 434 с.
3. Юдин К.А. Новое о распространении птиц в Средней Сибири // Доклады АН СССР. Новая серия. 1951. Т. 76, № 6. С. 949–952.

4. Курдюков А.Б. Население птиц Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара, пояса среднегорий Южного Сихотэ-Алиня // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19, № 548. С. 191–221.
5. Курдюков А.Б. Соловей-свистун *Luscinia sibilans* в горах Южного Сихотэ-Алиня: особенности экологии и распространения в лесах охотского и маньчжурского типов // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21, № 790. С. 2093–2111.
6. Михайлов К.Е. Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов *Passeriformes*. Ч. 1 // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23, № 978. С. 773–827.
7. Михайлов К.Е. Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов *Passeriformes*. Ч. 2 // Русский орнитологический журнал. 2014. Т. 23, № 979. С. 831–884.
8. Герасимов Ю.Н. Соловей-свистун *Luscinia sibilans* на Камчатке // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24, № 1162. С. 2378–2381.
9. Бисеров М.Ф., Схинас А.Г. Весенняя миграция, распространение и численность соловьев *Luscinia calliope*, *L. svecica*, *L. cyane* и *L. sibilans* на Буреинском нагорье // Русский орнитологический журнал. 2024. Т. 33, № 2405. С. 1416–1426.
10. Романов А.А., Мелихова Е.В. Анализ современного распространения птиц в горах Северо-Восточной Азии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2019. Т. 124, вып. 5. С. 3–17.
11. Баранов А.А. Птицы Алтай-Саянского экорегиона: пространственно-временная динамика биоразнообразия: Т. 1. Под общ. ред. Ц.З. Доржиева. Красноярск : Красноярск. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева, 2012. 464 с.
12. Кишинский А.А. Орнитофауна северо-востока Азии: История и современное состояние / под ред. В.Д. Ильичева, Ю.А. Исакова. М. : Наука, 1988. 288 с.
13. Гладков Н.А. Семейство дроздовые *Turdidae* // Птицы Советского Союза / под ред. Г.П. Деметьева, Н.А. Гладкова. М. : Советская наука, 1954. Т. 6. С. 398–621.
14. Иванов А.И. Каталог птиц Советского Союза / под ред. А.А. Стрелкова. Л. : Наука. Ленинградское отделение, 1976. 276 с.
15. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР / под ред. В.Е. Соколова. М. : Наука. 1990. 728 с.
16. Рябицев В.К. Птицы Сибири : справочник-определитель: в 2 т., 2-е изд. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный ученый, 2018. Т. 2. 452 с.
17. Юдин К.А. Наблюдения над распространением и биологией птиц Красноярского края // Труды Зоологического института. АН СССР. 1952. Т. 9, вып. 4. С. 1029–1060.
18. Москвитин С.С. О распространении и экологии соловьев в междуречье Оби и Енисея // Орнитология. 1972. Вып. 10. С. 173–181.
19. Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины / под ред. И.П. Лаптева. Томск : Изд-во Томского ун-та, 1977. 352 с.
20. Морозов Н.С. Методология и методы учета в исследованиях структуры сообществ птиц: некоторые критические соображения // Успехи современной биологии. 1992. Т. 112, вып. 1. С. 139–153.
21. Гудина А.Н. Методы учета гнездящихся птиц: картирование территорий. Запорожье : Дикое Поле, 1999. 241 с.
22. Черенков С.Е. Подход к оценке состояния популяций на основе анализа пространственной структуры и гнездовой плотности на примере сообществ лесных птиц (*Passeriformes*, *Piciformes*) Восточной Европы // Фауна и экология птиц: Труды программы «Птицы Москвы и Подмосковья» / под ред. М.В. Калякина, О.В. Волцит. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. Т. 9. С. 4–33.

23. Гуреев С.П. Кузнецкий Алатау // Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие) / под ред. А.А. Максимова. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1985. С. 88–115.
24. Гуреев С.П. Сезонные вертикальные миграции птиц и динамика их населения в Кузнецком Алатау // Миграции птиц в Азии / под ред. Э.И. Гаврилова, Ю.С. Равкина. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1986. С. 241–246.
25. Гуреев С.П. Связь территориальной неоднородности летнего населения птиц и общей биологической продуктивности ландшафтов Кузнецкого Алатау // Биопродуктивность и биоценологические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири / под ред. В.Г. Лялина. Томск : Изд-во Томского ун-та, 1989. С. 165–176.
26. Гуреев С.П., Торопов К.В. Птицы Кузнецкого Алатау. Численность. Гнездовая биология. Структура и динамика сообществ / под ред. Ю.С. Равкина. Новосибирск : СО РАН, 2023. 592 с.
27. Равкин Ю.С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (северо-восточная часть) / под ред. А.А. Максимова. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1967. С. 66–75.
28. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления / под ред. Л.Г. Вартапетова. Новосибирск : Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 2008. 205 с.
29. Tomialojc L. The combined version of the mapping method // Bird Census Work and Nature Conservation / ed. by H. Oelke. Göttingen : Dachverband Deutscher Avifaunisten, 1980. PP. 92–106.
30. Москвитин С.С., Нехорошев О.Г. Позвоночные животные кедровых лесов Томской области // Природокомплекс Томской области. Т. II. Биологические и водные ресурсы / под ред. А.И. Гончаренко. Томск : Изд-во Томского ун-та, 1995. С. 88–95.
31. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г. Динамика населения птиц г. Томска // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 300 (II). С. 182–185.
32. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы юго-восточной части Васюганского болота (Томская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 2 (26). С. 108–128.
33. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 4 (32). С. 91–106. doi: 10.17223/19988591/32/5
34. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Кети (Томская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 4 (36). С. 110–126. doi: 10.17223/19988591/36/7
35. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы окрестностей озера Польшто-3 (Томская область) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 2. С. 164–170.
36. Gureev S.P., Nekhoroshev O.G., Mitchell P.J. Spatial heterogeneity of bird communities in the natural landscapes of the Southern Taiga of the Ob–Yenisei interfluvium and the Chulym River valley (Tomsk Region) // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2019. Vol. 400 : III International Conference of the Siberian Environmental Change Network (SecNet) «Siberia in a global context. Building a large scale northern infrastructure to understand environmental change in the pan-Arctic Region and its wider impacts (Bio-Clim-Land-2019)». Salekhard, Russian Federation, September 26–30, 2018. 012014. 7 p. doi: 10.1088/1755-1315/400/1/012014/
37. Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие и земноводные) / под ред. А.А. Максимова. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1976. 338 с.
38. Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья (пространственная организация летнего населения) / под ред. А.А. Максимова. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1978. 288 с.

39. Вартапетов Л.Г. Птицы таежных междуречий Западной Сибири / под ред. Ю.С. Равкина. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1984. 242 с.
40. Блинова Т.К., Самсонова М.М. Птицы Томского Причудымья / под ред. В.Н. Блинова. Northampton ; Томск : STT, 2004. 344 с.
41. Торопов К.В., Шор Е.Л. Птицы южной тайги Западной Сибири: 25 лет спустя / под ред. Ю.С. Равкина. Новосибирск : Наука-Центр, 2012. 636 с.
42. Торопов К.В., Бочкарева Е.Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя / под ред. Ю.С. Равкина. Новосибирск : Наука-Центр, 2014. 394 с.
43. Железнова Т.К., Леппа В.А. Птицы Томского Прикетья. М. : Проспект, 2016. 224 с.
44. Железнова Т.К. Птицы в нефтегазоносных районах Привасюганья / под ред. Л.Г. Вартапетова. М. : У Никитских ворот, 2017. 138 с.
45. Железнова Т.К., Вартапетов Л.Г. Птицы среднетаежного Притымья (Западная Сибирь) / под ред. Н.И. Гермогенова. М. : У Никитских ворот, 2018. 196 с.
46. Железнова (Блинова) Т.К., Миловидов С.П., Блинов Л.В. Птицы города Томска. Т. I: Орнитофауна и её сезонная динамика / под ред. Ю.С. Равкина. М. : У Никитских ворот, 2021. 376 с.
47. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Ученые записки Московского областного педагогического института им. Н.К. Крупской. 1962. Т. 109, вып. 1: Биогеография. С. 3–182.
48. Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов // Зоологические исследования / под ред. М.В. Калякина. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. № 14. 171 с.
49. Хахлов В.А. Кузнецкая степь и Салаир (Птицы). Ч. 1, 2 // Ученые записки Пермского государственного педагогического института / под ред. П.Г. Погожева. Пермь : Изд-во Пермского гос. пед. ин-та, 1937. Вып. 1. 243 с.
50. Бочкарева Е.Н., Ливанов С.Г. Птицы Центрального Алтая: Численность, распределение и пространственно-временная дифференциация населения / под ред. Ю.С. Равкина. Новосибирск : Наука-Центр, 2013. 544 с.
51. Цыбулин С.М. Птицы Северного Алтая / под ред. Ю.С. Равкина. Новосибирск : Наука. Сиб. отделение, 1999. 519 с.
52. Щербаков Б.В., Березовиков Н.Н. Птицы Западно-Алтайского заповедника // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, № 290. С. 507–536.
53. Бочкарева Е.Н., Ирисова Н.Л. Птицы Тигирекского заповедника // Труды Тигирекского заповедника / под ред. Ю.С. Равкина. Барнаул : Государственный природный заповедник «Тигирекский», 2009. Вып. 2. 209 с.
54. Красная книга Алтайского края. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. 3-е изд., перераб. и доп. Барнаул : Изд-во Алтайского университета, 2016. 312 с.
55. Москвитин С.С., Дубовик А.Д., Горд Б.Я. Птицы долины р. Кеть // Фауна и систематика позвоночных Сибири: Фауна Сибири : труды Биологического института. Вып. 31. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1977. С. 245–279.
56. Фомин Б.Н., Вартапетов Л.Г., Равкин Е.С. Новые данные о географическом распространении птиц в Западной Сибири // Зоологические проблемы Сибири : материалы IV совещания зоологов Сибири / под ред. А.И. Черепанова. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1972. С. 341–342.
57. Ананин А.А., Торопов К.В. Орнитокомплексы южно-таежной поймы Оби / под ред. Ю.С. Равкина. Новосибирск : СО РАН, 2021. 172 с.
58. Адам А.М., Торопов К.В. Птицы южнотаежной поймы Оби. Томск : Литературное бюро, 2016. 336 с.
59. Пантелеев П.А. О птичьем населении долины Оби и прилегающих ландшафтов в Нарымском крае // Орнитология. 1972. Вып. 10. С. 161–172.
60. Птицы Сибири [Электронный ресурс]. URL: <https://sibirds.ru> (дата обращения: 14.12.2024).

61. Жимулёв И.Ф., Антоненко О.В., Деева Е.А., Андреев О.В., Андреев Н.Г., Цыбулин С.М., Богомолова И.Н., Равкин Ю.С., Зыкова Т.Ю., Кашинская Ю.О., Романов К.В., Сысоев Б.А., Шнайдер Е.П., Штоль Д.А., Машков В.Е., Жимулёв Е.И., Карякин И.В. Встречи птиц, редких для Новосибирского Академгородка и его окрестностей на правобережье Оби (Новосибирская область) // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29, № 1959. С. 3611–3631.
62. Юдкин В.А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири / под ред. А.И. Михантьева. Новосибирск : Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 2002. 488 с.
63. Низовцев Д.С. Встреча синего соловья *Luscinia sylvia* в Уватском районе Тюменской области // Русский орнитологический журнал. 2024. Т. 33, № 2466. С. 4496–4498.
64. Васильченко А.А. Птицы Кемеровской области. Кемерово : Кузбассвуиздат, 2004. 488 с.
65. Рябицев В.К., Сесин А.В. Заметки к фауне птиц северо-востока Кемеровской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / под ред. В.К. Рябицева. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2005. Вып. 10. С. 236–241.
66. Белянкин А.Ф. К фауне птиц окрестностей кордона «Средняя Маганакова» заповедника «Кузнецкий Алатау» // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / под ред. В.К. Рябицева. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2006. Вып. 11. С. 23–25.
67. Белянкин А.Ф. К фауне птиц окрестностей кордона «Безымянный» заповедника «Кузнецкий Алатау» // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / под ред. В.К. Рябицева. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2007. Вып. 12. С. 25–27.
68. Равкин Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая (распределение, численность, структура и динамика населения) / под ред. А.А. Максимова. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1973. 375 с.
69. Торопов К.В., Граждан К.В. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя / под ред. Ю.С. Равкина. Новосибирск : Наука-Центр, 2010. 394 с.
70. Миловидов С.П., Миловидов Ю.П. Изменение орнитофауны зелёной зоны Томска с 1921 по 1973 гг. // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана : материалы науч. конф. молодых ученых, Новосибирск, 01–03 декабря 1975 г. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1975. С. 41–43.
71. iNaturalist [Electronic resource]. Available at: <https://www.inaturalist.org> (accessed 14.12.2024).
72. Наумов Р.Л. О биологии некоторых птиц Средней Сибири // Орнитология. 1962. Вып. 5. С. 135–143.
73. Бурский О.В., Вахрушев А.А. Фауна и население птиц енисейской южной тайги // Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность / под ред. Е.Е. Сыроечковского. М. : Наука, 1983. С. 106–167.
74. Бурский О.В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в Енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири / под ред. Е.Е. Сыроечковского. М. : Наука, 1987. С. 108–142.
75. Анзигитова Н.В. К орнитофауне приенисейской тайги Средней Сибири // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 155–156.
76. Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоологический журнал. 1967. Т. 46, № 10. С. 1470–1482.
77. Darling F.F. Social behaviour and survival // Auk. 1952. Vol. 69, is. 2. P. 183–191.
78. Мальчевский А.С. Биологические основы звуковой коммуникации птиц // Зоологический журнал. 1982. Т. 61, № 7. С. 1000–1008.

79. Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике / под ред. В.С. Смирнова. Екатеринбург : Наука. Уральское отделение, 1993. 296 с.
80. Бируля Н.Б. О структуре зооценотических группировок певчих птиц леса в сезон гнездования // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Новая серия. 1971. Т. 76, вып. 6. С. 5–21.
81. Цветков А.В. Диагностика групповых поселений птиц отряда *Passeriformes* и возможный путь развития территориальности и колониальности у птиц // Русский орнитологический журнал. 2001. Т. 10, № 147. С. 475–492.

References

1. Tugarinov A. Ptitsy Prieniseyskoy Sibiri. Spisok i rasprostranenie [The Birds of Siberia adjacent to Yenisey river. List and distribution]. In: *Zapiski Sredne-Sibirskogo otdeleniya (byvshego Krasnoyarskogo) gosudarstvennogo Russkogo geograficheskogo obshchestva* [Memoirs of the Middle-Siberian section (formerly Krasnojarsk-section) the State Russian geographical society]. Vol. 1. Krasnoyarsk; 1927. pp. 1-43. In Russian
2. Sushkin PP. Ptitsy Sovetskogo Altaya i prilezhashchikh chastey Severo-Zapadnoy Mongolii [Birds of Soviet Altai and adjacent parts of North-Western Mongolia]. Vol. 2. Moscow; Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1938. 434 p. In Russian
3. Yudin KA. Novoe o rasprostranении ptits v Sredney Sibiri [New information about the distribution of birds in Central Siberia]. *Doklady AN SSSR. Novaya seriya*. 1951;76(6):949-952. In Russian
4. Kurdiukov AB. Naselenie ptits Verkhneussuriyskogo biogeotsenoticheskogo stantsionara, poyasa srednegoriy Yuzhnogo Sikhote-Alinya [Bird population of Verkhneussuriysky biogeocenosis station, middle mountain zone, Southern Sikhote-Alin]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2010;19(548):191-221. In Russian
5. Kurdiukov AB. Solovey-svistun *Luscinia sibilans* v gorakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya: osobennosti ekologii i rasprostraneniya v lesakh okhotskogo i man'chzhurskogo tipov [The rufous-tailed robin *Luscinia sibilans* in the South Sikhote-Alin: features of ecology and distribution in the forests of the Okhotsk and Manchurian types]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2012;21(790):2093-2111. In Russian
6. Mikhailov KE. Razlichiya v zapolnenii taygi (sploshnykh massivov boreal'nykh lesov) melkimi lesnymi ptitsami-migrantami na primerakh neskol'kikh "model'nykh" dlya severa Primorskogo kraya grupp vidov *Passeriformes*. Ch. 1 [Differences in filling taiga (boreal forest continuous massifs) by migrant small forest birds exemplified in several "model" for the north of Primorsky Krai *Passeriformes* species. Part 1]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2014;23(978):773-827. In Russian
7. Mikhailov KE. Razlichiya v zapolnenii taygi (sploshnykh massivov boreal'nykh lesov) melkimi lesnymi ptitsami-migrantami na primerakh neskol'kikh "model'nykh" dlya severa Primorskogo kraya grupp vidov *Passeriformes*. Ch. 2 [Differences in filling taiga (boreal forest continuous massifs) by migrant small forest birds exemplified in several "model" for the north of Primorsky Krai *Passeriformes* species. Part 2]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2014;23(979):831-884. In Russian
8. Gerasimov YuN. Solovey-svistun *Luscinia sibilans* na Kamchatke [The rufous-tailed robin *Luscinia sibilans* on Kamchatka]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2015; 24(1162):2378-2381. In Russian
9. Biserov MF, Skhinan AG. Vesenniyaya migratsiya, rasprostranenie i chislennost' solov'ev *Luscinia calliope*, *L. svecica*, *L. cyane* i *L. sibilans* na Bureinskom nagor'e [Spring migration, distribution and abundance of nightingales *Luscinia calliope*, *L. svecica*, *L. cyane* and *L. sibilans* on the Bureya Highlands]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2024;33(2405):1416-1426. In Russian

10. Romanov AA, Melikhova EV. Analysis of the current distribution of birds in the mountains of North-East Asia. *Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological series.* 2019;124(5):3-17. In Russian, English summary
11. Baranov AA. Ptitsy Altay-Sayanskogo ekoregiona: prostranstvenno-vremennaya dinamika bioraznoobraziya [Birds of the Altai-Sayan ecoregion: spatial and temporal dynamics of biodiversity] Vol. 1. Dorzhiev TsZ, editor. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Pedagogical University named after V.P. Astafyev Publ.; 2012. 464 p. In Russian
12. Kishchinskiy AA. Ornitofauna severo-vostoka Azii: Istoriya i sovremennoe sostoyanie [Avifauna of North-East Asia]. Il'ichev VD, Isakov YuA, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 288 p. In Russian
13. Gladkov NA. Semeystvo drozdovye Turdidae [Family Turdidae]. In: Ptitsy Sovetskogo Soyuza [Birds of the Soviet Union]. Vol. 6. Dement'ev GP, Gladkov NA, editors. Moscow: Sovetskaya nauka Publ.; 1954. pp. 398-621. In Russian
14. Ivanov AI. Katalog ptits Sovetskogo Soyuza [Catalogue of birds of the Soviet Union]. Strelkov AA, editor. Leningrad: Nauka. Leningradskoe otdelenie Publ.; 1976. 276 p. In Russian
15. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny SSSR [Conspectus of the ornithological fauna of the USSR]. Sokolov VE, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1990. 728 p. In Russian
16. Ryabitsev VK. Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel': v 2 t. [Birds of Siberia: Field Guide in two Volumes]. Vol. 2. 2nd ed. Moscow; Yekaterinburg: Kabinetnyy uchenyy Publ.; 2018. 452 p. In Russian
17. Yudin KA. Nablyudeniya nad rasprostraneniem i biologiyey ptits Krasnoyarskogo kraya [Observations on the distribution and biology of birds in the Krasnoyarsk region]. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR.* 1952;9(4):1029-1060. In Russian
18. Moskvitin SS. O rasprostranении i ekologii solov'ev v mezhdurech'e Obi i Eniseya [On the distribution and ecology of nightingales in the Ob and Yenisei interfluve]. *Ornithology.* 1972;10:173-181. In Russian
19. Gyngazov AM, Milovidov SP. Ornitofauna Zapadno-Sibirskoy ravniny [Avifauna of the West Siberian Plain]. Laptev IP, editor. Tomsk: Tomsk University Publ.; 1977. 352 p. In Russian
20. Morozov NS. Metodologiya i metody ucheta v issledovaniyakh struktury soobshchestv ptits: nekotorye kriticheskie soobrazheniya [Methodology and accounting methods in studies of bird community structure: some critical considerations]. *The successes of modern biology.* 1992;112(1):139-153. In Russian
21. Gudina AN. Metody ucheta gnezdyashchikhsya ptits: kartirovanie territoriy [Methods of census of breeding birds: Mapping of territories]. Zaporozhye: Dikoe Pole Publ.; 1999. 241 p. In Russian
22. Cherenkov SE. Podkhod k otsenke sostoyaniya populyatsiy na osnove analiza prostranstvennoy struktury i gnezdovoy plotnosti na primere soobshchestv lesnykh ptits (*Passeriformes*, *Piciformes*) Vostochnoy Evropy [An approach to assessing the status of populations based on the analysis of spatial structure and nesting density using the example of forest bird communities (*Passeriformes*, *Piciformes*) of Eastern Europe]. In: *Fauna i ekologiya ptits. Trudy programmy "Ptitsy Moskvy i Podmoskov'ya"* [Fauna and ecology of birds: Works of the program "Birds of Moscow and Moscow region"]. Vol. 9. Kalyakin MV, Voltsit OV, editors. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2013. pp. 4-33. In Russian
23. Gureev SP. Kuznetskiy Alatau [Kuznetsk Alatau]. In: *Prostranstvenno-vremennaya dinamika zhivotnogo naseleniya (ptitsy i melkie mlekopitayushchie)* [Spatio-temporal dynamics of animal populations (birds and small mammals)]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. pp. 88-115. In Russian
24. Gureev SP. Sezonnye vertikal'nye migratsii ptits i dinamika ikh naseleniya v Kuznetskom Alatau [Seasonal vertical migrations of birds and their population dynamics in the Kuznetsk Alatau]. In: *Migratsii ptits v Azii* [Bird migrations in Asia]. Gavrillov EI,

- Ravkin YuS, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. pp. 241-246. In Russian
25. Gureev SP. Svyaz' territorial'noy neodnorodnosti letnego naseleniya ptits i obshchey biologicheskoy produktivnosti landshaftov Kuznetskogo Alatau [Relationship between territorial heterogeneity of summer bird population and general biological productivity of Kuznetsk Alatau landscapes]. In: *Bioproduktivnost' i biotsenoticheskie svyazi nazemnykh pozvonochnykh yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri* [Bioproductivity and biocenotic relationships of terrestrial vertebrates in the southeast of Western Siberia]. Lyalin VG, editor. Tomsk: Tomsk University Publ.; 1989. pp. 165-176. In Russian
 26. Gureev SP, Toropov KV. Ptitsy Kuznetskogo Alatau. Chislennost'. Gnezdvaya biologiya. Struktura i dinamika soobshchestv [Birds of Kuznetsk Alatau. The number. Nest biology. Community structure and dynamics]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2023. 592 p. In Russian
 27. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits v lesnykh landshaftakh [Towards a Methodology of Bird Counting in Forest Landscapes]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altai (severo-vostochnaya chast')* [The Nature of Tick-Borne Encephalitis Outbreaks in Altai (Northeastern Part)]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 66-75. In Russian
 28. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations]. Vartapetov LG, editor. Novosibirsk: Nauka. Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2008. 205 p. In Russian
 29. Tomialojc L. The combined version of the mapping method. In: *Bird Census Work and Nature Conservation*. Oelke H, editor. Göttingen: Dachverband Deutscher Avifaunisten; 1980. pp. 92-106.
 30. Moskvitin SS, Nekhoroshev OG. Pozvonochnye zhivotnye kedrovyykh lesov Tomskoy oblasti [Vertebrates of cedar forests of Tomsk region]. In: *Prirodokompleks Tomskoy oblasti. T. II. Biologicheskie i vodnye resursy* [Natural complex of Tomsk region. Vol. II. Biological and water resources]. Goncharenko AI, editor. Tomsk: Tomsk University Publ.; 1995. pp. 88-95. In Russian
 31. Milovidov SP, Nekhoroshev OG. Dinamika naseleniya ptits g. Tomsk [Dynamics of birds' population of Tomsk city]. *Tomsk State University Journal*. 2007;300(II):182-185. In Russian
 32. Milovidov SP, Nekhoroshev OG, Kuranov BD. Ornithocomplex of the South-Eastern part of the Vasyugan swamp (Tomsk Oblast, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;2(26): 108-128. In Russian, English summary
 33. Milovidov SP, Nekhoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of the Tom River tributaries (Tomsk Oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):91-106. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/32/5
 34. Milovidov SP, Nekhoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of the Ket' River tributaries (Tomsk Oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):110-126. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/36/7
 35. Milovidov SP, Nekhoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the surroundings of the Polto-3 Lake (the Tomsk region). *Fauna of the Urals and Siberia*. 2017;2:164-170. In Russian, English summary
 36. Gureev SP, Nekhoroshev OG, Mitchell PJ. Spatial Heterogeneity of Bird Communities in the Natural Landscapes of the Southern Taiga of the Ob–Yenisei Interfluvium and the Chulym River Valley (Tomsk Region). In: *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. Vol. 400: The third International Conference of the Siberian Environmental Change Network (SecNet) "Siberia in a global context. Building a large scale northern infrastructure to understand environmental change in the pan-Arctic Region and its wider

- impacts" (Bio-Clim-Land-2019) (Salekhard, Russian Federation, September 26–30, 2018). 012014. 7 p. doi: 10.1088/1755-1315/400/1/012014/
37. Ravkin YuS, Luk'yanova IV. Geografiya pozvonochnykh yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri (ptitsy, melkie mlekopitayushchie i zemnovodnye) [Geography of vertebrates of the southern taiga of Western Siberia (birds, small mammals and amphibians)]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1976. 338 p. In Russian
38. Ravkin YuS. Ptitsy lesnoy zony Priob'ya (prostranstvennaya organizatsiya letnego naseleniya) [Birds of the forest zone of Priobye (spatial organization of the summer population)]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 288 p. In Russian
39. Vartapetov LG. Ptitsy taezhnykh mezhdurechiy Zapadnoy Sibiri [Birds of the taiga interfluvies of Western Siberia]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 242 p. In Russian
40. Blinova TK, Samsonova MM. Ptitsy Tomskogo Prichulyum'ya [Birds of the Tomsk Prichulymie]. Blinov VN, editor. Northampton; Tomsk: STT Publ.; 2004. 344 p. In Russian
41. Toropov KV, Shor EL. Ptitsy yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri: 25 let spustya [Birds of Southern Taiga of West Siberia 25 years later]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka-Tsentr Publ.; 2012. 636 p. In Russian
42. Toropov KV, Bochkareva EN. Ptitsy podtaezhnykh lesov Zapadnoy Sibiri: 30–40 let spustya [Birds of subtaiga forest of Western Siberia: 30–40 years later]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka-Tsentr Publ.; 2014. 394 p. In Russian
43. Zheleznova TK, Leppa VA. Ptitsy Tomskogo Priket'ya [Birds of Tomsk Priketye]. Moscow: Prospekt Publ.; 2016. 224 p. In Russian
44. Zheleznova TK. Ptitsy v neftegazonosnykh rayonakh Privasyugan'ya [Birds in oil-and-gas areas of Vasugan-river Basin]. Vartapetov LG, editor. Moscow: U Nikitskikh vorot Publ.; 2017. 138 p. In Russian
45. Zheleznova TK, Vartapetov LG. Ptitsy srednetaezhnogo Pritym'ya (Zapadnaya Sibir') [Birds of the Pritymya's middle-boreal coniferous forest (Western Siberia)]. Germogennov NI, editor. Moscow: U Nikitskikh vorot Publ.; 2018. 196 p. In Russian
46. Zheleznova (Blinova) TK, Milovidov SP, Blinov LV. Ptitsy goroda Tomsk [Birds of the Tomsk city]. Vol. I: Ornitofauna i ee sezonnaya dinamika [Avifauna and its seasonal dynamics]. Ravkin YuS, editor. Moscow: U Nikitskikh vorot Publ.; 2021. 376 p. In Russian
47. Kuzyakin AP. Zoogeografiya SSSR [Zoogeography of the USSR]. *Uchenye zapiski Moskovskogo oblastnogo pedagogicheskogo instituta im. NK. Krupskoy* [Scientific Notes of the Moscow Regional Pedagogical Institute named after N. Krupskaya]. 1962;109(1):3–182. In Russian
48. Koblik EA, Arkhipov VYu. Fauna ptits stran Severnoy Evrazii v granitsakh byvshego SSSR: spiski vidov [Avifauna of the States of Northern Eurasia (former USSR): Checklists]. In: *Zoologicheskie issledovaniya*. Vol. 14. Kalyakin MV, editor. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2014. 171 p. In Russian
49. Khakhlov VA. Kuznetskaya step' i Salair. (Ptitsy). Ch. 1, 2 [Kuznetsk steppe and Salair (Birds)]. In: *Uchenye zapiski Permskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo institute* [Scientific Memoirs of the State Pedagogical Institute of Perm]. Vol. 1. Pogozhev PG, editor. Perm: State Pedagogical Institute of Perm Publ.; 1937. 243 p. In Russian
50. Bochkareva EN, Livanov SG. Ptitsy Tsentral'nogo Altaya: Chislennost', raspredelenie i prostranstvenno-vremennaya differentsiatsiya naseleniya [Birds of Central Altai: Abundance, distribution and spatial-temporal differentiation of assemblages]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka-Tsentr Publ.; 2013. 544 p. In Russian
51. Tsybulin SM. Ptitsy Severnogo Altaya [Birds of Northern Altai]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1999. 519 p. In Russian
52. Shcherbakov BV., Berezovikov NN. Ptitsy Zapadno-Altayskogo zapovednika [The birds of Western Altai Reserve]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2005;14(290):507–536. In Russian

53. Bochkareva EN, Irisova NL. Ptitsy Tigireksskogo zapovednika [Birds of the Tigirek Strict Reserve]. In: *Trudy Tigireksskogo zapovednika* [Proceedings of the Tigirek State Nature Reserve]. Vol. 2. Ravkin YuS, editor. Barnaul: Gosudarstvennyy prirodnyy zapovednik "Tigireksskiy" Publ.; 2009. 209 p. In Russian
54. Krasnaya kniga Altayskogo kraia [Red Book of Altai Krai]. Vol. 2: Redkie i nachodnyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh [Rare and endangered species of animals]. 3rd ed. Barnaul: Altai State University Publ.; 2016. 312 p. In Russian
55. Moskvitin SS, Dubovik AD, Gord BYa. Ptitsy doliny r. Ket' [Birds of the Ket River Valley]. In: *Fauna i sistematika pozvonochnykh Sibiri: Fauna Sibiri: trudy Biologicheskogo instituta* [Fauna and taxonomy of vertebrates of Siberia: Fauna of Siberia: Proceedings of the Biological Institute]. AN SSSR. *Sibirskoe otделение*. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. Vol. 31. pp. 245-279. In Russian
56. Fomin BN, Vartapetov LG, Ravkin ES. Novye dannye o geograficheskom rasprostraneni ptits v Zapadnoy Sibiri [New data on the geographical distribution of birds in Western Siberia]. In: *Zoologicheskie problemy Sibiri: materialy IV soveshchaniya zoologov Sibiri* [Zoological problems of Siberia: materials of the IV meeting of Siberian zoologists]. Cherepanov AI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. pp. 341-342. In Russian
57. Ananin AA., Toropov KV. Ornitokompleksy yuzhno-taеzhnoy poymy Obi [Ornithocomplex of Southern Taiga Floodplain of River Ob']. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2021. 172 p. In Russian
58. Adam AM, Toropov KV. Ptitsy yuzhnotaеzhnoy poymy Obi [Birds of Southern Taiga Flood Land of River Ob']. Tomsk: Literaturnoe byuro Publ.; 2016. 336 p. In Russian
59. Pantelev PA. O ptich'em naselenii doliny Obi i prilozhashchikh landshaftov v Narymskom krae [On the bird population of the Ob valley and adjacent landscapes in the Narym region]. *Ornithology*. 1972;10:161-172. In Russian
60. Birds of Siberia: Siberian Birdwatching Community [Electronic resource]. Available at: <https://sibirds.ru> (accessed: 14.12.2024).
61. Zhimulev IF, Antonenko OV, Deeva EA, Andreenkov OV, Andreenkova NG, Tsybulin SM, Bogomolova IN, Ravkin YuS, Zykova TYu, Kashinskaya YuO, Romanov KV, Sysoev BA, Shnayder EP, Stoll DA, Mashkov VE, Zhimulev EI, Karyakin IV. Vstrechi ptits, redkikh dlya Novosibirskogo Akademgorodka i ego okrestnostey na pravoberezh'e Obi (Novosibirskaya oblast') [Data on rare birds for the Novosibirsk Akademgorodok and its environs on the Right Bank of the Ob (Novosibirsk Oblast)]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2020;29(1959):3611-3631. In Russian
62. Yudkin V.A. Ptitsy podtaеzhnykh lesov Zapadnoy Sibiri [Birds of the subtaiga forests of Western Siberia]. Mikhant'ev AI, editor. Novosibirsk: Nauka. Sibirskaya izdatel'skaya firma RAN Publ.; 2002. 488 p. In Russian
63. Nizovtsev DS. Vstrecha sinego solov'ya Luscinia cyane v Uvatskom rayone Tyumenskoy oblasti [Finding the Siberian blue robin Luscinia cyane in the Uvatsky Raion of Tyumen Oblast]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2024;33(2466):4496-4498. In Russian
64. Vasil'chenko AA. Ptitsy Kemerovskoy oblasti [Birds of the Kemerovo region]. Kemerovo: Kuzbassvuzizdat Publ.; 2004. 488 p. In Russian
65. Ryabitsev VK, Sesin AV. Zametki k faune ptits severo-vostoka Kemerovskoy oblasti [Notes on the fauna of birds of the north-east of the Kemerovo region]. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri* [Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia]. 2005;10:236-241. In Russian
66. Belyankin AF. K faune ptits okrestnostey kordona "Srednyaya Maganakova" zapovednika "Kuznetskiy Alatau" [To the fauna of birds in the vicinity of the cordon "Srednyaya Maganakova" of the reserve "Kuznetsky Alatau"]. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri* [Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia]. 2006;11:23-25. In Russian
67. Belyankin AF. K faune ptits okrestnostey kordona "Bezmyannyy" zapovednika "Kuznetskiy Alatau" [To the fauna of birds in the vicinity of the cordon "Bezmyannyy" of the

- reserve "Kuznetsky Alatau"]. In: *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri* [Materials on the bird distribution in the Urals, the Cisurals and Western Siberia]. 2007;12:25-27. In Russian
68. Ravkin YuS. Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya (raspredelenie, chislennost', struktura i dinamika naseleniya) [Birds of North-Eastern Altai (distribution, numbers, structure and dynamics of the population)]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973. 375 p. In Russian
69. Toropov KV, Grazhdan KV. Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya: 40 let spustya [Birds of Northeastern Altai: 40 years later]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka-Tsentr Publ.; 2010. 394 p. In Russian
70. Milovidov SP, Milovidov YuP. Izmenenie ornitofauny zelenoy zony Tomska s 1921 po 1973 gg. [Changes in the avifauna of the green zone of Tomsk from 1921 to 1973.]. In: *Biologicheskie resursy Zapadnoy Sibiri i ikh okhrana* [Biological resources of Western Siberia and their protection]. Materialy nauch. konf. molodykh uchenykh. (Novosibirsk, USSR, 01-03 December 1975). Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1975. pp. 41-43. In Russian
71. iNaturalist [Electronic resource]. Available at: <https://www.inaturalist.org> (accessed 14.12.2024).
72. Naumov RL. O biologii nekotorykh ptits Sredney Sibiri [On the biology of some birds of Central Siberia]. *Ornithology*. 1962;5:135-143. In Russian
73. Burskiy OV, Vakhrushev AA. Fauna i naselenie ptits eniseyskoy yuzhnoy taygi [Fauna and bird population of the Yenisei southern taiga]. In: *Zhivotnyy mir eniseyskoy taygi i lesotundry i prirodnaya zonal'nost'* [Fauna of the Yenisei taiga and forest-tundra and natural zonality]. Syroechkovskiy EE, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1983. pp. 106-167. In Russian
74. Burskiy OV. Gnezdovoe razmeshchenie vorob'inykh ptits v Eniseyskoy tayge kak otrazhenie ekologicheskikh osobennostey vidov [Nesting placement of passerine birds in the Yenisei taiga as a reflection of the ecological characteristics of species]. In: *Fauna i ekologiya ptits i mlekopitayushchikh Sredney Sibiri* [Fauna and ecology of birds and mammals of Central Siberia]. Syroechkovskiy EE, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1987. pp. 108-142. In Russian
75. Anzigitova NV. K ornitofaune prieniseyskoy taygi Sredney Sibiri [To the avifauna of the Yenisei taiga of Central Siberia]. *Ornithology*. 1982;17:155-156. In Russian
76. Naumov NP. Struktura populyatsiy i dinamika chislennosti nazemnykh pozvonochnykh [Population structure and population dynamics of terrestrial vertebrates]. *The Russian Journal of Zoology*. 1967;46(10):1470-1482. In Russian
77. Darling FF. Social behaviour and survival. *Auk*. 1952;69(2):183-191.
78. Mal'chevskiy AS. Biologicheskie osnovy zvukovoy kommunikatsii ptits [Biological bases of sound communication of birds]. *The Russian Journal of Zoology*. 1982;61(7): 1000-1008. In Russian
79. Ryabitsev VK. Territorial'nye otnosheniya i dinamika soobshchestv ptits v Subarktike [Territorial relations and communities dynamics of birds in Subarctic]. Smirnov VS, editor. Yekaterinburg: Nauka, Ural Branch Publ.; 1993. 296 p. In Russian
80. Birulya NB. O strukture zootsenoticheskikh gruppirovok pevchikh ptits lesa v sezon gnezdovaniya [On the structure of zoocenotic groupings of forest song birds during the nesting season]. *The Bulletin of Moscow society of naturalists, Biological series*. Novaya seriya. 1971;76(6):5-21. In Russian, English summary
81. Tsvetkov AV. Diagnostika gruppovykh poseleniy ptits otryada *Passeriformes* i vozmozhnyy put' razvitiya territorial'nosti i kolonial'nosti u ptits [The classification of birds' associations during breeding and a likely pathway for evolution of territoriality and coloniality in birds]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2001;10 (147):475-492. In Russian

Информация об авторах:

Гуреев Сергей Петрович, канд. биол. наук, с. н. с. лаборатории биологии и почвоведения, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-9576-4357>

E-mail: gurvita@mail.ru

Нехорошев Олег Генрихович, н. с. лаборатории биологии и почвоведения, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Sergey P. Gureev, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of the Biology and Soil Science, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-9576-4357>

E-mail: gurvita@mail.ru

Oleg G. Nekhoroshev, research fellow of the Laboratory of the Biology and Soil Science, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 26.03.2025;
одобрена после рецензирования 04.07.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 26.03.2025;
approved after reviewing 04.07.2025; accepted for publication 11.12.2025.*

Научная статья
УДК 597.5/59.087
doi: 10.17223/19988591/72/8

Поправочный коэффициент при анализе многолетних данных о промысловой длине рыб

Елена Александровна Интересова¹, Ирина Борисовна Бабкина²,
Владислав Андреевич Шаталин³, Егор Максимович Митяев⁴,
Андрей Валерьевич Цапенков⁵,
Леонид Александрович Шиповалов⁶, Павел Сергеевич Балацкий⁷

^{1, 3, 4, 5, 6, 7} Новосибирский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии» («ЗапСибНИРО»),
Новосибирск, Россия

^{1, 2} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-1148-6283>, interesova@zapsib.vniro.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3302-6819>, bibsphera@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0001-7690-220>, shatalin@zapsib.vniro.ru

⁴ e.mityaev@zapsib.vniro.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-6108-7267>, tsapenkov@zapsib.vniro.ru

⁶ shipovalov@zapsib.vniro.ru

⁷ balatsky.pasha@yandex.ru

Аннотация. Промысловая длина рыб – важная характеристика во многих ихтиологических исследованиях. До 1957 г. ее определяли не от вершины рыла до основания средних лучей хвостового плавника (как в настоящее время), а как расстояние от середины глаза до заднего края основания или до заднего края лучей анального плавника. Это делает простое сравнение показателей промысловой длины рыб, отмеченных в первой половине XX века и современных данных, некорректным. Мы измерили стандартную длину плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и язя *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) из озера Чаны и Средней Оби по современным стандартам и двумя способами, которыми ее могли измерять до 1957 г. В результате выявлено, что в Западной Сибири в качестве промысловой длины рыб принимали расстояние от середины глаза до заднего края лучей анального плавника. Для анализа промысловой длины плотвы к указанной в источниках до 1957 г. величине нужно применить поправочный коэффициент 1,24, а к показателям промысловой длины язя – поправочный коэффициент 1,27. У плотвы этот коэффициент не имеет статистически значимых различий для разных размерных групп и в разнотипных водных объектах, тогда как у язя наблюдается снижение коэффициента у рыб наибольшей размерной группы.

Ключевые слова: плотва, *Rutilus rutilus*, язь, *Leuciscus idus*, промысловая длина, схема промеров, изменение климата, Западная Сибирь

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (РНФ) № 24-26-00101, <https://rscf.ru/project/24-26-00101/>

Для цитирования: Интересова Е.А., Бабкина И.Б., Шаталин В.А., Митяев Е.М., Цапенков А.В., Шиповалов Л.А., Балацкий П.С. Поправочный коэффициент при анализе многолетних данных о промысловой длине рыб // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 216–231. doi: 10.17223/19988591/72/8

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/8

The correction factor for analysis of long-term data on the standard length of fish

**Elena A. Interesova¹, Irina B. Babkina², Vladislav A. Shatalin³,
Egor M. Mityaev⁴, Andrey V. Tsapenkov⁵, Leonid A. Shipovalov⁶,
Pavel S. Balatsky⁷**

^{1, 3, 4, 5, 6, 7} Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries
and Oceanography ("ZapSibNIRO"), Novosibirsk, Russian Federation

^{1, 2} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-1148-6283>, interesova@zapsib.vniro.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-3302-6819>, bibspheera@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0001-7690-220>, shatalin@zapsib.vniro.ru

⁴ e.mityaev@zapsib.vniro.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-6108-7267>, tsapenkov@zapsib.vniro.ru

⁶ shipovalov@zapsib.vniro.ru

⁷ balatsky.pasha@yandex.ru

Summary. Fish size is an important indicator in many ichthyological studies. Standard length is one of the most commonly used size measurements for fish. Until 1957 in Russia, standard length was defined not as the distance from the tip of the snout to the base of the middle rays of the caudal fin (the modern measurement method), but rather as the distance from the center of the eye to the posterior edge of the base or rays of the anal fin. This discrepancy renders direct comparisons between standard length data collected in the first half of the twentieth century and modern measurements inaccurate. The aim of this study was to establish correction coefficients to recalibrate pre-1957 standard length data of Cyprinidae according to contemporary standards, using the roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) and ide *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) as examples from various water bodies in Western Siberia.

We measured the standard length of roach and ide from Lake Chany (54°41'N, 77°38'E) and the River Ob (58°44'N, 81°30'E) using three methods: (A) the distance from the tip of the snout to the base of the middle rays of the caudal fin - modern standard; (B) the distance from the middle of the eye to the posterior edge of the anal fin base - one of the possible measurement methods used before 1957; and (C) the distance from the middle of the eye to the posterior edge of the anal fin rays - another measurement method used before 1957 (See Fig. 1). We measured 115 roach and 105 ide from the Ob, and 102 roach and 94 ide from Lake Chany. Correction coefficients were calculated as the ratio of the standard length according to the modern method (A) to the standard length according to the older methods (B and C), defined as Coefficient 1 = A/B and Coefficient 2 = A/C.

The calculated coefficients for estimating the standard length of roach in the Ob River were 1.336 for the first option and 1.242 for the second (See Table 1); for roach in Lake Chany, the coefficients were 1.358 for the first option and 1.245 for the second (See Table 2). The calculated coefficients for estimating the standard length of

ide in the Ob River were 1.364 for the first option and 1.270 for the second (See Table 4); for ide in Lake Chany, the coefficients were 1.367 for the first option and 1.266 for the second (See Table 5). We compared these calculated coefficients with data on the "standard length" and "fish length to the end of the scale cover" of roach and ide from 1934 (See Tables 3 and 6) and determined that, in Western Siberia, the "standard length" was measured from the middle of the eye to the end of the posterior edge of the anal fin rays. Thus, we established that, for analyzing the standard length of roach in Western Siberia, a correction coefficient of 1.24 should be applied to values reported in sources before 1957, and a correction coefficient of 1.27 should be applied to the standard length of ide. This coefficient does not show statistically significant differences for roach across different types of water bodies and size groups, whereas the coefficient for ide decreases in the largest size group.

The article contains 1 Figure, 6 Tables and 21 References.

Keywords: roach, *Rutilus rutilus*, ide, *Leuciscus idus*, standard length, measurement scheme, climate change, Western Siberia

Fundings: this work was supported by the Russian Science Foundation (Grant No. 24-26-00101, <https://rscf.ru/project/24-26-00101/>).

For citation: Interesova EA, Babkina IB, Shatalin VA, Mityaev EM, Tsapenkov AV, Shipovalov LA, Balatsky PS. The correction factor for analysis of long-term data on the standard length of fish. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:216-231. doi: 10.17223/19988591/72/8

Введение

Размерные характеристики рыб отмечены в большинстве ихтиологических исследований. Их приводят при таксономических описаниях [1–3] и при обсуждении изменчивости морфологических признаков [4, 5], используют в популяционных работах [6, 7] и анализируют как отдельный аспект при изучении биологии рыб [8–11], они служат важными показателями при оценке состояния запасов тех или иных видов [12–16] и т.д. Длина и масса рыб, в силу высокой изменчивости, часто служат маркерами воздействия разнообразных факторов среды или генетических особенностей [17, 18], а также вследствие относительно простого определения – всегда привлекали внимание исследователей. В результате к настоящему времени накоплен обширный массив данных о размерных характеристиках разных видов рыб в разнотипных водных объектах. Часто имеющиеся сведения представляют собой многолетние наблюдения [7, 19], что делает их особенно привлекательными для выявления долговременных трендов, имеющих место, например, в результате изменения климата. В качестве линейных размеров в литературных источниках, особенно в старых отчетах о состоянии запасов, часто приводится только промысловая длина рыб. Однако при сравнении современных данных и информации прошлых лет следует иметь в виду, что в настоящее время промысловую длину рыб во всем мире определяют от вершины рыла до заднего края чешуйного покрова или до основания средних лучей хвостового плавника [20, 21], тогда как до 1957 г. ее оценивали как расстояние от середины глаза до заднего края основания или лучей анального плавника [21, 22]. Это делает простое сравнение пока-

зателей промысловой длины рыб, отмеченных в первой половине XX века, и современных данных некорректным. Целью данной работы было определение поправочных коэффициентов для пересчёта данных о промысловой длине плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и язя *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) из разнотипных водных объектов Западной Сибири, полученных до 1957 г., по современным стандартам.

Материал и методика

Для расчёта поправочного коэффициента использовали данные, собранные в сентябре 2024 г. из промысловых уловов на р. Обь (Парабельский район, Томская область) и в ноябре 2024 г. из промысловых уловов на оз. Чаны (Новосибирская область). Всего было измерено 115 экз. плотвы и 105 экз. язя из р. Обь и 102 экз. плотвы и 94 экз. язя из оз. Чаны.

Промысловую длину рыб измеряли согласно современным стандартам от вершины рыла до основания средних лучей хвостового плавника (А), а также определяли длины от середины глаза до конца основания анального плавника (Б) и до конца его задних лучей (В) (рис. 1).

Поправочные коэффициенты рассчитаны как отношения промысловой длины по современным стандартам к промысловой длине по старым стандартам, измеренной 1-м и 2-м способами (Коэффициент 1 = А/Б; Коэффициент 2 = А/В).

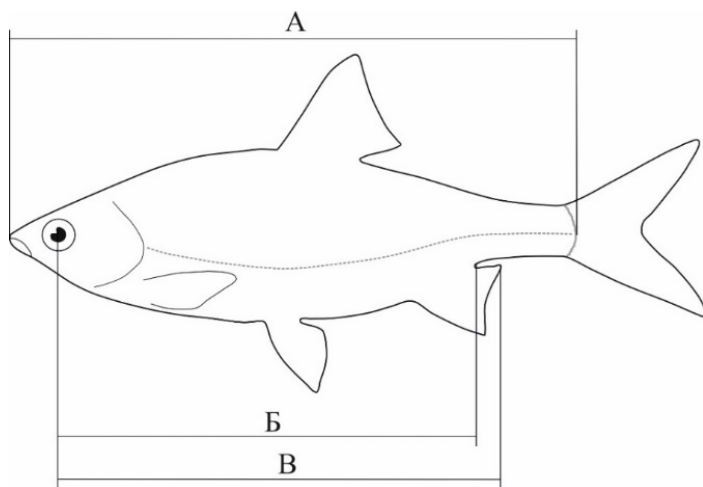


Рис. 1. Схема промеров рыб. А – длина от конца рыла до основания средних лучей хвостового плавника (современная схема измерения промысловой длины рыб);

Б – длина от середины глаза до окончания основания анального плавника;

В – длина от середины глаза до окончания задних лучей анального плавника
[Fig. 1. Schemes of fish measurements. А - length from the tip of the snout to the base of the middle rays of the caudal fin (modern scheme of measuring standard length); Б - length from the middle eye to the posterior edge of the anal fin base; В - length from the middle of eye to the posterior edge of the anal fin rays]

Нормальность распределения значений вычисленных коэффициентов оценивали с использованием критерия Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk W). Для выявления связи полученных поправочных коэффициентов с длиной тела рыб были рассчитаны коэффициенты корреляции Пирсона (r). Для оценки возможности применения единого коэффициента для рыб разных размерных групп использован дисперсионный анализ (ANOVA), гомогенность дисперсий оценена с использованием теста Левене (Levene's test), для оценки значимости различий между размерными группами применен тест Тьюки (Tukey's pairwise).

Оценка применимости единого коэффициента пересчета промысловой длины для рыб, собранных в разных водных объектах, проведена с использованием t -критерия (t -test).

Статистическая значимость различий и взаимосвязей оценивалась на уровне $\alpha = 0,05$. Все расчеты проведены в программе Past 4.03 [23].

Результаты исследования и обсуждение

Вычисленные поправочные коэффициенты для оценки промысловой длины плотвы р. Обь, определённой до 1957 г., по современным стандартам составили: при измерении промысловой длины от середины глаза до конца основания анального плавника – в среднем 1,336; при измерении промысловой длины от середины глаза до конца лучей анального плавника – в среднем 1,242 (табл. 1).

Вычисленные коэффициенты для оценки промысловой длины плотвы оз. Чаны при первом варианте измерения промысловой длины составили 1,358, при втором – 1,245 (табл. 2).

Сравнение вычисленных коэффициентов с данными по «промысловой длине» и «длине рыбы до конца чешуйного покрова» плотвы по данным 1934 г. [24] (табл. 3) позволяет сделать вывод, что в Западной Сибири в качестве «промысловой длины» ранее принимали расстояние от середины глаза рыбы до конца задних лучей анального плавника (В) (рис. 1). Следовательно, в качестве поправочного коэффициента при пересчёте данных о промысловой длине, полученных до 1957 г., по современным стандартам, следует использовать отношение современной промысловой длины и длины от середины глаза до конца лучей анального плавника (Коэффициент 2).

Определенные таким образом поправочные коэффициенты не имеют корреляции с промысловой длиной у плотвы ($r = 0,031$ р. Обь, $r = -0,172$ оз. Чаны; $p > 0,050$), а их сравнение для разных размерных групп не выявило статистически значимых различий (ANOVA: $F = 1,184$, $p = 0,319$ для плотвы р. Обь; $F = 1,121$, $p = 0,330$ для плотвы оз. Чаны). Также не выявлено значимых различий при сравнении коэффициентов, вычисленных для плотвы из р. Обь и оз. Чаны (t -test: $t = 0,779$, $p = 0,437$). Это делает возможным использование единого поправочного коэффициента для разноразмерных выборок плотвы из разных водных объектов – 1,24.

Таблица 1 [Table 1]

Поправочные коэффициенты для оценки промысловой длины плотвы *Rutilus rutilus* р. Обь, определенной до 1957 г., по современным стандартам

[Correction factors for assessing the standard length of roach *Rutilus rutilus* of the Ob River, determined before 1957, according to modern standards]

Размерный класс рыб, см [Size class of fish, cm]	<i>n</i>	Промысловая длина по современным стандартам, см [Standard length according to modern standards, cm]	Длина от середины глаза до конца основания анального плавника, см [Length from the middle of eye to the posterior edge of the anal fin base, cm]	Длина от середины глаза до конца лучей анального плавника, см [Length from the middle of eye to the posterior edge of the anal fin rays, cm]	Коэффициент 1 [Coefficient 1]	Коэффициент 2 [Coefficient 2]
12–15	35	$14,0 \pm 1,1$ $12,0-15,9$	$10,1 \pm 0,9$ $8,6-11,9$	$10,9 \pm 0,9$ $9,2-12,7$	$1,338 \pm 0,034$ $1,254-1,412$	$1,238 \pm 0,029$ $1,183-1,313$
16–19	41	$18,0 \pm 1,1$ $16,1-19,8$	$13,2 \pm 1,0$ $11,4-15,1$	$14,2 \pm 1,0$ $12,4-16,2$	$1,332 \pm 0,048$ $1,208-1,421$	$1,238 \pm 0,042$ $1,147-1,325$
20–23	31	$22,1 \pm 1,2$ $20,2-23,9$	$16,3 \pm 1,3$ $14,6-21,6$	$17,4 \pm 1,0$ $15,5-19,1$	$1,336 \pm 0,062$ $1,065-1,405$	$1,249 \pm 0,029$ $1,179-1,298$
24–28	8	$25,7 \pm 1,6$ $24,2-28,2$	$18,8 \pm 1,0$ $17,5-20,3$	$20,3 \pm 1,3$ $18,5-22,3$	$1,353 \pm 0,035$ $1,284-1,396$	$1,250 \pm 0,035$ $1,192-1,295$
Среднее [On average]	115	$18,4 \pm 3,9$ $12,0-28,2$	$13,5 \pm 2,9$ $8,6-21,6$	$14,5 \pm 3,1$ $9,2-22,3$	$1,336 \pm 0,048$ $1,065-1,421$	$1,242 \pm 0,035$ $1,147-1,325$

Примечание. Здесь и далее: *n* – количество экземпляров; указано среднее значение ± стандартное отклонение, минимум и максимум.
[Note. Here and below: *n* is the number of copies; the mean value ± standard deviation, minimum and maximum are indicated].

Таблица 2 [Table 2]

Поправочные коэффициенты для оценки промысловой длины плотвы *Rutilus rutilus* оз. Чаны, определенной до 1957 г., по современным стандартам

[Correction factors for assessing the standard length of roach *Rutilus rutilus* of Chany Lake, determined before 1957, according to modern standards]

Размерный класс рыб, см [Size class of fish, cm]	n	Промысловая длина по современным стандартам, см [Standard length according to modern standards, cm]	Длина от середины глаза до конца основания анального плавника, см [Length from the middle of eye to the posterior edge of the anal fin base, cm]	Длина от середины глаза до конца лучей анального плавника, см [Length from the middle of eye to the posterior edge of the anal fin rays, cm]	Коэффициент $\frac{1}{1}$ [Coefficient 1]	Коэффициент $\frac{2}{2}$ [Coefficient 2]
10–11	19	$\frac{11,2 \pm 0,4}{10,2-11,9}$	$\frac{8,2 \pm 0,4}{7,4-8,8}$	$\frac{9,0 \pm 0,3}{8,4-9,5}$	$\frac{1,371 \pm 0,026}{1,330-1,423}$	$\frac{1,249 \pm 0,020}{1,214-1,281}$
12–15	59	$\frac{14,1 \pm 1,0}{12,1-15,9}$	$\frac{10,5 \pm 0,9}{8,3-14,6}$	$\frac{11,3 \pm 0,8}{9,7-12,9}$	$\frac{1,354 \pm 0,058}{0,979-1,462}$	$\frac{1,246 \pm 0,019}{1,204-1,304}$
16–20	24	$\frac{17,3 \pm 1,3}{16,0-20,4}$	$\frac{12,8 \pm 0,9}{11,4-15,2}$	$\frac{14,0 \pm 1,1}{12,4-16,7}$	$\frac{1,356 \pm 0,056}{1,291-1,570}$	$\frac{1,237 \pm 0,027}{1,193-1,290}$
Среднее [On average]	102	$\frac{14,3 \pm 2,2}{10,2-20,4}$	$\frac{10,6 \pm 1,7}{7,4-15,2}$	$\frac{11,5 \pm 1,8}{8,4-16,7}$	$\frac{1,358 \pm 0,053}{0,979-1,570}$	$\frac{1,245 \pm 0,022}{1,193-1,304}$

Таблица 3 [Table 3]

Размерные характеристики плотвы *Rutilus rutilus* Оби в 1934 г. [24]
[Size characteristics of roach *Rutilus rutilus* of the Ob River in 1934 [24]]

Возраст [Age]	2+	3+	4+	В среднем [On average]
Длина до конца чешуйного покрова (1), см [Length from the tip of the snout to the base of the middle rays of the caudal fin (1), cm]	11,2	12,9	14,2	12,8
Промысловая длина (2), см [Standard length (2), cm]	9,3	10,5	11,4	10,4
Коэффициент (1/2) [Coefficient (1/2)]	1,204	1,229	1,246	1,226

Вычисленные поправочные коэффициенты для оценки промысловой длины язя р. Обь, определённой до 1957 г., по современным стандартам составили: при измерении промысловой длины от середины глаза до конца основания анального плавника – в среднем 1,364; при измерении промысловой длины от середины глаза до конца лучей анального плавника – в среднем 1,270 (табл. 4).

Поправочные коэффициенты для оценки промысловой длины язя оз. Чаны при первом варианте измерения промысловой длины составили 1,367, при втором – 1,266 (табл. 5).

Сравнение вычисленных коэффициентов с данными по «промысловой длине» и «длине рыбы до конца чешуйного покрова» язя по данным 1934 г. [24] (табл. 6) позволяет подтвердить вывод, что в Западной Сибири в качестве «промысловой длины» ранее принимали расстояние от середины глаза рыбы до конца задних лучей анального плавника.

Определённые таким образом поправочные коэффициенты не имеют корреляции с промысловой длиной у язя из р. Обь ($r = -0,190$, $p > 0,050$), но проявляют слабую статистически значимую отрицательную корреляцию у язя оз. Чаны ($r = -0,425$, $p = 0,000020$). Сравнение поправочных коэффициентов, рассчитанных для разных размерных групп язя как из р. Оби, так и из оз. Чаны, выявило статистически значимые различия (*ANOVA*: $F = 4,452$, $p = 0,006$ для язя р. Обь; $F = 8,349$, $p = 0,00005$ для язя оз. Чаны). Значимых различий при сравнении коэффициентов, вычисленных для язя из разных водных объектов (р. Обь, оз. Чаны), не выявлено (*t-test*: $t = 1,266$, $p = 0,326$), в связи с чем вычисление поправочного коэффициента можно провести по объединённой выборке. Наблюдается снижение поправочного коэффициента для рыб крупного размера (*ANOVA*: $F = 5,002$, $p = 0,002$; *Tukey test*: коэффициент 2, для размерной группы 32–37 см, значительно меньше, чем для размерной группы 10–11 см, $p = 0,0046$ и 12–15, $p = 0,0032$). Следовательно, чтобы пересчитать размеры язя, необходимо применять поправочный коэффициент 1,27, однако для рыб с длиной 32 см и более рекомендуется брать меньший поправочный коэффициент (1,25).

Таблица 4 [Table 4]

Поправочные коэффициенты для оценки промысловой длины язя *Leuciscus idus* р. Обь, определенной до 1957 г., по современным стандартам
[Correction factors for assessing the standard length of ide *Leuciscus idus* of the Ob River, determined before 1957, according to modern standards]

Размерный класс рыб, см [Size class of fish, cm]	<i>n</i>	Промысловая длина по современным стандартам, см [Standard length according to modern standards, cm]	Длина от середины глаза до конца основания анального плавника, см [Length from the middle of eye to the posterior edge of the anal fin base, cm]	Длина от середины глаза до конца лучей анального плавника, см [Length from the middle of eye to the posterior edge of the anal fin rays, cm]	Коэффициент 1 [Coefficient 1]	Коэффициент 2 [Coefficient 2]
14–19	26	$\frac{17,5 \pm 1,4}{14,7-19,9}$	$\frac{12,7 \pm 1,0}{10,7-14,6}$	$\frac{13,8 \pm 1,1}{11,5-15,6}$	$\frac{1,371 \pm 0,043}{1,301-1,447}$	$\frac{1,266 \pm 0,036}{1,218-1,333}$
20–25	43	$\frac{22,6 \pm 1,9}{20,0-25,9}$	$\frac{16,1 \pm 1,5}{13,5-19,2}$	$\frac{17,3 \pm 1,5}{14,5-20,2}$	$\frac{1,375 \pm 0,050}{1,276-1,478}$	$\frac{1,283 \pm 0,037}{1,203-1,376}$
26–31	23	$\frac{29,0 \pm 1,7}{26,7-31,8}$	$\frac{21,2 \pm 1,3}{19,0-23,7}$	$\frac{22,6 \pm 1,3}{19,8-24,7}$	$\frac{1,350 \pm 0,032}{1,294-1,420}$	$\frac{1,264 \pm 0,026}{1,204-1,326}$
32–37	13	$\frac{34,8 \pm 1,6}{32,9-37,8}$	$\frac{25,6 \pm 1,2}{24,1-28,3}$	$\frac{27,5 \pm 1,2}{25,6-29,8}$	$\frac{1,338 \pm 0,026}{1,308-1,408}$	$\frac{1,248 \pm 0,023}{1,210-1,286}$
Среднее [On average]	105	$\frac{24,4 \pm 5,7}{14,7-37,8}$	$\frac{17,6 \pm 4,4}{10,7-28,3}$	$\frac{18,9 \pm 4,6}{11,5-29,8}$	$\frac{1,364 \pm 0,044}{1,276-1,478}$	$\frac{1,270 \pm 0,035}{1,203-1,376}$

Таблица 5 [Table 5]

Поправочные коэффициенты для оценки промысловой длины язя *Leuciscus idus* оз. Чаны, определенной до 1957 г., по современным стандартам
[Correction factors for assessing the standard length of ide *Leuciscus idus* of Chany Lake, determined before 1957, according to modern standards]

Размерный класс рыб, см [Size class of fish, cm]	<i>n</i>	Промысловая длина по современным стандартам, см [Standard length according to modern standards, cm]	Длина от середины глаза до конца основания анального плавника, см [Length from the middle of eye to the posterior edge of the anal base, cm]	Длина от середины глаза до конца лучей анального плавника, см [Length from the middle of eye to the posterior edge of the anal fin rays, cm]	Коэффициент 1 [Coefficient 1]	Коэффициент 2 [Coefficient 2]
14–19	51	$\frac{17,0 \pm 1,5}{14,5-19,8}$	$\frac{12,4 \pm 1,1}{10,4-14,6}$	$\frac{13,4 \pm 1,2}{11,3-15,7}$	$\frac{1,374 \pm 0,024}{1,308-1,434}$	$\frac{1,275 \pm 0,018}{1,238-1,312}$
20–25	26	$\frac{22,7 \pm 1,8}{20,0-25,7}$	$\frac{16,7 \pm 1,4}{14,3-19,3}$	$\frac{18,1 \pm 1,4}{15,7-20,7}$	$\frac{1,359 \pm 0,026}{1,314-1,434}$	$\frac{1,257 \pm 0,021}{1,228-1,316}$
26–31	12	$\frac{29,5 \pm 1,7}{26,3-31,8}$	$\frac{21,6 \pm 1,3}{19,4-23,0}$	$\frac{23,4 \pm 1,3}{21,1-24,8}$	$\frac{1,364 \pm 0,024}{1,314-1,395}$	$\frac{1,261 \pm 0,013}{1,238-1,284}$
32–37	5	$\frac{34,0 \pm 1,8}{32,3-36,7}$	$\frac{25,4 \pm 2,1}{23,9-29,0}$	$\frac{27,4 \pm 2,1}{25,8-30,8}$	$\frac{1,344 \pm 0,045}{1,266-1,377}$	$\frac{1,244 \pm 0,031}{1,192-1,270}$
Среднее [On average]	94	$\frac{21,1 \pm 5,5}{14,5-36,7}$	$\frac{15,5 \pm 4,2}{10,4-29,0}$	$\frac{16,7 \pm 4,5}{11,3-30,8}$	$\frac{1,367 \pm 0,027}{1,266-1,434}$	$\frac{1,266 \pm 0,021}{1,192-1,316}$

Таблица 6 [Table 6]

Размерные характеристики язя *Leuciscus idus* Средней Оби в 1934 г. [24]
[Size characteristics of ide *Leuciscus idus* of the Ob River in 1934 [24]]

Возраст [Age]	2+	3+	4+	5+	6+	В среднем [On average]
Длина до конца чешуйного покрова (1), см [Length from the tip of the snout to the base of the middle rays of the caudal fin (1), cm]	16,7	21,9	24,3	29,3	32,0	24,8
Промысловая длина (2), см [Standard length (2), cm]	13,4	17,0	19,7	23,2	26,7	20,0
Коэффициент (1/2) [Coefficient (1/2)]	1,246	1,288	1,234	1,263	1,199	1,246

Заключение

Для сравнения данных о промысловой длине плотвы *Rutilus rutilus*, полученных в первой половине XX века, с современными размерными характеристиками этого вида, к указанной в источниках величине нужно применить поправочный коэффициент 1,24, а к показателям промысловой длины язя *Leuciscus idus* – поправочный коэффициент 1,27. У плотвы этот коэффициент не имеет статистически значимых различий для разных размерных групп и в разнотипных водных объектах, тогда как у язя наблюдается снижение коэффициента у рыб наибольшей размерной группы и для пересчета промысловой длины следует применять коэффициент 1,25.

Список источников

1. Васильева Е.Д., Левин Б.А., Васильев В.П. Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* (Cobitidae) Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. III. Морфогенетическая изменчивость, таксономический статус и диагностические признаки щиповок Черноморского побережья к северу от Месхетского хребта Малого Кавказа // Вопросы ихтиологии. 2024. Т. 64, № 2. С. 127–146. doi: 10.31857/S0042875224020018
2. Прокофьев А.М. Морские петухи рода *Pterygotrigla* (Triglidae) залива Нячанг и сопредельных акваторий (Вьетнам, Южно-Китайское море) // Вопросы ихтиологии. 2022. Т. 62, № 1. С. 19–37. doi: 10.31857/S0042875222010143
3. Babu K.K.I., Ho H.Ch., Mariyambi P.C., Sureshkumar S. Two new species of the codling fish genus *Physiculus* from Lakshadweep, India (Gadiformes: Moridae) // Zootaxa. 2022. Vol. 5104, № 1. PP. 111–124. doi: 10.11646/zootaxa.5104.1.6
4. Михеев П.Б. Географическая изменчивость морфологических признаков нижнеамурского хариуса *Thymallus tugarinae* (Salmonidae: Thymallinae) // Вопросы ихтиологии. 2024. Т. 64, № 1. С. 28–43. doi: 10.31857/S0042875224010032
5. Романов В.И. Морфологические особенности сига-валька *Prosopium cylindraceum* озера Лама (плато Путорана) // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2024. Т. 18, № 2 (217). С. 87–95. doi: 10.33920/sel-09-2402-02

6. Будин Ю.В., Заделенов В.А., Романов В.И., Фархутдинова С.Ф. Размерно-возрастная структура и демографические характеристики сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 бассейна реки Хатанга // Сибирский экологический журнал. 2022. Т. 29, № 6. С. 667–680. doi: 10.15372/SEJ20220604
7. Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Аникиева Л.В. Сравнительный анализ популяционных показателей ряпушки *Coregonus albula* (Salmonidae: Coregoninae) Сямозера в разных условиях обитания // Вопросы ихтиологии. 2024. Т. 64, № 4. С. 391–400. doi: 10.31857/S0042875224040023
8. Болдырев В.С., Вехов Д.А., Випхло Е.В. Особенности биологии вырезуба *Rutilus frisii* Цимлянского водохранилища и разнообразие его жизненных стратегий в Донском бассейне // Вопросы ихтиологии. 2022. Т. 62, № 1. С. 88–99. doi: 10.31857/S0042875222010015
9. Интересова Е.А., Сукнев Д.Л., Шаталин В.А., Морозко А.В., Кабиев Т.А., Дорогин М.А., Цапенков А.В. Возраст и рост обыкновенного судака *Sander lucioperca* в разнотипных водоемах юга Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 67. С. 88–101. doi: 10.17223/19988591/67/7
10. Панченко В.В., Матвеев А.А. Сравнительная характеристика размерных показателей нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в заливе Петра Великого (Японское море) и у западного побережья Камчатки (Охотское море) // Вопросы ихтиологии. 2024. Т. 64, № 2. С. 199–205. doi: 10.31857/S0042875224020041
11. Полтев Ю.Н. Биологическая характеристика полиперы симуширской *Polypera simushirae* (Liparidae) из тихоокеанских вод северных Курильских островов в осенний период // Вопросы ихтиологии. 2022. Т. 62, № 2. С. 180–187. doi: 10.31857/S0042875222010131
12. Калашников Ю.Н., Селиверстова Е.И. Особенности распределения и размерно-возрастной состав скумбрии в Норвежском море в летний период 2008–2018 гг. // Труды ВНИРО. 2020. Т. 179. С. 37–59. doi: 10.36038/2307-3497-2020-179-37-59
13. Вилкова О.Ю. Размерно-весовой состав приловов осетровых рыб ставными неводами в прибрежье юго-восточного сектора Азовского моря // Труды ВНИРО. 2024. Т. 198. С. 164–167. doi: 10.36038/2307-3497-2024-198-164-167
14. Цапенков А.В., Зайцев В.Ф., Интересова Е.А. Состояние запасов и промысел пеляди *Coregonus peled* Средней Оби в границах Томской области // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2023. Т. 17, № 11 (214). С. 724–731. doi: 10.33920/sel-09-2311-02
15. Шейбак А.Ю., Антонов Н.П., Кузнецова Е.Н. Состояние и структура запаса минтая в Охотском море в 2011–2020 гг. // Труды ВНИРО. 2022. Т. 187. С. 71–86. doi: 10.36038/2307-3497-2022-187-71-86
16. Chen X., Liu B., Fang Z. Age and growth of fish // Biology of fishery resources / ed. by X. Chen, B. Liu. Singapore : Springer, 2022. PP. 71–111. doi: 10.1007/978-981-16-6948-4_4
17. Бусарова О.Ю., Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Трофические отношения между аборигенной мальмой *Salvelinus malma* Walb. и интродуцированной неркой *Oncorhynchus nerka* Walb. в оз. Сево (п-ов Камчатка) // Биология внутренних вод. 2022. № 2. С. 170–179. doi: 10.31857/S0320965222020048
18. Есин Е.В., Мельник Н.О., Зленко Д.В., Шкиль Ф.Н., Маркевич Г.Н. Симпатрическая диверсификация камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) в экосистеме предельно малого размера // Вопросы ихтиологии. 2019. Т. 59, № 6. С. 733–736. doi: 10.1134/S004287521906002X
19. Герасимов Ю.В., Стрельников А.С., Иванова М.Н. Динамика структурных показателей популяции судака *Stizostedion lucioperca* (Percidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2010 гг. // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53, № 1. С. 57–68.
20. Anderson R.O., Gutreuter S.J. Length, weight, and associated structural indices // Fisheries techniques / ed. by L.A. Neilsen, D.L. Johnson. New York : The American Fisheries Society, 1983. PP. 283–300.
21. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищ. пром-сть. 1966. 376 с.

22. Гашников М.П., Белянин И.А., Руденко-Травин В.Б., Ермолин В.П. Промысловый размер рыбы и его измерение // Теория и практика мировой науки. 2023. № 1. С. 73–76.
23. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. PP. 1–9.
24. Дулькейт Г.Д., Башмаков В.Н., Башмакова А.Я. Барабинские озера и их рыбное хозяйство // Труды Зап.-Сиб. отд. Всесоюзного научно-исследовательского института озерно-речного рыбного хозяйства. Томск : Изд-во Томского ун-та, 1935. С. 18–146.

References

1. Vasil'eva ED, Levin BA, Vasil'ev VP. Dynamics of diversity of spined loaches of genus *Cobitis* (Cobitidae) of trans-caucasus in the anthropogenic period according to the data of museum collections. III. Morpho-genetic variability, taxonomic status and diagnostic characters of spined loaches of the Black Sea Coast North of the Meskheta Ridge of the Lesser Caucasus. *Journal of Ichthyology*. 2024;64(3):157-176. doi: 10.1134/s0032945224020152
2. Prokofiev AM. Gurnards of the genus *Pterygotrigla* (Triglidae) of Nha Trang Bay and Adjacent Waters (Vietnam, South China Sea). *Journal of Ichthyology*. 2022;62(1):16-33. doi: 10.1134/S0032945222010118
3. Babu KKI, Ho HCh, Mariyambi PC, Sureshkumar S. Two new species of the codling fish genus *Physiculus* from Lakshadweep, India (Gadiformes: Moridae). *Zootaxa*. 2022;5104(1):111-124. doi: 10.11646/zootaxa.5104.1.6
4. Mikheev PB. Geographic variability in morphological traits of Lower Amur grayling *Thymallus tugarinae* (Salmonidae: Thymallinae). *Journal of Ichthyology*. 2024;64(1):45-60. doi: 10.1134/s0032945224010053
5. Romanov VI. Morphological features of round whitefish *Prosopium cylindraceum* lake Lama (Putorana Plateau). *Fish farming and fish industry*. 2024;18(2):87-95. In Russian, English summary. doi: 10.33920/sel-09-2402-02
6. Budin YV, Zadelenov VA, Romanov VI, Farkhutdinova SF. Size and age structure and demographic characteristics of *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 of the Khatanga River Basin. *Contemporary Problems of Ecology*. 2022;15(6):620-630. doi: 10.1134/s1995425522060051
7. Sterligova OP, Ilmast NV, Anikieva LV. Comparative analysis of population parameters of the vendace *Coregonus albula* (Salmonidae: Coregoninae) in Lake Samozero in different habitat conditions. *Journal of Ichthyology*. 2024;64(4):598-606. doi: 10.1134/S00329452240700358
8. Boldyrev VS, Vipkhlo EV, Vekhov DA. Specific features of the vyrezub *Rutilus frisii* biology of the Tsimlyansk Reservoir and the diversity of its life strategies in the Don Basin. *Journal of Ichthyology*. 2022;62(1):117-128. doi: 10.1134/S0032945222010015
9. Interesova EA, Suknev DL, Shatalin VA, Morozko AV, Kabiev TA, Dorogin MA, Tsapenkov AV. Age and growth of the pike-perch *Sander lucioperca* in the south of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;67:88-101. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/67/7
10. Panchenko VV, Matveev AA. Comparative characteristics of the size parameters of the threaded sculpin *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) in Peter the Great Bay (Sea of Japan) and off the Western Coast of Kamchatka (Sea of Okhotsk). *Journal of Ichthyology*. 2024;64(2):285-291. doi: 10.1134/s0032945224010077
11. Poltev YN. Biological characteristics of simushir snailfish *Polypera simushirae* (Lipariidae) from the Pacific Waters of the Northern Kuril Islands in autumn. *Journal of Ichthyology*. 2022;62(2):236-243. doi: 10.1134/S0032945222010106

12. Kalashnikov YN, Seliverstova EI. Features of distribution and size-age composition of mackerel in the Norwegian Sea in the summer 2008–2018. *Trudy VNIRO*. 2020;179:37-59. In Russian, English summary. doi: 10.36038/2307-3497-2020-179-37-59
13. Vilkova OYu. The size and weight composition of by-catches of sturgeon fish by stationary seines in the near-shore area of the southeastern sector of the Sea of Azov. *Trudy VNIRO*. 2024;198:164-167. In Russian, English summary. doi: 10.36038/2307-3497-2024-198-164-167
14. Tsapenkov AV, Zaitsev VF, Interestova EA. Status of reserves and fishing of peled *Coregonus peled* Middle Obi within the borders of the Tomsk region. *Fish farming and fish industry*. 2023;17(11):724-731. In Russian, English summary. doi: 10.33920/sel-09-2311-02
15. Sheibak AYU, Antonov NP, Kuznetsova EN. Condition and structure of pollock stock in the Sea of Okhotsk in 2011–2020. *Trudy VNIRO*. 2022;187:71-86. In Russian, English summary. doi: 10.36038/2307-3497-2022-187-71-86
16. Chen X, Liu B, Fang Z. Age and growth of fish. In: *Biology of Fishery Resources*. Chen X, Liu B eds. Singapore: Springer; 2022. pp. 71-111. doi: 10.1007/978-981-16-6948-4_4
17. Busarova OY, Esin EV, Markevich GN. Trophic relations between native *Salvelinus malma* Walb. and introduced *Oncorhynchus nerka* Walb. in the Landlocked Lake Sevo, Kamchatka. *Inland Water Biology*. 2022;15(2):160-169. doi: 10.1134/S1995082922020031
18. Esin EV, Tel'nik NO, Shkil' FN, Markevich GN, Zlenko DV. Sympatric diversification of dolly varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) in an extremely small ecosystem. *Journal of Ichthyology*. 2019;59(6):958-961. doi: 10.1134/S003294521906002X
19. Gerasimov YV, Strel'nikov AS, Ivanova MN. Dynamics of structural indices of populations of zander *Stizostedion lucioperca* (Percidae) of the Rybinsk Reservoir for 1954-2010. *Journal of Ichthyology*. 2013;53(1):41-51. doi: 10.1134/S0032945213010050
20. Anderson RO, Gutreuter SJ. Length, weight, and associated structural indices. In: *Fisheries Techniques*. Neilsen LA, Johnson DL, editors. New York: The American Fisheries Society; 1983. pp. 283-300.
21. Pravdin IF. Rukovodstvo po izucheniju ryb (preimushhestvenno presnovodnyh) [Guide to the study of fish (mainly freshwater)]. Moscow: Food Industry; 1966. 376 p. In Russian
22. Gashnikov MP, Belyanin IA, Rudenko-Travin VB, Ermoolin VP. Commercial size of fish and its measurement. *Theory and practice of world science*. 2023;1:73-76. In Russian
23. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001;4(1):1-9.
24. Dulkeit GD, Bashmakov VN, Bashmakova AY. Barabinskiye ozera i ikh rybnoye khozyaystvo [Baraba Lakes and Their Fisheries]. In: *Trudy Zap.-Sib. otd. Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ozerno-rechnogo rybnogo khozyaystva* [Scientific Works of the Western Siberian Branch of the Soviet Union Research Institute of Lake and River Fisheries]. Tomsk: Tomsk University Press; 1935. pp. 18-146. In Russian

Информация об авторах:

Интересова Елена Александровна, д-р биол. наук, доцент, г. н. с. лаборатории ихтиологии, Новосибирский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ЗапСибНИРО») (Новосибирск, Россия); профессор кафедры ихтиологии и гидробиологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1148-6283>

E-mail: interestova@zapsib.vniro.ru

Бабкина Ирина Борисовна, канд. биол. наук, доцент кафедры ихтиологии и гидро-биологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3302-6819>

E-mail: bibsphera@gmail.com

Шаталин Владислав Андреевич, специалист сектора сводного прогноза, Новосибирский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ЗапСибНИРО») (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7690-2201>

E-mail: shatalin@zapsib.vniro.ru

Митяев Егор Максимович, специалист лаборатории аквакультуры, Новосибирский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ЗапСибНИРО») (Новосибирск, Россия).

E-mail: Miteaev3988@yandex.ru

Цапенков Андрей Валерьевич, руководитель группы мониторинга ВБР Томской области, Новосибирский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ЗапСибНИРО») (Новосибирск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6108-7267>

E-mail: tsapenkov@zapsib.vniro.ru

Шиповалов Леонид Александрович, руководитель группы мониторинга ВБР Кузбасса, Новосибирский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ЗапСибНИРО») (Новосибирск, Россия).

E-mail: shipovalov@zapsib.vniro.ru

Балацкий Павел Сергеевич, специалист лаборатории ихтиологии, Новосибирский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ЗапСибНИРО») (Новосибирск, Россия).

E-mail: balatsky.pasha@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Elena A. Interesova, Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., chief researcher of the Ichthyology Laboratory, Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“ZapSibNIRO”) (Novosibirsk, Russia); Prof., Department of Ichthyology and Hydrobiology, Institute of Biology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1148-6283>

E-mail: interesova@zapsib.vniro.ru

Irina B. Babkina, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Ichthyology and Hydrobiology, Biological Institute, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3302-6819>

E-mail: bibsphera@gmail.com

Vladislav A. Shatalin, specialist in the consolidated forecast sector, Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“ZapSibNIRO”) (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7690-2201>

E-mail: shatalin@zapsib.vniro.ru

Egor M. Mityaev, specialist of the Aquaculture Laboratory, Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“ZapSibNIRO”) (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: Miteaev3988@yandex.ru

Andrey V. Tsapenkov, Head of the monitoring group for the ABR of the Tomsk region, Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“ZapSibNIRO”) (Novosibirsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6108-7267>

E-mail: tsapenkov@zapsib.vniro.ru

Leonid A. Shipovalov, Head of the monitoring group for the ABR of the Kemerovo region, Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“ZapSibNIRO”) (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: shipovalov@zapsib.vniro.ru

Pavel S. Balatsky, specialist of the Ichthyology Laboratory, Novosibirsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“ZapSibNIRO”) (Novosibirsk, Russian Federation).

E-mail: balatsky.pasha@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 13.03.2025;
одобрена после рецензирования 05.05.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 13.03.2025;
approved after reviewing 05.05.2025; accepted for publication 11.12.2025.*

Научная статья
УДК 595.7(021)
doi: 10.17223/19988591/72/9

Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) в энтомокомплексе ксилотрофного агарикомицета *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill (1903) в Челябинской области (Южный Урал)

Борис Викторович Красуцкий^{1,2}

¹ Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

² Челябинский государственный университет, Челябинск, Россия

^{1,2} <https://orcid.org/0000-0002-1676-1889>, boris_k.63@mail.ru

Аннотация. Изучение взаимоотношений насекомых с ксилотрофными грибами – неотъемлемая часть исследований общих и частных закономерностей функционирования детритной пищевой цепи в лесных экосистемах. Несмотря на актуальность подобных работ, существует острый недостаток сведений о составе, структуре и динамике энтомокомплексов, формирующихся в связи с плодовыми телами грибов и их мицелиальными структурами в древесном субстрате. Наименее изученными регионами в России до сих пор остаются Урал и Сибирь. Почти 35 лет проводятся исследования комплексов жесткокрылых, связанных с наиболее распространенными ксилотрофными агарикомицетами на Южном Урале. Материалом для этой статьи стали жуки, собранные на маршрутах и пробных площадках с поверхности и из толщи плодовых тел (базидиом) *Cerrena unicolor* и ее мицелиального слоя (под корой и в древесине) на территории Челябинской области. Выявлено 28 видов жесткокрылых из 11 семейств. На живых плодовых телах доминирует *Scaphisoma agaricinum* (Staphylinidae), в мертвых преобладают жуки семейств Ciidae, в особенности *Cis comptus*, *C. micans*, *Octothenmus glabriculus*, *Sulcaxis nitidus*, и Melandryidae – *Orchesia fusiformis*. Установлены главные закономерности формирования комплекса обитателей плодовых тел в зависимости от их состояния и мицелиального слоя грибов под корой и в древесине березы. Изучены направления экологической специализации насекомых, их пищевые преферендумы и на этой основе раскрыта структура сообщества жуков, связанных с *C. unicolor*. Также работа отражает некоторые методические аспекты изучения ксило-мицетофильных сообществ.

Ключевые слова: детритная пищевая цепь, ксилотрофные агарикомицеты, мицетофильные жесткокрылые, пищевые преферендумы, эколого-трофические группировки

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН № 123112700125-1 по теме: «Изучение закономерностей структуры, функций и динамики лесных экосистем Северной Евразии и обоснование системы мер по оптимизации их сохранения и воспроизводства».

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность Д.В. Ахремову, А.Н. Бурову, С.В. Гагаре, А.И. Гладкову, В.П. Зарицкому, А.В. Заикину, Н.И. Колтакову, А.Н. Лаврову, А.Н. Лугинину, О.П. Малых, Н.Н. Павлову, О.Н. Перепёлкину, В.Д. Просветову, С.В. Самарину, Б.Ю. Саратцеву, И.П. Худякову, А.С. Чайкину, Д.А. Яско за помощь в организации экспедиционных исследований.

Для цитирования: Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) в энтомокомплексе ксилотрофного агарикомицета *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill (1903) в Челябинской области (Южный Урал) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 232–257. doi: 10.17223/19988591/72/9

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/9

Coleoptera (Insecta, Coleoptera) in the entomocomplex of the xylotrophic agaricomycete *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill (1903) in the Chelyabinsk Oblast (South Urals)

Boris V. Krasutsky^{1,2}

¹ Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg, Russian Federation

² Chelyabinsk State University, Chelyabinsk, Russian Federation

^{1,2} <https://orcid.org/0000-0002-1676-1889>, boris_k.63@mail.ru

Summary. The purpose of this study is to examine the species composition, dynamics, and ecological-trophic structure of the Coleoptera complex associated with the xylotrophic agaricomycete *Cerrena unicolor* in Chelyabinsk Oblast (South Urals) (See Fig. 1). The material for this research consisted of beetles collected along routes and at test sites, both from the surface and within the fruit bodies (basidiomes) of *Cerrena* and its mycelial layer (under the bark and within the wood). Routes covered 26 municipal districts and were established across 52 key sections (See Fig. 2). A total of 210 fungal fruit bodies and 20 samples of birch deadwood colonized by fungi were studied (See Fig. 3). To analyze the trophic relationships of mycetophagous beetles, preference coefficients were used to reflect the proportion of specific fungal species in the overall diet of the insects, indicating their food preferences. Twenty-eight species from 11 families were identified. Of these, 7 species from the families Nitidulidae, Latridiidae, Mycetophagidae, and Tenebrionidae were found exclusively at the imago stage. Larvae of 7 species from the families Cerylonidae, Monotomidae, Colydiidae, and Melandryidae were found in white rot of birch caused not only by *C. unicolor*, but also by other xylotrophic fungi; their adults were found on fruit bodies. The remaining 14 species from the families Staphylinidae, Trogossitidae, Ciidae, and Melandryidae live and develop within basidiomes (See Table 1). A particularly diverse beetle complex (12 species from 7 families) forms during fungal sporulation. At this time, fruit bodies may have high abundance of *Scaphisoma agaricinum* and *Lordithon lunulatus* (Staphylinidae), as well as imago *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum*, *C. histeroides* (Cerylonidae), *Epuraea limbata*, *E. variegata* (Nitidulidae), *Rhizophagus dispar* and *Rh. parvulus* (Monotomidae), *Latridius consimilis* (Latridiidae), *Bitoma crenata* (Colydiidae) and *Melandrya dubia* (Melandryidae). Dead basidiomes are colonized by *Cis comptus*, *C. micans*, *Octothemnus glabriculus*, *Sulcacis nitidus* (dominate), *Orchesia fusiformis* (Melandryidae) and *Thymalus oblongus* (Trogossitidae). The imago stage of *Mycetophagus multipunctatus* undergoes additional feeding on dying fungi. Moldy, rotting fruit bodies attract *Dinaraea aequata* (Staphylinidae), imagines of *Cerylon ferrugineum*, *Epuraea rufomarginata*, occasionally *E. variegata* (Nitidulidae), *L. consimilis*, *Stephostethus pandellei* (Latridiidae) and *Scaphidema metallicum* (Tenebrionidae). The ecological and trophic structure of the community of inhabitants of *C. unicolor* inhabitant community can be summarized as follows (See Fig. 5). Specialized mycetobionts (carpophorophages, sporophages) are 12 species of beetles from 4 families. An open-living lifestyle is characteristic only of *S. agaricinum*.

By food specialization, it is a typical mycetophagus, consuming exclusively living fungal tissue (basidia and spores). Regarding trophic breadth, it is a polyphagous species that colonizes fungi from various orders. The remaining 11 species are secretive, developing in the thickness of fruit bodies. Among these, *Mycetophagus multipunctatus* (Mycetophagidae), found in *Cerrena* basidiomes at the imago stage, also develops in other fungi of various states (living, dying, and dead), making it a complete mycetophagous. Regarding the breadth of trophic connections, it is polyphagous. All Ciidae and *O. fusiformis* are mycetosaprophages that inhabit dead fruiting bodies. Polyphagous species include *C. comptus*, *C. fissicornis*, *O. glabriculus*, *Rhopalodontus strandi*, *Sulcacis fronticornis*, *S. nitidus* and *O. fusiformis* (populate fungi of the orders Hymenochaetales, Polyporales, Russulales), oligophages - *Cis boleti*, *C. micans*, *C. setiger* - develop in mushrooms of the order Polyporales. Eurybionts, which inhabit various substrates such as soil, litter, animal corpses, accumulations of decaying plant debris, dead wood, and occasionally mushrooms (more often found on them during the imaginal stage), are represented by 16 species from 9 families. Obligate mycetophages, numbering 10 species from 6 families, feed exclusively on fungi regardless of their environment, with some specialized for specific fungi *D. aequata* and *Lordithon lunulatus* found under the bark of dead trees, in decaying plant debris, in the litter, where they feed on fungal mycelium, and fruiting bodies of many soil and tree fungi of various states. Beetles of the genera *Cerylon*, *E. limbata*, *E. variegata*, *Rh. Parvulus*, *L. consimilis* and *S. metallicum* are xylophilic species, typically developing under the bark of dead trees by exploiting certain fungal groups. Myxophages - species combining different nutritional modes, including mycetophagy - are represented by 6 species from 5 families. The species *S. pandellei* inhabits diverse decaying organic matter, while the xylophilic species include *Th. oblongus* (which can complete its life cycle in some tree fungi), *E. rufomarginata*, *Rh. dispar*, *B. crenata*, and *M. dubia*. Overall, the entomocomplex of *C. unicolor* includes coleopterans characteristic of many fungi in the order Polyporales, which produce annual or annual-wintering fruiting bodies of leathery-cork or cork consistency (*Bjerkandera adusta*, *Coriolopsis trogii*, *Daedaleopsis confragosa*, *D. tricolor*, *Lenzites betulinus*, *Trametes gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. pubescens*, *T. suaveolens*, *T. versicolor*) across Europe, European Russia and Western Siberia.

The article contains 5 Figures, 1 Table, 29 References.

Keywords: detritus food chain, xylotrophic Agaricomycetes, mycetophilic Coleoptera, food preferences, ecological-trophic groups

Fundings: the work was carried out as a part of the state assignment of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences No. 123112700125-1 on the topic: "Study of the patterns of structure, functions and dynamics of forest ecosystems of Northern Eurasia and substantiation of a system of measures to optimize their conservation and reproduction".

Acknowledgments: I express my sincere gratitude to D.V. Akhremov, A.N. Burov, S.V. Gagare, A.I. Gladkov, V.P. Zaritsky, A.V. Zaikin, N.I. Koltakov, A.N. Lavrov, A.N. Luginin, O.P. Malykh, N.N. Pavlov, O.N. Perepelkin, V.D. Prosvetov, S.V. Samarin, B.Yu. Saratsev, I.P. Khudyakov, A.S. Chaikin, D.A. Yasko for assistance in organizing expeditionary research.

For citation: Krasutsky BV. Coleoptera (Insecta, Coleoptera) in the entomocomplex of the xylotrophic agaricomycete *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill (1903) in Chelyabinsk Oblast (South Urals). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:232-257. doi: 10.17223/19988591/72/9

Введение

Представленная работа входит в цикл исследований, начатых в 1982 г., продолжающихся в настоящее время и посвященных изучению жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) в ксило-мицетофильных сообществах Урала и Зауралья. Главные итоги опубликованы в двух монографиях [1, 2] и серии статей [3–6]. В этой статье, с учетом полученных новых данных, мы рассматриваем видовой состав, экологическую структуру и динамику комплекса жуков, связанных с агарикомицетом церреной одноцветной *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill в Челябинской области.

Церрена одноцветная – вероятно, космополитный ксилотрофный гриб, распространенный на Урале и в Западной Сибири от лесостепи до лесотундры включительно. Встречается в лиственных и смешанных лесах, а также в парках, скверах, садах. Развивается на отмершей древесине многих лиственных пород, но иногда может поселяться на ветвях и стволах живых деревьев [7]. На Южном Урале чаще встречается на березе и осине, реже – на черемухе, рябине, клене. Вызывает белую, активно распространяющуюся гниль. Имеет однолетние плодовые тела, вначале волокнисто-кожистой, затем (после отмирания) пробково-деревянистой консистенции (рис. 1).

Сведения об обитателях *C. unicolor* мы можем найти в публикациях отечественных и зарубежных ученых. Еще в 1952 г. L. Benick [8] называет в качестве характерных для этого гриба в Средней Европе 5 видов трутовиковых жуков (Ciididae), стафилина *Lordithon lunulatus* (Linnaeus, 1761) и узкотелку *Bitoma crenata* (Fabricius, 1775). В 1984 г. А.В. Компанцев [9], обсуждая видовой состав мицетобионтов основных дереворазрушающих грибов в Костромской области, отмечает развитие в мертвых плодовых телах церрены одноцветной трутовикового жука *Cis comptus* Gyllenhal, 1827. В 1996 г. автор настоящей статьи для Урала и Зауралья приводит 15 видов из 8 семейств при ведущей роли 6 видов жуков-циид [1].



Рис. 1. Агарикомицет *Cerrena unicolor* на валежнике березы: слева – вид сверху на группу плодовых тел; справа – вид снизу на гименофор отдельного плодового тела

[Fig. 1. Agaricomycete *Cerrena unicolor* on a birch felling: on the left is an overhead view of a group of fruit bodies; on the right is a bottom view of the hymenophore of a separate fruit body]

В это же время Н.Б. Никитский, И.Н. Осипов, М.В. Чемерис, В.Б. Семенов, А.А. Гусаков [10] в Приокско-Террасном заповеднике отмечают 12 видов из 6 семейств, в числе которых также 6 видов циид и, кроме них, представители семейств Staphylinidae, Trogossitidae, Cerylonidae, Nitidulidae и Tenebrionidae. В 1998 г. в Северной Норвегии Т.-Е. Fosli и J. Andersen [11] в энтомокомплексе церрены обнаруживают 7 видов трутовиковых жуков, а в 1999 г. J. Reibnitz [12] в юго-западной Германии – 8 видов циид. Тремя годами позже, по результатам исследований на Кольском п-ове, в Карелии, в Московской, Тверской, Белгородской областях и в Крыму, Д.С. Щигель [13] находит в этих грибах *Dacne bipustulata* (Thunberg, 1781) (Erotylidae), *Cis boleti* (Scopoli, 1763) и *C. comptus*. В 2004 г. совместно с Н.Б. Никитским [14] для Московской области он приводит сведения о 10 видах из 6 семейств, а затем, в период с 2005 по 2011 гг. [15–17] проводит исследования в Финляндии и сообщает о связи с *C. unicolor* трех видов циид и одного вида Carabidae. К этому времени для Урала и Зауралья мной выявлено 20 видов жуков из 8 семейств [2]. В 2008 г. В.Н. Дрогваленко [18] на основе исследований комплексов трутовиковых жуков украинских Карпат в энтомокомплексе церрены отмечает 7 видов. Л.В. Егоров, Е.Ю. Виноградова, Н.Б. Никитский и В.Б. Семенов [19, 20] изучают обитателей грибов в Республике Чувашия и в 2009 г. для *C. unicolor* указывают 5 видов циид и один вид стафилинид (*Bolitochara pulchra* (Gravenhorst, 1806)). В период с 2015 по 2023 гг. выходят работы по грибным жукам Ярославской [21–23] и Тульской областей [24], в которых авторы упоминают 7 видов циид и скрытника *Stephostethus pandellei* (Brisout de Barneville, 1863). В 2017 г. А.Ф. Ишкаева [25] сообщает о 7 видах циид в энтомокомплексе церрены на территории Печоро-Илычского заповедника, а затем, в 2022 г., совместно с Н.Б. Никитским [26] – о 10 видах циид в Республике Коми. Безусловно, крупным событием в 2016 и 2019 гг. становится появление двух томов монографии Н.Б. Никитского «Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области» [27, 28], где для *C. unicolor* приведены сведения (с учетом и литературных данных) о 26 видах жуков из 11 семейств. В Польше Р. Chachula, А. Melke, Р. Ruta, Н. Szoltys [29] находят в плодовых телах церрены ранее не указываемого для нее стафилина *Agaricochara latisima* (Stephens, 1832).

Таким образом, наиболее изучен видовой состав жуков-мицетобионтов *C. unicolor* на территории Средней и Северной Европы, Крыма, средней полосы и севера европейской части России, отчасти Урала и Западной Сибири. Значительная территория нашей страны подобными исследованиями не охвачена, остается не вполне раскрытым комплекс вопросов о характере взаимоотношений насекомых с грибами, о структуре и динамике мицетофильного комплекса. Сказанное определяет актуальность нашей и работ других авторов в этой области.

Цель выполненных исследований – изучение видового состава, динамики и эколого-трофической структуры комплекса жесткокрылых, связанных с ксилотрофным агарикомикетом *Cerrena unicolor* в Челябинской области (Южный Урал).

Материалы и методы

Поскольку методика подробно изложена в ранее опубликованных работах [2, 3, 6], здесь отметим лишь ее основные моменты. Материалом для работы стали жуки, собранные на маршрутах и пробных площадках с поверхности и из толщи плодовых тел (базидиом) церрены одноцветной *Cerrena unicolor* и ее мицелиального слоя (под корой и в древесине) на территории Челябинской области. Охвачено 26 муниципальных районов, маршруты заложены на 52 ключевых участках (рис. 2). Исследовано 210 плодовых тел грибов и 20 образцов валежника березы с растущими на ней грибами (схема главных фрагментов методики отражена на рис. 3).

Во время маршрутных учетов определяли заселенность грибов жуками, собирали насекомых с поверхности плодовых тел, отделяли грибы от субстрата, помещали их в индивидуальные бумажные пакеты и брали образцы фрагментов коры и древесины для последующего изучения в лаборатории. Биотопы, субстраты с грибами и сами грибы фотографировали. Заселенность грибов определяли отношением числа заселенных плодовых тел к общему числу исследованных.

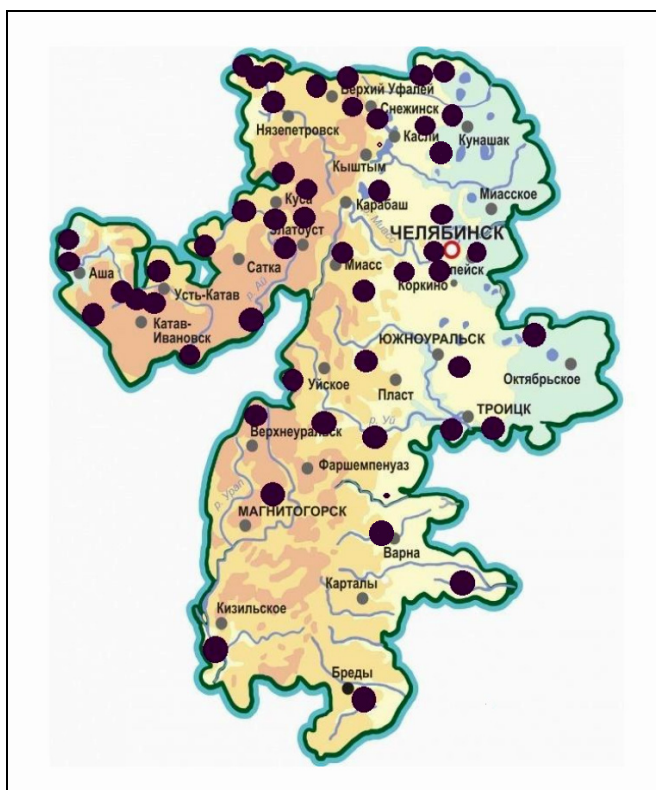


Рис. 2. Места проведения исследований на территории Челябинской области (обозначены кружками)

[Fig. 2. Research sites in the Chelyabinsk region (indicated by circles)]



Рис. 3. Основные фрагменты методики исследований
[Fig. 3. The main fragments of the research methodology]

В свою очередь, долю конкретных семейств (видов жуков), чтобы подчеркнуть их вклад в непосредственное использование вещества грибов, устанавливали по факту развития в (на) грибах как отношение числа заселенных базидиом к общему числу заселенных.

При выполнении работ на пробных площадках (в Ильменском заповеднике, Челябинском и Каштакском борах) проводили наблюдения за появлением плодовых тел и процессами их заселения на различных стадиях существования, изучали сезонные изменения в составе мицетофильных энтомокомплексов и характер взаимоотношений насекомых с грибами и между собой. Для удобства изучения сообществ обитателей грибов в зависимости от физиологического состояния плодовых тел и степени повреждения насекомыми и другими беспозвоночными применяли классификацию стадий их существования:

I стадия – живые, спороносящие;

II стадия – завершившие спороношение, отмершие, слабо поврежденные (повреждено до 25% плодового тела);

III стадия – мертвые, средней степени поврежденности (до 50%);

IV стадия – мертвые, сильно поврежденные (более 50%), в конце этой стадии при сильном увлажнении заплесневевшие.

Пищевые связи имаго и личинок жуков изучали в природе (путем прямого наблюдения) и в лабораторных условиях с использованием садковых методик (садками послужили завязанные сверху марлей стеклянные стаканы на 2/3 заполненные опилками или древесным субстратом, взятым в месте произрастания плодовых тел). Наблюдали за особенностями питания личинок, отмечали их локализацию в конкретных структурах базидиом (трама, гимениальный слой) и успешность развития, т.е. достижение има-

гинальной стадии. Небольшие фрагменты плодовых тел без видимых повреждений (полагали, что в них могли быть отложены яйца насекомых) помещали в пронумерованные алюминиевые стаканчики, которые ставили в темное место и в течение 3–4 месяцев периодически проверяли, выбирая появившихся жуков.

Для анализа пищевых связей жуков-мицетофагов с грибами использовали коэффициенты предпочтения, отражающие долю участия конкретных видов грибов в общем пищевом рационе насекомых, т.е. их пищевые преферендумы. Так, если жук N развивается в плодовых телах грибов A, B, C, D, E , то коэффициент предпочтения K_n им гриба A (по равноценным выборкам базидиом всех взятых для расчета грибов) будет:

$$K_n = N(A) = \frac{A}{A + B + C + D + E},$$

где значения A, B, C, D, E соответствуют количеству плодовых тел, заселяемых жуком N .

Благодаря такому подходу стало возможным выявлять основные направления гостальной специализации жуков в отношении преобладающих в районах исследований видов грибов.

Для характеристики эколого-трофической структуры энтомокомплекса *C. unicolor* использованы подходы и терминология, озвученные в ранее опубликованных работах [2, 7–12].

Результаты исследования и обсуждение

1. Видовой состав и особенности формирования энтомокомплексов на разных стадиях существования базидиом *Cerreana unicolor*

Из 210 обследованных плодовых тел и 20 образцов древесины, заселенных жесткокрылыми, оказалось 52 базидиома грибов (24,76%) и 14 древесных субстратов. Обнаружено 28 видов из 11 семейств. Из них 7 видов из семейств Nitidulidae, Latridiidae, Mycetophagidae и Tenebrionidae найдены только на стадии имаго. Личинки 7 видов из семейств Cerylonidae, Monotomidae, Colydiidae и Melandryidae обнаружены в белых гнилях березы, вызванных деятельностью не только *C. unicolor*, но и других ксилотрофных грибов, а их имаго – на плодовых телах. Остальные 14 видов из семейств Staphylinidae, Trogossitidae, Ciidae и Melandryidae живут и развиваются в базидиомах (табл. 1).

По числу видов и встречаемости в (на) плодовых телах преобладают трутовиковые жуки (Ciidae) – их 9 видов, доля семейства в энтомокомплексе 84,2%. Доминируют *Cis comptus* (доля вида 19,7%), *Octothemnus glabriculus* (17,2%) и *Sulcacis nitidus* (17,2%), на них приходится в общем 54,1% заселенных личинками и имаго циид базидиом. Несколько меньше удельное значение *Cis boleti* (10,5%), *C. micans* (9,2%) и *C. fissicornis* (6,6%). Довольно редок *Cis setiger*, его доля всего 2,6%.

Таблица 1 [Table 1]

Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) в энтомокомплексе ксилотрофного агарикомицета *Cerrena unicolor* в Челябинской области
[Coleoptera (Insecta, Coleoptera) in the entomocomplex of the xylotrrophic agaricomycete *Cerrena unicolor* in the Chelyabinsk region]

Виды жуков [Species of beetles]	Встречаемость жука на разных стадиях существования плодовых тел, % заселенных базидиом от всех исследованных жуков с <i>Cerrena unicolor</i> (номер в списке источников) [The occurrence of the beetle at different stages of the existence of fruit bodies, % of the basidiomas populated from all studied]				Литературные данные о связях этого вида жуков с <i>Cerrena unicolor</i> (номер в списке источников) [Literature data on the relationship of this beetle species with <i>Cerrena unicolor</i> (number in the list of sources)]
	I стадия [stage I]	II стадия [stage II]	III стадия [stage III]	IV стадия [stage IV]	
	I. Staphylinidae				
1. <i>Dinaraea aequata</i> (Erichson, 1837)	–	–	–	1,90	27
2. <i>Lordithon lunulatus</i> (Linnaeus, 1761)	0,95	–	–	–	8
3. <i>Scaphisoma agaricinum</i> (Linnaeus, 1758)	2,86	–	–	–	10, 14, 27
II. Trogossitidae					
4. <i>Thymalus oblongus</i> Reitter, 1889	–	0,95	0,95	–	10, 14, 27
III. Cerylonidae					
5. <i>Cerylon deplanatum</i> Gyllenhal, 1827**	0,95	–	–	–	28
6. <i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens, 1830**	1,90	–	–	0,95	10, 14, 28
7. <i>Cerylon histeroides</i> (Fabricius, 1792)**	0,95	–	–	–	–

IV. Nitidulidae						
8. <i>Epuraea limbata</i> (Fabricius, 1787)*	0,95	–	–	–	–	28
9. <i>Epuraea rufomarginata</i> (Stephens, 1830)*	–	–	–	–	1,90	28
10. <i>Epuraea variegata</i> (Herbst, 1793)*	2,86	–	–	–	0,95	10, 14, 24, 28
V. Monotomidae						
11. <i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800)**	0,95	–	–	–	–	–
12. <i>Rhizophagus parvulus</i> (Paykull, 1800)**	1,90	–	–	–	–	–
VI. Latridiidae						
13. <i>Latridius consimilis</i> Man- nerheim, 1844*	0,95	–	–	–	0,95	28
14. <i>Stephostethus pandellei</i> (Brisout de Barneville, 1863)*	–	–	–	–	0,95	23, 28
VII. Cidae						
15. <i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)	–	2,86	–	3,81	0,95	8, 10, 12, 18, 21, 22, 26, 28
16. <i>Cis compus</i> Gyllenhal, 1827	–	3,81	–	5,71	4,76	8–19, 21, 22, 26, 28
17. <i>Cis fissicornis</i> Mellie, 1848	–	0,95	–	1,90	1,90	10, 18, 25, 26, 28
18. <i>Cis micans</i> (Fabricius, 1792)	–	1,90	–	3,81	0,95	10, 12, 14, 18, 22, 26, 28
19. <i>Cis setiger</i> Mellie, 1848	–	0,95	–	0,95	–	–
20. <i>Octothemnus glabriculus</i> (Gyllenhal, 1827)	–	2,86	–	3,81	2,86	8, 12, 18, 28

21. <i>Rhopalodontus strandi</i> (Lohse, 1969)	–	0,95	1,90	0,95	16, 18, 28
22. <i>Sulcacis fronticornis</i> (Panzer, 1805)	–	0,95	1,90	0,95	8, 10, 12, 14, 18, 21, 22, 25, 26, 28
23. <i>Sulcacis nitidus</i> (Fabricius, 1792)	–	2,86	3,81	2,86	8, 10, 12, 14, 18, 22, 25, 26, 28
VIII. Colydiidae					
24. <i>Bitoma crenata</i> (Fabricius, 1775)**	1,90	–	–	–	8, 28
IX. Mycetophagidae					
25. <i>Mycetophagus multipunctatus</i> Fabricius, 1792*	–	1,90	–	–	28
X. Melandryidae					
26. <i>Melandrya dubia</i> (Schaller, 1783)**	1,90	–	–	–	28
27. <i>Orchesia fusiformis</i> Solsky, 1871	–	1,90	1,90	–	28
XI. Tenebrionidae					
28. <i>Scaphidema metallica</i> (Fabricius, 1792)*	–	–	–	1,90	10, 14, 28

Примечания: * жуки найдены только в фазе имаго, ** жуки, личинки которых развиваются под корой и в древесине, часто в мицелиальном слое грибов, их имаго иногда встречаются на плодовых телах (встречаемость указана по имаго на грибах).

[Notes: * beetles were found only in the imago phase, ** beetles whose larvae develop under the bark and in wood, often in the mycelial layer of fungi, their imagoes are sometimes found on fruit bodies (the occurrence is indicated by imago on fungi).

Все трутовиковые жуки развиваются в отмерших грибах (II–IV стадии), активно их разрушают и в большинстве своем предпочитают заселять подсохшие и сухие базидиомы (особенно, *C. boleti*, *C. micans*, *S. nitidus*). К повышенному содержанию влаги в грибах устойчивы *O. glabriculus* и *Sulcacis fronticornis*.

Также в мертвых, сухих базидиомах (II и III стадии) развиваются тенелюб *Orchesia fusiformis* (Melandryidae) (доля в энтомокомплексе 5,2%) и щитовидка *Thymalus oblongus* (Trogossitidae) (2,6%). Грибоед *Mycetophagus multipunctatus* на стадии имаго проходит дополнительное питание на отмирающих грибах. А заплесневелые, гниющие плодовые тела (конец IV стадии) привлекательны для стафилина *Dinaraea aequata* (Staphylinidae) (2,6%), имаго гладкотела *Cerylon ferrugineum* (Cerylonidae), блестянок *Epuraea rufomarginata*, иногда *E. variegata* (Nitidulidae), скрытников *Latridius consimilis*, *Stephostethus pandellei* (Latridiidae) и чернотелки *Scaphidema metallicum* (Tenebrionidae).

Но особенно разнообразный комплекс жуков (12 видов из 7 семейств) формируется на I стадии, когда грибы активно спороносят. В это время на плодовых телах может быть высока численность стафилинид *Scaphisoma agaricinum* (3,9%) и *Lordithon lunulatus* (1,3%), а также имаго гладкотелов *Cerylon deplanatum*, *C. ferrugineum*, *C. histeroides*, блестянок *Epuraea limbata*, *E. variegata*, монотомид *Rhizophagus dispar* и *Rh. parvulus* (Monotomidae), скрытника *Latridius consimilis*, узкотелки *Bitoma crenata* (Colydiidae) и тенелюба *Melandrya dubia*. Питаясь спорами в дополнение к основному пищевому рациону, насекомые восполняют дефицит азота, а перемещаясь с одного древесного субстрата на другой, могут участвовать в распространении грибов [2].

Наши данные по видовому составу жесткокрылых, связанных с *Cerreana unicolor*, хорошо согласуются с имеющимися в литературе сведениями, прежде всего в отношении наиболее изученных обитателей гриба – трутовиковых жуков (табл. 1). Но из цид в Средней и Северной Европе в энтомокомплексе церрены обнаружены также *Cis bidentatus* (Olivier, 1790), *C. lineatocribratus* Mellie, 1848, *C. Jacquemarti* Mellie, 1848 [11], *Cis fagi* Walth, 1839 и *C. castaneus* (Herbst, 1793) [12], а на территории европейской части России – *Cis bidentatus* [19, 26], *Cis submicans* Abeille de Perrin, 1874 [21, 28], *Cis striatulus* Mellie, 1848 [22] и *Cis rugulosus* Mellie, 1848 [25]. Из представителей других семейств в Европе найдены *Philorhisus sigma* (Rossi, 1790) (Carabidae) [16] и *Agaricochara latissima* (Stephens, 1832) (Staphylinidae) [29], а в европейской части России – *Scaphidium quadrimaculatum* (Olivier, 1790) (Staphylinidae) [10, 14, 27], *Bolitochara pulchra* (Gravenhorst, 1806) (Staphylinidae) [20, 27], *Dacne bipustulata* Thunberg, 1781 (Erotylidae) [13] и *Tritoma bipustulata* Fabricius, 1775 (Erotylidae) [28].

С учетом обнаруженных нами в Зауралье *Lordithon bicolor* (Gravenhorst, 1806) (Staphylinidae), *Corticaria linearis* (Paykull, 1798) (= *rubripes* Mannerheim, 1844) и *Corticaria longicornis* (Herbst, 1793) (Latridiidae) [2] общее число известных сегодня жуков в энтомокомплексе *C. unicolor* составляет 45 видов из 13 семейств.

2. Особенности пищевых связей жесткокрылых и структура энтомокомплекса грибов *Cerrena unicolor*

Из вышеизложенного следует, что жесткокрылые могут быть связаны с грибами на всех стадиях жизненного цикла или только на стадии имаго. В последнем случае насекомые либо заселяют мицелиальный слой грибов и их развитие обычно приурочено к определенным типам гнили, либо проходят жизненный цикл в других грибах (или иных органических субстратах). Их имаго на плодовых телах церрены проходят дополнительное питание.

Рассмотрим более подробно (с учетом литературных данных) пищевые связи обнаруженных жуков.

2.1. Пищевые связи жуков, развивающихся в плодовых телах

Семейство Staphylinidae – стафилиниды

1. *Dinaraea aequata* (Er.) – на Южном Урале найден в гниющих, отвалившихся от субстрата плодовых телах церрены, и в старых *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. и *Trichaptum pergamenum* (Fr.) Kunn [1, 2, 6]. В других регионах России этот вид отмечен под корой деревьев и в древесных грибах *Armillaria mellea* (Vahl.) P. Kumm., *Cerioporus squamosus* (Huds.) Fr., *Datronia mollis* (Sommerf.) Donk, *Exidia glandulosa* (Bull.) Fr., *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Fomitopsis betulina* (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han, Y.C. Dai, *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Hymenochaete rubiginosa* (Dicks.) Lév., *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Sing. et A.H. Sm., *Megacollobyia platyphylla* (Pers.) Kotl. et Pouzar, *Phaeolepiota aurea* (Matt.) Maire, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., *Polyporus tuberaster* (Jacq.) Fr., *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *T. ochracea* (Pers.) Gilb. & Ryv., *Tyromyces lacteus* (Fr.) Murr., *T. chioneus* (Fr.) P. Karst., *Xanthoporia radiata* (Sowerby) Tura [2, 8, 10, 14, 27] и некоторых других.

2. *Lordithon lunulatus* (L.) – на *C. unicolor* питается массой ее бродящих спор. Встречается в подстилке, под корой деревьев и в самых разных грибах, как напочвенных, так и ксилотрофных. Предпочитает мясистые и кожисто-мясистые плодовые тела грибов порядков Agaricales, Boletales, Tricholomatales, Polyporales. Наиболее заселяемыми им древесными грибами являются виды родов *Lentinus* Fr., *Pholiota* Fr., *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm., а также *Hypopholoma fasciculare* (Huds.) P. Kumm., *F. betulina*, *K. mutabilis*, *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryv. [2, 8, 10, 14, 27] и некоторые другие.

3. *Scaphisoma agaricinum* (L.) – в энтомокомплексе *C. unicolor* довольно редок, но в период спороношения бывает многочислен. Ведет открытоживущий образ жизни, питается гимениальными структурами (возможно, базидиями) и спорами. Известен как один из обычных обитателей плодовых тел различных древесных грибов, более всего предпочитающий в своем развитии *Coriopsis trogii* (Berk.) Bond. et Sing., *F. fomentarius*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, *Inocutis rheades* (Pers.) Bond. Et Sing., *Lentinus cyathiformis* (Schff.: Fr.) Bres., *Pleurotus calyptratus* (Lindbl. ap Fr.) Sacc., *Pl. ostreatus*

(Jacq.: Fr.) P. Kumm., *Pl. pulmonarius* (Fr.) P. Kumm. как на Южном Урале, так и в других регионах [1, 9, 10, 14, 27]. На территории европейской части России может развиваться и на грибах *Auricularia mesenterica* (Dicks.) Pers., *B. adusta*, *Clavicornia pyxidata* (Fr.) Doty, *Daedalea quercina* (L.) Pers., *Daedaleopsis confragosa* (Bolt.) J. Schroet., *E. glandulosa*, *F. betulina*, *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil., *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Bres., *O. corticola*, *Ph. schweinitzi*, *Phellinus igniarius* (L.) Quel., *Phlebia tremellosa* Nacasone & Burds., *Trametes versicolor*, *T. ochracea*, *Trichaptum pergamenum*, *X. radiata* [10, 14, 27] и некоторых других. В Зауралье отмечен на *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst. и *Porodaedalea chrysoloma* (Fr.) Fiasson & Niemelä [2, 4].

Семейство Trogossitidae – щитовидки

Thymalus oblongus Rtt. – иногда развивается в отмерших базидиомах *C. unicolor*, но чаще проходит цикл развития в мертвых плодовых телах *D. confragosa*, *D. tricolor* (Bull.) Bond. et Sing., *F. betulina*, иногда *Lenzites betulinus* (Fr.) Fr. [1, 2]. Имаго дополнительно питается на многих грибах, например *F. pinicola* [2], *B. adusta* [6], *Hapalopilus rutilans* (Pers.) Murr., *T. pergamenum* [2, 14, 28]. Может (но значительно реже) проходить весь жизненный цикл в белых гнилях древесины берез непосредственно под плодовыми телами перечисленных ксилотрофных грибов.

Семейство Ciidae – трутовиковые жуки

1. *Cis boleti* (Scop.) – в грибах *C. unicolor* не так обычен ($K_n = 0,04$), как в грибах рода *Trametes* Fr. ($K_n = 0,81$) и *L. betulinus* ($K_n = 0,12$). Иногда развивается в *B. adusta* ($K_n = 0,03$) (рис. 4). В других регионах может заселять также грибы рода *Daedaleopsis* (J. Schroet.) [10, 14, 22, 28] и некоторые другие.

2. *C. comptus* (Gyll.) – вид с широкой полифагией. Наряду с грибами *C. unicolor* ($K_n = 0,06$) заселяет грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,45$), реже *T. pergamenum* ($K_n = 0,16$), *D. tricolor* ($K_n = 0,10$), *L. betulinus* ($K_n = 0,10$), *C. trogii* ($K_n = 0,07$) и *B. adusta* ($K_n = 0,06$) (рис. 4). На территории европейской части России кроме названных развивается в грибах *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouz., *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouz., *G. applanatum*, *Gloeophyllum sepiarium* (Wulf.) P. Karst., *Phellinus ferruginosus* (Schrader.) Murr., *Pycnoporus cinnabarinus* (Jack.: Fr.) P. Karst., *Schizopora flavipora* (Berk. et M.A. Curtis ex Cooke), *Stereum hirsutum* (Willd.: Fr.) Fr., *X. radiata* и многих других [9, 10, 14, 22, 25, 26, 28], а в Западной Сибири – в грибах *Gloeoporus dichrous* (Fr.: Fr.) Bres. и *Lentinus strigosus* (Schw.) Fr. [2, 4].

3. *C. fissicornis* (Mel.) – кроме *C. unicolor* ($K_n = 0,02$) заселяет грибы рода *Trametes* ($K_n = 0,69$), *L. betulinus* ($K_n = 0,18$), *T. pergamenum* ($K_n = 0,08$) и *B. adusta* ($K_n = 0,03$) (рис. 4). На территории европейской части России и в Западной Сибири развивается также в других грибах семейства Polyporaceae: *P. cinnabarinus* и *D. confragosa* [2, 4, 9, 10, 14, 22, 25, 26, 28].

4. *C. micans* (F.) – помимо *C. unicolor* ($K_n = 0,02$) развивается в плодовых телах грибов рода *Trametes* ($K_n = 0,77$), а также в грибах *L. betulinus* ($K_n = 0,21$) (рис. 4), изредка *B. adusta*. В других регионах России кроме этих грибов заселяет *D. confragosa*, *P. cinnabarinus* [2, 9, 10, 14, 22, 27] и ряд других.

5. *C. setiger* Mel. – в грибах *C. unicolor* встречается редко, развивается в плодовых телах всех видов рода *Trametes* и в грибах *L. betulinus*.

6. *O. glabriculus* (Gyll.) – помимо *C. unicolor* ($K_n = 0,04$) развивается, вероятно, в плодовых телах всех видов рода *Trametes* ($K_n = 0,70$), некоторых других представителей семейства Polyporaceae, например *L. betulinus* ($K_n = 0,11$), и грибах семейства Hymenochaetaeae – *T. pergamenum* ($K_n = 0,05$). Также заселяет базидиомы *F. betulina* ($K_n = 0,05$), *C. trogii* ($K_n = 0,05$) (рис. 4) и *B. adusta*, а в Западной Сибири – *G. applanatum* и *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. [2, 4].

7. *R. strandi* (Lohse) – до 2021 г. нами в плодовых телах *C. unicolor* не отмечался, но в экстремально засушливые 2022 и 2023 гг. неоднократно заселял эти грибы на пнях березы. Развивается чаще в грибах *F. fomentarius* (L.: Fr.) Fr. и *G. applanatum*, реже – *T. pergamenum*, на территории европейской части России заселяет еще и *C. trogii*, *L. betulinus*, *L. sulphureus*, *F. betulina*, *I. rheades* [9, 10, 14, 22, 28], а в Западной Сибири кроме них – *D. confragosa* и *D. tricolor* [2, 4].

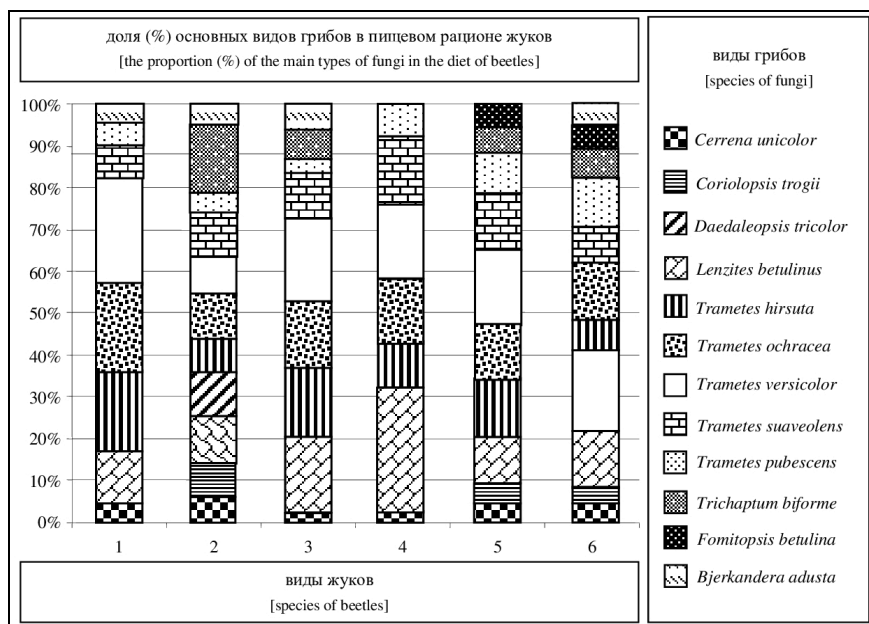


Рис. 4. Пищевые предпочтения личинок жуков-мицетобионтов семейства Ciidae – основных обитателей агарикомицета *Cerrena unicolor*. Цифрами обозначены:

1 – *Cis boleti*, 2 – *C. comptus*, 3 – *C. fissicornis*, 4 – *C. micans*,
5 – *Octothemnus glabriculus*, 6 – *Sulcacis nitidus*

[Fig. 4. Food preferences of larvae of mycetobiont beetles of the family Ciidae – the main inhabitants of the agaricomycete *Cerrena unicolor*. The numbers are: 1 - *Cis boleti*, 2 - *C. comptus*, 3 - *C. fissicornis*, 4 - *C. micans*, 5 - *Octothemnus glabriculus*, 6 - *Sulcacis nitidus*]

8. *S. fronticornis* наряду с *C. unicolor* ($K_n=0,03$) связан с грибами рода *Trametes* ($K_n=0,75$), *L. betulinus* ($K_n=0,18$), *C. trogii* ($K_n=0,04$) (на рис. 4 не отражен), *B. adusta*, а на территории европейской части России и в Западной Сибири также с грибами рода *Daedaleopsis*, *T. biforme*, *X. radiata* и др. [2, 10, 14, 21, 22, 28].

9. *S. nitidus* развивается в сухих грибах *C. unicolor* ($K_n=0,04$). Заселяет все виды рода *Trametes* ($K_n=0,62$), а кроме них – *L. betulinus* ($K_n=0,14$), *H. rutilans*, *T. pergamenum* ($K_n=0,09$), *F. betulina* ($K_n=0,05$), *C. trogii* ($K_n=0,03$), *B. adusta* ($K_n=0,03$) (рис. 4). Встречается в грибах *P. cinnabarinus* [2, 8]. На территории Европейской части России и в Западной Сибири проходит развитие также в грибах *H. rutilans*, *L. sulphureus* [2, 4, 9, 10, 14, 22, 28].

Семейство Melandryidae – тенелюбы

Orchesia fusiformis Solsky – на Южном Урале и на юге Западной Сибири развивается в сухих, мертвых базидиомах *C. unicolor*, грибов рода *Trametes* и *L. betulinus* [2, 7–9], а на территории европейской части России также в *X. radiata* [10, 14, 28].

2.2. Пищевые связи жуков, развивающихся в мицелиальном слое грибов

Семейство Cerylonidae – гладкотелы

Гладкотелы *C. deplanatum* Gyll., *C. ferrugineum* Steph. и *C. histeroides* (F.) обычно встречаются под гнилой корой в основном лиственных деревьев в плотных пленках мицелия многих грибов, вызывающих белую гниль, и на их спороносящих, но иногда и гнилых плодовых телах: *B. adusta*, *C. unicolor*, *C. trogii*, *D. septentrionalis* (P. Karst.) Niemelä, *D. confragosa*, *D. tricolor*, *F. fomentarius*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, *L. betulinus*, *Neolentinius lepideus* (Fr.) Redhead & Ginns., *Pleurotus*, *Schizophyllum commune* Fr., *Trametes*, *T. pergamenum* [2, 3, 6]. В своем развитии связаны с миксомицетами *Fuligo septica* (L.) F.H. Wigg, *Physarum polycephalum* Schwein. и *Trichia varia* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., а также с некоторыми аскомицетами и анаморфными грибами [15, 29]. Все найденные виды, таким образом, облигатные мицетофаги.

Семейство Monotomidae – мономомиды

Жуки рода *Rhizophagus* Redtenbacher, по нашим наблюдениям, развиваются в пленках мицелия *C. unicolor*, а также за счет некоторых других грибов, например *F. fomentarius*, *G. applanatum*, *L. betulinus*, *Pleurotus* [2, 3, 5]. Посещают спороносящие грибы, локализуются в крупных скоплениях спор, в том числе и на окружающих субстратах (листьях растений, коре деревьев). По литературным данным, личинки *Rh. parvulus* нередки под корой лиственных деревьев, где питаются аскомицетами родов *Hypoxydon* Bull. и *Valsaria* Ces & De Not., а имаго встречаются на сокооточивых пнях

берез и дубов [15]. *Rh. dispar* по данным Н.Б. Никитского обитает под корой лиственных и хвойных, покрытой аскомицетами и ассоциированными с ними анаморфными грибами (*Ceratocystis* Ellis & Halst., *Ophiostoma* (Fr.) Syd et P. Syd.) [14, 28]. Питаясь грибами, он попутно хищничает на личинок мелких ксилобионтов, чаще короедов, а на имагинальной стадии поедает очень многие древесные грибы [8, 10, 14, 16, 28].

Семейство Colydiidae – узкотелки

Имаго *Bitoma crenata* (F.) обнаружены на спороносящих грибах, а личинки – в довольно рыхлой древесине с белой гнилью и плотными налетами мицелия не только *C. unicolor*, но других грибов: *F. fomentarius*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *L. betulinus*, *Panus lecomtei* (Fr.) Corner, *P. cinnabarinus*, *Pleurotus*, *S. commune*, *Trametes*, *T. pergamenum*. По некоторым данным развивается под отмершей корой лиственных и хвойных деревьев за счет аскомицетов рода *Hypoxylon*, дейтеромицетов родов *Penicillium* Link, *Trichoderma* Pers., мицелия отдельных видов ксилотрофных грибов, миксомицетов, органических остатков и иногда подкорных насекомых [8, 10, 14, 28]. Таким образом, вид является мицетофагом с элементами хищничества и сапрофагии.

Семейство Melandryidae – тенелюбы

Тенелюб *M. dubia* (Schall.) развивается в белых гнилях лиственных деревьев (береза, осина, ольха), вызванных грибами *B. adusta*, *C. unicolor*, *Daedaleopsis*, *F. fomentarius*, *L. betulinus*, *Pleurotus*, *Trametes*, *T. pergamenum*, проходя на стадии имаго дополнительное питание на этих и некоторых других древесных грибах [2, 3, 5, 6, 10, 14, 28]. Сапро-ксилофаг и мицетофаг.

2.3. Пищевые связи жуков, обнаруженных на стадии имаго

Семейство Nitidulidae – блестянки

1. *Epuraea limbata* (F.) – на Южном Урале из ксилотрофных базидиомицетов кроме церрены предпочитает в заселении немногие, обычно спороносящие грибы – *Daedaleopsis*, *F. fomentarius*, *K. mutabilis*. По литературным данным, развивается в мягких агариковых грибах – *Agaricus cappellianus* Hlaváček, *Coprinellus disseminatus* (Pers.) J.E. Lange, *C. micaceus* (Bull.) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson, *Inocybe erubescens* A. Blytt, *Lentinus tigrinus* (Bull.) Fr., *Psathyrella candolleana* (Fr.) Maire, *Ps. fimbrillosa* (Fr.) Maire [14, 28]. Облигатный мицетофаг.

2. *E. rufomarginata* (Steph.) – кроме загнивающих плодовых тел церрены обнаружен в скоплениях забродивших спор *F. fomentarius* [2]. В других регионах России личинки и имаго обнаружены под заселенными короедами колодами елей, в опилках, пропитанных древесным соком, на соке берез и осин, на цветках черемухи и под корой березы, зараженной сорда-

риомицетами [14, 28]. Скорее для вида характерно смешанное питание – мицетофагия, факультативное хищничество и факультативная сапрофагия.

3. *Epuraea variegata* (Herbst.) – развивается не только на заплесневелых ксилотрофных (*B. adusta*, *C. trogii*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, *L. betulinus*, *Pleurotus*, *Trametes*) [2, 3, 5, 6], но и некоторых напочвенных грибах (*Coprinus* Pers., *Ramaria* Fr. ex Bonord.) [14, 28], на гниющих органических субстратах за счет плесневых грибов, а также на забродившем соке лиственных деревьев за счет грибов родов *Saccharomyces* Meyen, *Endomyces* Reess [16, 17]. Н.Б. Никитский наблюдал развитие вида на грибах *Neoantrodia* (= *Antrodia*) *serialis* (Fr.) Audet, на загнивающих *F. fomentarius*, *F. betulina*, *Trametes gibbosa* (Pers.) Fr., *T. pergamenum*, *Tyromyces* sp. [14, 28]. Жуков отмечали и на других грибах – *C. borealis*, *D. confragosa*, *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., *Inonotus leporinus* (Fr.) Gilb. & Ryv., *I. rheades*, *K. mutabilis*, *L. sulphureus*, *M. tremellosus*, *N. lepideus*, *N. cyathiformis*, *Phlebia centrifuga*, *S. paradoxa* [28]. Может питаться забродившими спорами грибов и в период спороношения является одним из обычных на плодовых телах некоторых ксилотрофных агарикомицетов жуком. Таким образом, вид следует считать облигатным мицетофагом.

Семейство Latridiidae – скрытники

1. *Latridius consimilis* Mann. – кроме церрены на стадии имаго заселяет спороносящие и (реже) гнилые плодовые тела *B. adusta*, *F. fomentarius*, *F. betulina*, *Daedaleopsis*, *G. applanatum*, *L. betulinus*, *Onnia tomentosa* (Fr.) P. Karst., *Trametes*, *T. pergamenum*, *X. radiata* [2, 3, 6], а на территории европейской части России – на *C. squamosus*, *C. borealis*, *L. sulphureus*, *S. commune* [14, 28]. По данным Н.Б. Никитского связан в своем развитии с анаморфным грибом *Cladosporium macrocarpum* (Pers.) Link [14, 28]. Встречается и под гнилой корой лиственных деревьев, обычно в пленках мицелия древесных грибов. Облигатный мицетофаг.

2. *Stephostethus pandellei* (Bris.) – обнаружен на старых, загнивающих базидиомах церрены, а кроме них на спороносящих *F. fomentarius*, *Daedaleopsis*, *F. betulina*, *F. pinicola*, *G. applanatum*, *Pleurotus*, *Trametes* [2, 3, 5]. По наблюдениям Н.Б. Никитского, жуки и личинки встречаются вместе с предыдущим видом и *Cortinicara gibbosa* (Herbst, 1793) в грибах *C. macrocarpum* на осине [10, 28]. Также отмечен на ассоциированных с аскомицетами анаморфных грибах *Trichoderma* и *Penicillium* на разных древесных породах [28]. Может развиваться в гниющей древесине, в подстилке, трухе дупел, в старых заплесневелых грибах и прочих разлагающихся субстратах [2, 28]. Скорее мицетофаг с элементами сапрофагии.

Семейство Mycetophagidae – грибоеды

Mycetophagus multipunctatus F. – нерегулярные находки этого грибоеда в отмирающих плодовых телах и только на стадии имаго свидетельствуют лишь о дополнительном питании жуков на церрене. Его основными пище-

выми объектами являются *D. tricolor* и *F. betulina*. Иногда он развивается в плодовых телах *Inocutis rheades* (Petr.) P. Karst., *Pholiota aurivella* (Batsch) P. Kumm. и *Pleurotus*. В других регионах в своем развитии также связан с *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar, *H. coralloides*, *X. radiata*, *L. sulphureus*, *C. squamosus* [10, 14, 28]. Имаго отмечали на многих древесных и напочвенных грибах [2, 8, 10, 29]. Облигатный мицетофаг.

Семейство Tenebrionidae – черномелки

Scaphidema metallicum (F.) – помимо *C. unicolor* на стадии имаго обнаружен в грибах *Pl. pulmonarius* и в мицелиальном слое *Ph. ignarius* [2, 5]. В Московской области также найден на *D. confragosa*, *F. fomentarius*, *L. sulphureus* [14, 28], в Крыму – на *Irpex lacteus* (Fr.) Fr. [13]. На территории европейской части России, очевидно, связан в развитии с грибами *Tomentella* sp., растущими под корой и на древесине хвойных и лиственных деревьев [10, 14, 28]. Вероятно, мицетофаг с элементами сапрофагии.

В отличие от обитающих в грибах двукрылых и чешуекрылых, жуки могут быть связаны с грибами не только на стадии личинки, но и на стадии имаго, причем круг пищевых объектов у имаго обычно намного шире, чем у личинок. Для характеристики типов питания конкретных видов мицетофильных жесткокрылых эту особенность необходимо учитывать и определять пищевые режимы для каждой из активных фаз жизненного цикла отдельно, а затем уже по их совокупности делать вывод о пищевой специализации в целом. Также важно разграничивать, что является средой (субстратом) обитания – сам гриб (плодовое тело) на конкретном субстрате (древесина, подстилка, листья растений и пр.) или субстрат с грибами (мицелием и его производными). В первом случае для обитателей плодовых тел мы используем термин «мицетобионты», выделяя открытоживущих и скрытноживущих (а среди них типичных мицетофагов, мицетосапрофагов и полных мицетофагов, монофагов, олигофагов и полифагов), а во втором – «эврибионты» (облигатные мицетофаги, миксофаги, факультативные мицетофаги, хищники и паразиты, случайные посетители) [2, 3, 5, 6]. Эврибионтные жуки иногда могут развиваться в плодовых телах многих грибов – это характерно, главным образом, для стафилинид и лейодид.

Тогда, с учетом проведенного анализа пищевых связей жуков, энтомокомплекс *Cerrena unicolor* включает следующие эколого-трофические группы и группировки (рис. 5).

Специализированными мицетобионтами (карпофорофагами, спорофагами) являются 12 видов из 4 семейств, т.е. 43% от всех обнаруженных жуков. Открытоживущий образ жизни характерен только для *S. agaricinum*. Этот стафилин предпочитает грибы с многолетними плодовыми телами и особенно многочислен на них в период спороношения. По пищевой специализации это типичный мицетофаг, потребляющий исключительно живое вещество грибов, по широте трофических связей – полифаг, заселяющий грибы различных порядков.

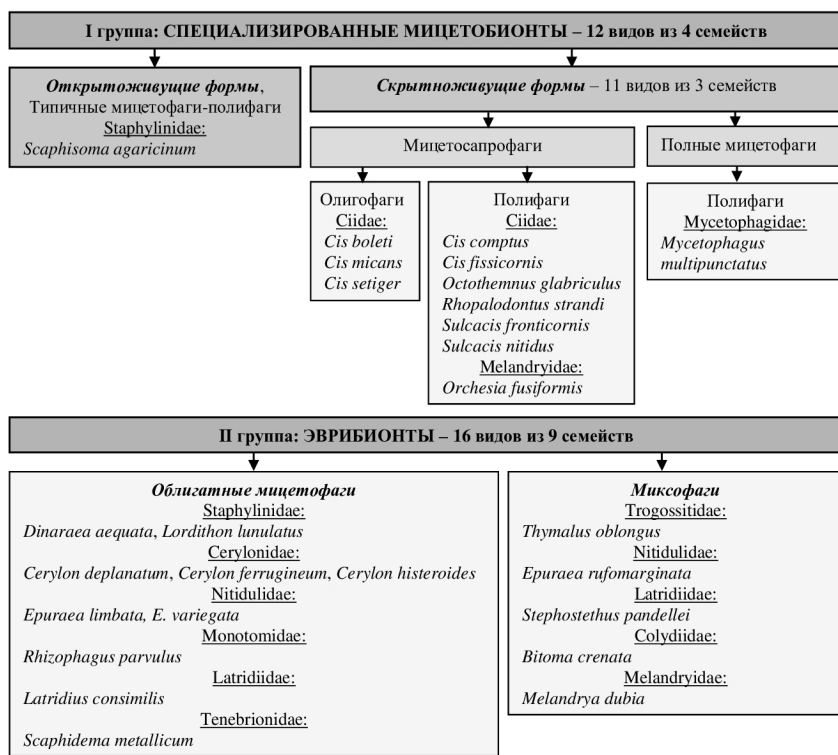


Рис. 5 Эколого-трофическая структура энтомокомплекса грибов *Cerrena unicolor*
[Fig. 5. Ecological and trophic structure of the *Cerrena unicolor* fungi entomocomplex]

Остальные 11 видов являются скрытноживущими – они развиваются в толще плодовых тел. Из них *M. multipunctatus*, обнаруженный в базидиомах церрены на стадии имаго, развивается в других грибах различного состояния (живых, отмирающих и мертвых), т.е. является полным мицетофагом, а по широте трофических связей – *полифагом*. Все цииды и тенелюбы *O. fusiformis* – мицетосапрофаги, живущие в мертвых плодовых телах. Полифагами являются *C. comptus*, *C. fissicornis*, *O. glabriculus*, *Rh. strandi*, *S. fronticornis*, *S. nitidus* и *O. fusiformis* (заселяют грибы порядков Hymenochaetales, Polyporales, Russulales), *олигофагами* – *C. boleti*, *C. micans*, *C. setiger* (развиваются в грибах порядка Polyporales). Эврибионты, заселяющие различные среды (субстраты) обитания (почва, подстилка, трупы животных, скопления разлагающихся растительных остатков, мертвая древесина и т.п.), в том числе и грибы (чаще встречаются на них в имагинальной стадии), представлены 16 видами из 9 семейств (57%). Облигатными мицетофагами являются 10 видов из 6 семейств – они питаются исключительно грибами независимо от того, в какой среде (субстрате) обитают, причем некоторые из них специализированы в отношении конкретных грибов. Стафилины *D. aequata* и *L. lunulatus* встречаются под корой мертвых деревьев, в разлагающихся растительных остатках, в подстилке, где питаются грибным ми-

целием, и в плодовых телах многих напочвенных и древесных грибов разного состояния. Гладкотелы рода *Cerylon*, блестянки *E. limbata*, *E. variegata*, монотомиды *Rh. parvulus*, скрытник *L. consimilis* и чернотелка *S. metallicum* – ксилофильные виды, обычно развивающиеся под корой мертвых деревьев за счет некоторых групп грибов. Миксофаги – виды, совмещающие различные типы питания, один из которых мицетофагия, представлены 6 видами из 5 семейств. Обитателем разнообразной разлагающейся органики является скрытник *S. pandellei*, а ксилофильными видами – щитовидка *Th. oblongus* (может проходить полный жизненный цикл в некоторых древесных грибах), *E. rufomarginata*, монотомиды *Rh. dispar*, узкотелка *B. crenata* и тенелюб *M. dubia*. Факультативные мицетофаги, обычно представленные обитателями разнообразной разлагающейся органики и использующие грибы как дополнительный пищевой ресурс, в основном на стадии имаго, хищники, паразиты и случайные посетители нами в энтомокомплексе *C. unicolor* не обнаружены.

Заключение

Энтомокомплекс *Cerrena unicolor* в Челябинской области включает 28 видов жесткокрылых, представителей 11 семейств, из которых непосредственно в грибах могут развиваться 14 видов из 4 семейств. По числу видов и встречаемости в плодовых телах доминируют трутовиковые жуки (Ciidae) – их 9 видов, доля семейства 84,2%. Видовой состав обитателей определяется состоянием базидиом: комплекс мицетобионтов живых, особенно спорносящих грибов, включает не специализированных в отношении этого гриба жуков, встречающихся преимущественно на имагинальной стадии. Он существенно отличается от энтомокомплекса мертвых плодовых тел, где преобладают облигатные мицетосапрофаги, главным образом жуки семейства Ciidae (*Cis boleti*, *C. comptus*, *C. micans*, *Octothemnus glabriculus*, *Sulcaxis nitidus*), полностью проходящие жизненный цикл в грибах. Нередко группировка обитателей мертвых базидиом включает тенелюба *Orchesia fusiformis* (Melandryidae) и щитовидку *Thymalus oblongus* (Trogossitidae). Несмотря на довольно широкий круг грибов, заселяемых многими трутовиковыми жуками, коэффициенты предпочтения свидетельствуют о тенденции к олигофагии, выражающейся в преимущественном заселении грибов одного порядка (Polyporales). В общей структуре сообщества мицетофильных жесткокрылых 12 видов из 4 семейств являются специализированными мицетобионтами-мицетофагами, 16 видов из 9 семейств – эврибионтными облигатными мицетофагами (10 видов) и миксофагами (5 видов). В целом энтомокомплекс *C. unicolor* включает жесткокрылых, характерных для многих грибов порядка Polyporales с однолетними, однолетними зимующими плодовыми телами кожисто-пробковой или пробковой консистенции (*Bjerkandera adusta*, *Coriolopsis trogii*, *Dae-daleopsis confragosa*, *D. tricolor*, *Lenzites betulinus*, *Trametes gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. pubescens*, *T. suaveolens*, *T. versicolor*) на территории Европы, европейской части России и в Западной Сибири.

Список источников

1. Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья: краткое иллюстрированное руководство к определению по имаго наиболее обычных в энтомокомплексах деструктурирующих базидиальных грибов видов жесткокрылых. Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 1996. Т. I. 146 с.
2. Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые Урала и Зауралья. Т. II. Система «Грибы-насекомые». Челябинск : ОАО «Челябинский дом печати», 2005. 213 с.
3. Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами рода *Trametes* Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) на Южном Урале // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 7. С. 756–769. doi: 10.31857/S0044513421070060
4. Красуцкий Б.В. Мицетофильные жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) национального парка «Припышминские боры» // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2022. Т. 127, вып. 3. С. 10–30.
5. Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Coleoptera), связанные с ксилотрофными грибами рода *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) на Южном Урале // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 9. С. 985–1001. doi: 10.1134/S0013873822070041
6. Красуцкий Б.В. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera), связанные с трутовиком *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (Agaricomycetes, Polyporales) в Челябинской области (Южный Урал) // Евразийский энтомологический журнал. 2023. Т. 22, № 5. С. 235–245. doi: 10.15298/euroasentj.22.05.02
7. Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург : УИФ «Наука», 1993. 232 с.
8. Benick L. Pilzkafer und Kaferpilz. Okologiske und statistiske Untersuchungen // Acta zoologica Fennica. 1952. Bd. 70. 250 p. In German
9. Компанцев А.В. Комплексы жесткокрылых, связанные с основными деструктурирующими грибами в лесах Костромской области // Животный мир Южной тайги. М. : Наука, 1984. С. 191–196.
10. Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А. Жесткокрылые-ксилобиоты, мицетобиоты и пластинчатогусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. XXXVI. М. : Изд-во МГУ, 1996. 198 с.
11. Fossli T-E., Andersen J. Host preference of Cisidae (Coleoptera) on tree-inhabiting fungi in northern Norway // Entomologica Fennica. 1998. № 9. PP. 66–78.
12. Reibnitz J. Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera, Cisidae) // Mitteilungen Entomologischer Verein Stuttgart. 1999. № 34. PP. 1–76. In German
13. Щигель Д.С. Комплексы жесткокрылых – обитателей трутовых грибов Восточно-Европейской равнины и Крыма // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2002. Т. 107, вып. 1. С. 8–21.
14. Nikitsky N.B., Schigel D.S. Beetles in Polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes // Entomologica Fennica. 2004. № 15. PP. 6–22.
15. Schigel D.S. Polypore-inhabiting beetles of four protected forests in South Häme, Central Finland // Sahlbergia. 2005. № 10. PP. 59–62.
16. Schigel D.S. Polypore-beetle associated in Finland // Annales Zoologici Fennici. 2011. Vol. 48, № 6. PP. 319–348.
17. Schigel D.S. Fungus-beetle food web pattern in boreal forests // Russian Entomological Journal. 2011. Vol. 20, № 2. PP. 141–150.
18. Дрогваленко А.Н. Жуки семейства Ciidae (Insecta: Coleoptera) Украинских Карпат // Известия Харьковского энтомологического общества. 2008. Т. XV, вып. 1–2. С. 101–104.

19. Егоров Л.В., Никитский Н.Б., Виноградова Е.Ю. Материалы по фауне и экологии трутовиковых жуков (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Чувашии // Научные труды государственного заповедника «Присурский». 2009. Т. 21. С. 3–7.
20. Егоров Л.В., Виноградова Е.Ю., Семенов В.Б. Материалы к фауне и экологии микетобионтных Staphylinidae (Insecta, Coleoptera) Чувашии // Научные труды государственного заповедника «Присурский». 2009. Т. 21. С. 7–12.
21. Власов Д.В. Жесткокрылые (Insecta: Coleoptera) надсемейства Tenebrionoidea национального парка «Плещеево озеро» (Ярославская область) // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». 2023. Т. 38. С. 77–85.
22. Власов Д.В., Никитский Н.Б. Фауна трутовиковых жуков (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Ярославской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2015. Т. 120, вып. 3. С. 3–11.
23. Власов Д.В., Никитский Н.Б., Салук С.В. Фауна жуков-скрытников (Coleoptera, Latridiidae) Ярославской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2018. Т. 123, вып. 4. С. 34–39.
24. Никитский Н.Б., Мамонтов С.Н., Власенко А.С. Новые сведения о жесткокрылых засечных лесов Тульской области (Coleoptera: Nitidulidae–Scolytidae), собранных в оконные ловушки // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Серия Биологическая. 2016. Т. 121, вып. 6. С. 25–37.
25. Ишкаева А.Ф. Фауна трутовиковых жуков (Coleoptera, Ciidae) равнинной и предгорной частей Печоро-Илычского заповедника // Природные и исторические факторы формирования современных экосистем Среднего и Северного Урала. Материалы докладов школы-конференции. Сыктывкар : Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина, 2017. С. 64–68.
26. Никитский Н.Б., Ишкаева А.Ф. Разнообразие трутовиковых жуков (Coleoptera, Ciidae) республики Коми // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Серия Биологическая. 2022. Т. 127, вып. 2. С. 3–15.
27. Никитский Н.Б. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области: Ч. 1 : монография / под ред. Н.Б. Никитского, Б.Р. Стригановой. Москва ; Берлин : Директ-Медиа, 2016. 712 с.
28. Никитский Н.Б. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области: Ч. 2 : монография / под ред. Н.Б. Никитского, Б.Р. Стригановой. Москва ; Берлин : Директ-Медиа, 2019. 787 с.
29. Chachula P., Melke A., Ruta R., Szoltys H. Beetles (Coleoptera) collected from polyporoid fungi in the Pieniny National Park // Wiadomości Entomologiczne. 2019. Vol. 38, № 1. PP. 5–46.

References

1. Krasuckii BV. Micetofil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya [Mycetophilic Coleoptera of the Urals and Trans-Urals]. Vol. I. In: *Kratkoe illyustrirovannoe rukovodstvo k opredeleniyu po imago naibolee obychnykh v entomokompleksakh derevorazrushayushchih bazidial'nykh gribov vidov zhestkokrylykh* [A brief illustrated guide to the definition of the most common coleoptera species in entomocomplexes of wood-destroying basidial fungi]. Ekaterinburg: Ekaterinburg; 1996. 146 p. In Russian
2. Krasuckii BV. Mycetophil'nye zhestkokrylye Urala i Zaural'ya. Vol. II: Systema "Griby-Nasekomye" [Mycetophilic Coleoptera of the Urals and Trans-Urals. Vol. II. The system "Fungi-insects"]. Chelyabinsk: Chelyabinsky dom pechati; 2005. 213 p. In Russian
3. Krasutsky BV. Beetles (Coleoptera) associated with xylotrophic fungi of the genus *Trametes* Fr. (Basidiomycetes, Polyporales) in the South Urals. *Entomological Review*. 2021;101(4):1-15. doi: 10.31857/S0044513421070060
4. Krasuckii BV. Micetofil'nye zhestkokrylye (Insecta, Coleoptera) nacional'nogo parka "Pripyshminskie bory" [Mycetophilic Coleoptera (Insecta, Coleoptera) of the Pripysh-

- minsky Forests National Park]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel Biologicheskij*. 2022;127(3):10-30. In Russian
5. Krasutsky BV. Beetles (Coleoptera) associated with xylotrophic fungi of the genus *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. (Basidiomycetes, Agaricales) in the South Ural. *Entomological Review*. 2022;102(7):1-19. doi: 10.1134/S0013873822070041
 6. Krasuckii BV. Coleoptera (Insecta, Coleoptera) associated with the tinder beetle *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (Agaricomycetes, Polyporales) in the Chelyabinsk region (Southern Urals). *Euroaziatskii Entomologicheskii Zhurnal*. 2023;22(5):235-245. In Russian, English summary. doi: 10.15298/euroasentj.22.05.02
 7. Muhin VA. Biota ksilotrofnih bazidiomicetov Zapadno-Sibirskoj ravniny [Biota of xylotrophic basidiomycetes of the West Siberian plain]. Ekaterinburg: Nauka; 1993. 232 p. In Russian
 8. Benick L. Pilzkafer und Kaferpilz. Okologishe und statistische Untersuchungen. *Acta zoologica Fennica*. 1952. Bd. 70. 250 p.
 9. Kompancev AV. Kompleksy zhestkokrylyh, svyazannye s osnovnymi derevorazrushayushchimi gribami v lesah Kostromskoj oblasti [Complexes of Coleoptera associated with the main wood-destroying fungi in the forests of the Kostroma region]. In: *Zhivotnii mir Juzhnoi taigi* [Wildlife of the southern taiga]. Moskva: Nauka; 1984. pp. 194-196. In Russian
 10. Nikitsky NB, Osipov IN, Chemeris MV, Semenov VB, Gusakov AA. Zhestkokrylye - xylobionty, mycetobionty i plastinchatousye Priksko-Terrasnogo Biosfernogo zapovednika (s obsorom fauny etih grup v Moskovskoy oblasti [Coleoptera-xylobionts, mycetobionts and lamellata of the Priksko-Terrasny Biosphere Reserve (with an overview of the fauna of these groups of the Moscow region)]. *Sbornik trudov Zoologicheskogo Museya MGU*. Vol. XXXVI. Moscow: Izdatelstvo Moskovskogo Universiteta; 1996. 198 p. In Russian
 11. Fossli T-E, Andersen J. Host preference of Cisidae (Coleoptera) on tree-inhabiting fungi in northern Norway. *Entomologica Fennica*. 1998;9:66-78. doi: 10.33338/ef.83967
 12. Reibnitz J. Verbreitung und Lebensräume der Baumschwammfresser Südwestdeutschlands (Coleoptera, Cisidae). *Mitteilungen Entomologischer Verien Stuttgart*. 1999;34:1-76.
 13. Shchigel' DS. Kompleksy zhestkokrylyh - obitatelej trutovyh gribov Vostochno-Evropejskoj ravniny i Kryma [Complexes of Coleoptera - inhabitants of the tinder fungi of the East European plain and Crimea]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel Biologicheskij*. 2002;107(1):8-21. In Russian
 14. Nikitsky NB, Shigel DS. Beetles in polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes. *Entomologica Fennica*. 2004;15:6-22.
 15. Shigel DS. Polypore-inhabiting beetles of four protected forests in South Häme, Central Finland. *Sahlbergia*. 2005;10:59-62.
 16. Shigel DS. Polypore-beetle associated in Finland. *Annales Zoologici Fennici*. 2011;48(6):319-348.
 17. Shigel DS. Fungus-beetle food web pattern in boreal forests. *Russian Entomological Journal*. 2011;20(2):141-150.
 18. Drogvalenko AN. Beetles of the family Ciidae (Insecta: Coleoptera) the Ukrainian Carpathians. *Proceedings of the Kharkov Entomological Society*. 2008;XV(1-2):101-104.
 19. Egorov LV, Nikitskij NB, Vinogradova EYu. Materialy po faune i ekologii trutovikovykh zhukov (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Chuvashii [Materials on the fauna and ecology of ciid beetles (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) of Chuvashia]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo zapovednika "Prisurskij"*. 2009;21:3-7. In Russian
 20. Egorov LV, Vinogradova EYu, Semenov VB. Materialy k faune i ekologii micetobiontnykh Staphylinidae (Insecta, Coleoptera) Chuvashii [Materials for the fauna and ecology of mycetobiont Staphylinidae (Insecta, Coleoptera) Chuvashia]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo zapovednika "Prisurskij"*. 2009;21:7-12. In Russian

21. Vlasov DV. Zhestkokrylye (Insecta: Coleoptera) nadsemejstva Tenebrionoidea nacional'nogo parka "Pleshcheevo ozero" (Yaroslavskaya oblast') [Coleoptera (Insecta: Coleoptera) of the Tenebrionoidea superfamily of the Pleshcheyevo Lake National Park (Yaroslavl region)]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Prisurskij"*. 2023;38:77-85. In Russian
22. Vlasov DV, Nikitskij NB. Fauna trutovikovyh zhukov (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Yaroslavskoj oblasti [Fauna of tinder beetles (Coleoptera, Tenebrionoidea, Ciidae) Yaroslavl Region]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel Biologicheskij*. 2015;120(3):3-11. In Russian
23. Vlasov DV, Nikitskij NB, Saluk SV. Fauna zhukov-skrytnikov (Coleoptera, Latridiidae) Yaroslavskoj oblasti [Fauna of hiding beetles (Coleoptera, Latridiidae) Yaroslavl Region]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel Biologicheskij*. 2018;123(4):34-39. In Russian
24. Nikitskij NB, Mamontov SN, Vlasenko AS. Novye svedeniya o zhestkokrylyh zasechnyh lesov Tul'skoj oblasti (Coleoptera: Nitidulidae-Scolytidae), sobrannyh v okonnye lovushki [New information about Coleoptera insects of the forests of the Tula region (Coleoptera: Nitidulidae-Scolytidae), collected in window traps]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Seriya Biologicheskaya*. 2016;121(6):25-37. In Russian
25. Ishkaeva AF. Fauna trutovikovyh zhukov (Coleoptera, Ciidae) ravninnoj i predgornoj chastej Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Fauna of tinder beetles (Coleoptera, Ciidae) of the plain and foothill parts of the Pechora-Ilych Reserve] In: *Prirodnye i istoricheskie faktory formirovaniya sovremennyh ekosistem Srednego i Severnogo Urala*. Materialy dokladov shkoly-konferencii [Natural and historical factors of formation of modern ecosystems of the Middle and Northern Urals]. Syktyvkar: Syktyvgarskij gosudarstvennyj universitet im. Pitirima Sorokina; 2017. pp. 64-68. In Russian
26. Nikitskij NB, Ishkaeva AF. Raznoobrazie trutovikovyh zhukov (Coleoptera, Ciidae) respubliki Komi [Diversity of tinder beetles (Coleoptera, Ciidae) of the Komi Republic]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Seriya Biologicheskaya*. 2022;127(2):3-15. In Russian
27. Nikitskij NB. Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Moskovskoj oblasti: Ch. 1: monografiya [Coleoptera (Insecta, Coleoptera) Moscow region: Part 1: monograph]. Moscow; Berlin: Direkt-Media; 2016. 712 p. In Russian
28. Nikitskij NB. Zhestkokrylye nasekomye (Insecta, Coleoptera) Moskovskoj oblasti: Ch. 2: monografiya [Coleoptera (Insecta, Coleoptera) Moscow region: Part 2: monograph]. Moscow; Berlin: Direkt-Media; 2019. 787 p. In Russian
29. Chachula P, Melke A, Ruta R, Szoltys H. Beetles (Coleoptera) collected from polyporoid fungi in the Pieniny National Park. *Wiadomości Entomologiczne*. 2019;38(1):5-46.

Сведения об авторе:

Красуцкий Борис Викторович, д-р биол. наук, в. н. с. лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования отдела лесоведения, Ботанический сад УрО РАН (Екатеринбург, Россия); доцент, профессор кафедры общей экологии факультета экологии, Челябинский государственный университет (Челябинск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1676-1889>

E-mail: boris_k.63@mail.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов

Information about the author:

Boris V. Krasutsky, Dr. Sci. (Biol.), leading researcher at the Laboratory of Reforestation, Forest Protection and Forest Management of the Department of Forestry, Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Yekaterinburg, Russian Federation); Assoc. Prof., Professor of the Department of General Ecology, Faculty of Ecology, Chelyabinsk State University (Chelyabinsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1676-1889>

E-mail: boris_k.63@mail.ru

The Author declares no conflict of interest

*Статья поступила в редакцию 06.04.2025;
одобрена после рецензирования 05.12.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 06.04.2025;
approved after reviewing 05.12.2025; accepted for publication 11.12.2025.*

Научная статья

УДК 574.58

doi: 10.17223/19988591/72/10

Ихтиопланктон шельфовых вод юго-восточного Сахалина и залива Анива

**Ольга Николаевна Мухаметова¹, Ильяс Ниязович Мухаметов²,
Валерий Николаевич Частиков³**

*^{1, 2, 3} Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии, Южно-Сахалинск, Россия*

¹ olga.sakhniro@gmail.com

² moukh00@mail.ru

³ v.chastikov@sakhniro.ru

Аннотация. По результатам прибрежных ихтиопланктонных съёмок 2018–2022 гг. получены данные по количественному и пространственному распределению икринок и личинок рыб на отдельных полигонах у юго-восточного Сахалина и в восточной части залива Анива. Выполнено сравнение видового состава между полигонами, рассчитаны индексы Чекановского–Сьеренсена. В составе ихтиопланктона отмечены икра и личинки 32 видов и надвидовых таксонов из 11 семейств. Вдоль юго-восточного побережья Сахалина число видов рыб сокращалось с юга на север, при этом суммарный вклад холодноводных высокобореальных и арктическо-бореальных видов возрастал в северном направлении. Повсеместно встречались икра и личинки минтая, северной палтусовидной, желтоперой и желтополосой камбал. Численность икры и личинок минтая в прибрежье заметно убывала с севера на юг. У палтусовидной камбалы подобной закономерности не отмечалось. В весенний период наиболее многочисленными компонентами ихтиопланктона являлись икра и личинки минтая, северной палтусовидной камбалы, сельди, мойвы. В летнем ихтиопланктоне высокую относительную численность имела икра желтоперой и длиннорылой камбал. Важную роль в формировании структуры прибрежных ихтиопланктонных комплексов играли грунты. Для сопоставления прибрежного и морского нереста минтая и палтусовидной камбалы приведены данные судовых съёмок по распределению их икры. Полученные материалы позволяют дополнить сведения по нерестовому потенциалу вод Восточного Сахалина.

Ключевые слова: икра рыб, личинки рыб, минтай, северная палтусовидная камбала, юго-восточный Сахалин

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Сахалинского филиала ВНИРО.

Благодарности: авторы признательны коллегам из лаборатории гидробиологии Сахалинского филиала ВНИРО, отдавшим много сил на многолетний отбор проб, зачастую в экстремальных условиях, в прибрежье юго-восточного Сахалина.

Для цитирования: Мухаметова О.Н., Мухаметов И.Н., Частиков В.Н. Ихтиопланктон шельфовых вод юго-восточного Сахалина и залива Анива // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 258–286. doi: 10.17223/19988591/72/10

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/10

Ichthyoplankton of the shelf waters of southeastern Sakhalin and Aniva Bay

Olga N. Mukhametova¹, Ilias N. Mukhametov², Valery N. Chastikov³

^{1, 2, 3} Sakhalin Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation

¹ olga.sakhniro@gmail.com

² moukh00@mail.ru

³ v.chastikov@sakhniro.ru

Summary. Fish eggs and larvae are a crucial component of the meroplankton community and, during periods of mass development, significantly supplement the food base of planktivorous organisms. In coastal waters, they serve as an important food source for juvenile salmon that have migrated to the sea. The Sakhalin branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography has developed and is implementing a program to study the food supply of Pacific salmon. This program has included ichthyoplankton collections in the confluence areas of salmon rivers over several years. This report is based on data collected from 2018 to 2022 at selected test sites off southeastern Sakhalin and in the eastern part of Aniva Bay (See Fig. 1). Ichthyoplankton sampling was conducted from May to October following a standardized station scheme. At the water's edge, sampling involved filtering 100 L of water through a plankton net. At isobaths of 5, 10, and 20 m, the net was towed vertically from the bottom to the surface using a conical net with a 50 cm diameter opening, 0.35 mm mesh size, and a 3 m filter cone length. A total of 519 ichthyoplankton samples were collected and processed. To understand the general distribution of eggs and larvae of walleye pollock *Gadus chalcogrammus* (Pallas, 1814) and Bering flounder *Hippoglossoides robustus* (Schmidt, 1904) observed in the coastal area, results from marine ichthyoplankton studies conducted in 2012, 2014, and 2020 were also utilized.

During the research, eggs and larvae of 32 species and supraspecific taxa from 11 families were recorded (See Table 1). Along the southeastern coast of Sakhalin, the number of fish species decreased from south to north. The total contribution of cold-water high-boreal and Arctic-boreal species increased in the northern direction (See Fig. 2a). Demersal fishes - mainly littoral and sublittoral species (See Fig. 2b) - primarily formed the biotopic composition. Minimal species similarity was noted for the site in Aniva Bay compared to other sites along southeastern Sakhalin (See Table 2). The quantitative similarity of ichthyoplankton, based on averaged data, was low, indicating differences in the quality of the study sites. At the same time, seasonal values of the Chekanovsky-Sorensen index in some areas were very high (See Table 3). The highest number of ichthyoplankton species was generally recorded from May to mid-June (See Fig. 3a). During this period, increased values of abundance, biomass, and caloric content of fish eggs and larvae were observed in most areas (See Figs. 3b, 3c, 3d). Thus, the maxima of biomass and caloric content at all sites coincided with the mass migration of young Pacific salmon from freshwater. The data obtained at the study sites show significant differences in the structure of ichthyoplankton communities. Bottom sediments play an important role in their formation.

To analyze the results of ship surveys based on the configuration of the coastline, shelf width, and hydrological features, the surveyed water area was divided into four sections: northern (53° - $54^{\circ}50'N$), middle (51° - $53^{\circ}N$), southern (south of $51^{\circ}N$ latitude to Cape Terpeniya), and southeastern Sakhalin (from Cape Terpeniya to Cape Svobodnyy). In 2020, notable differences between these sections were observed in the distribution of pollock eggs, predominantly at stages I and IV. The similarity in the ratio of egg development stages in the two southern areas suggests the possibility of a single pollock spawning area there (See Fig. 6). Bering flounder is not as active a migrant as walleye pollock and is largely confined to specific areas where it forms local groups. In June 2020, only eggs at stage IV showed a clear distinction between the southern section of northeastern Sakhalin and southeastern Sakhalin, with 2.5% in the former area and 38% in the latter (See Fig. 8). Significantly higher total egg densities indicated the isolation of Bering flounder reproduction in southeastern Sakhalin.

According to data collected from 2018 to 2022, water temperatures at coastal sites in May and June were several degrees higher (See Fig. 9). This difference in warming influences both the onset of fish spawning and the duration of embryogenesis. This was confirmed by the timing of the mass development of eggs and larvae at coastal sites in southeastern Sakhalin and at depths greater than 20 m, as well as by the ratio of egg development stages.

The number of walleye pollock eggs and larvae in the coastal area decreased markedly from north to south, corresponding to the distribution of spawning grounds along the southeastern coast of Sakhalin. No such pattern was observed in Bering flounder. This distribution may result from independent spawning by separate flounder groups near the marine boundaries of the study sites.

The article contains 9 Figures, 5 Tables, 38 References.

Keywords: eggs, larvae, walleye pollock, Bering flounder, southeastern Sakhalin

Fundings: the work was carried out within the framework of the state assignment of the Sakhalin branch of VNIRO.

Acknowledgments: the authors are grateful to colleagues from the Laboratory of Hydrobiology of the Sakhalin branch of VNIRO, who devoted a lot of effort to long-term sampling, often in extreme conditions, in the coastal water of southeastern Sakhalin.

For citation: Mukhametova ON, Mukhametov IN, Chastikov VN. Ichthyoplankton of the shelf waters of southeastern Sakhalin and Aniva Bay. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:258-286. doi: 10.17223/19988591/72/10

Введение

Исследования ихтиопланктона являются одним из важных направлений изучения водных биоценозов, необходимых для понимания структуры популяций и формирования численности пополнения [1–3]. В большей степени наблюдениями были охвачены открытые воды морей и океанов [4, 5]. Исследования рыб на ранних стадиях онтогенеза в последние годы получили широкое распространение и в прибрежной зоне [6–11]. Развитие икры и личинок рыб на мелководьях протекает при значительных колебаниях температуры и солености, активной ветровой и волновой деятельности, часто приводящей к образованию апвеллингов и даунвеллингов, оказывающих существенное воздействие на видовое разнообразие и количественные показатели ихтиопланктона [12, 13].

Структура ихтиопланктонных сообществ прибрежных районов Сахалина, включая его юго-восточную часть и зал. Анива, сезонные изменения видового состава и численности, остаются слабоизученными. Икра и личинки рыб являются значимым компонентом меропланктона и в период массового развития существенно дополняют кормовую базу планктофагов. В прибрежных водах они могут являться объектами питания молоди лососевых, скатившихся в море [14, 15]. Сахалинский филиал ВНИРО разработал и выполняет программу по изучению кормовой базы тихоокеанских лососей и на протяжении ряда лет проводит работы в районах впадения лососевых рек, включающих ихтиопланктонные сборы. За этот период была накоплена информация по видовому и количественному составу рыб на ранних стадиях развития у юго-восточного побережья.

Цель данной работы – характеристика качественного и количественного состава ихтиопланктона юго-восточного Сахалина и восточной части зал. Анива.

Материалы и методы

В настоящей работе мы принимаем за прибрежье прибрежную зону, часть шельфовой акватории вдоль побережья с глубинами от 0 до 20 м, где выполняли сезонные съемки на локальных полигонах. Остальную часть шельфовой акватории с глубинами от 20 до 200–300 м, доступную для судовых съемок, обозначаем как шельф, шельфовые (надшельфовые) воды.

Отбор проб ихтиопланктона выполняли в морском прибрежье юго-восточного Сахалина и в восточной части зал. Анива с мая по октябрь в период с 2018 по 2022 гг. по единой схеме станций. Исследуемые участки акватории привязывали к местам впадения лососевых рек. Полигоны 1–5 расположены у р. Островка в зал. Анива, р. Долинка, р. Дудинка, р. Мануй и р. Горная у юго-восточного побережья Сахалина соответственно (рис. 1). Пробы отбирали у уреза воды (0,5 м) и на глубинах 5, 10 и 20 м. С мая по июль, в период ската молоди тихоокеанских лососей, съемки проводили по два-три раза в месяц на ближайших к устью реки разрезах, в последующий период – раз в месяц. Один раз в сезон пробы собирали на 4 разрезах: весной – в мае, летом – в июле или в августе, осенью – в октябре.

У уреза воды отбор осуществляли методом фильтрации 100 л воды через планктонную сеть, на изобатах 5, 10 и 20 м тотальным вертикальным обловом всего слоя воды от дна до поверхности малой икорной сетью ИКС-50 (диаметр входного отверстия 50 см, ячея 0,35 мм, длина фильтрующего конуса 3 м) с борта маломерного плавсредства. Для фиксации использовали 4% формальдегид. За весь период работ было собрано и обработано 519 проб ихтиопланктона.

На каждой станции от дна до поверхности зондом YSI-85 с дискретностью 1 м производили измерения температуры (°C) и солености (практические единицы солености, или PSU).

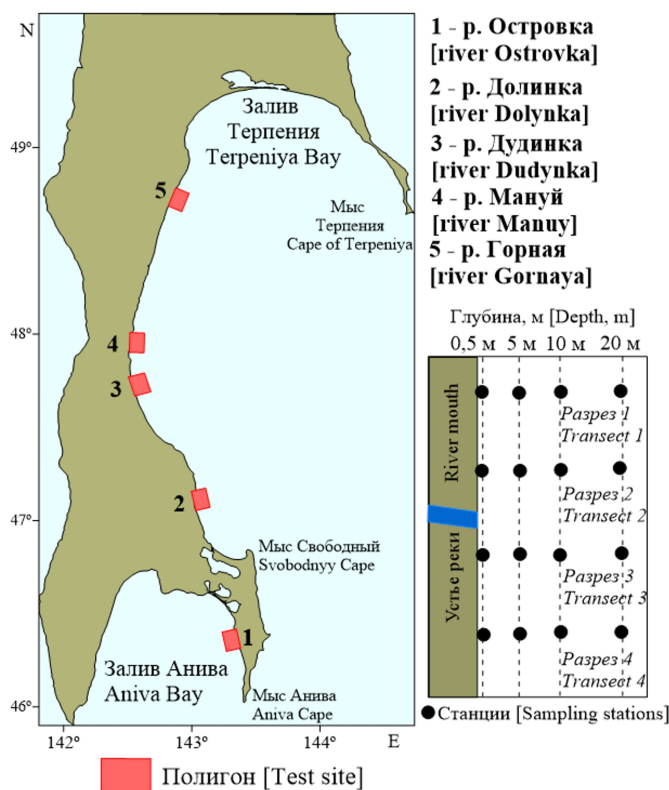


Рис. 1. Карта-схема района исследований и локализации станций на полигоне
[Fig. 1. Schematic map of the research area and localization of stations at the test site]

Для понимания общего распределения в водах юго-восточного Сахалина икры и личинок массовых промысловых видов рыб – минтая *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 и северной палтусовидной камбалы *Hippoglossoides robustus* Schmidt, 1904, отмечавшихся в прибрежье, были привлечены результаты судовых исследований ихтиопланктона 2012, 2014 и 2020 гг.

Обловы производили вертикальным подъемом сети ИКС-80 (диаметр 0,8 м, ячея 0,35 мм) в слое 0–200 м, на глубинах менее 200 м – от дна до поверхности. В судовых съемках за три года исследований было собрано 358 проб ихтиопланктона, из них 304 у северо-востока и 54 у юго-востока Сахалина.

Камеральную обработку проб осуществляли под биноклем Olympus SZX10 (Япония) с окуляр-микрометром, позволяющим измерять объекты с точностью до 0,1 мм. Для видовой идентификации использовали специализированные атласы и определители [16–21]. Вес икры и личинок определяли на электронных весах Sartorius CP 225D с точностью до 0,01 мг. Данные по калорийности взяты из литературных источников [22]. Стадии развития икры приведены согласно классификации Т.С. Расса и И.И. Казановой [23].

Зоогеографическая и биотопическая характеристики видов даны по литературным источникам [24, 25]. При выделении классов доминирования применяли шкалу Любарского [26]. Сходство видового состава (S) оценивали по формуле Сьеренсена [27, 28]:

$$S = \frac{2c}{a+b} \times 100\%,$$

где a, b – число видов в сравниваемых выборках, c – число общих видов.

Для сравнения количественной структуры использовали индекс Чекановского–Сьеренсена [29]:

$$K_2 = \sum_{i=1}^N \min(a_i^1, a_i^2),$$

где a_i^1, a_i^2 – численность i -го вида в процентах от общей численности в двух сравниваемых биоценозах, N – общее число видов.

Статистическую обработку материалов выполняли в программном пакете Statistica, версия 10 (StatSoft. Inc., 2011). Проверку распределения на нормальность проводили с помощью теста Шапиро–Уилка. Для выяснения зависимости распределения и численности икры и личинок доминирующих видов рыб в прибрежье от факторов внешней среды (глубины, температуры, солености) был рассчитан коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Данный коэффициент был выбран из-за характера распределения значений, который отличался от нормального.

Результаты исследования и обсуждение

С 2018 по 2022 г. в прибрежной акватории юго-восточного Сахалина зарегистрировано развитие икры и личинок 32 видов и надвидовых таксонов из 11 семейств, из которых порядка 78% относились к промысловым. В полученном списке доминировали камбаловые *Pleuronectidae* – 13 видов (41% от общего состава) и рогатковые *Cottidae* – 6 видов (19%). Минимальным числом видов отличались участки вблизи рек Островка и Горная – по 14 на каждом. Если исключить зал. Анива, то вдоль юго-восточного побережья Сахалина число видов рыб, представленных в ихтиопланктоне, сокращалось с юга на север. Максимум 19 видов зарегистрировано на полигоне со скалисто-каменистыми грунтами у впадения р. Долинка, расположенном в южной части района вблизи свала глубин. В районе р. Дудинка данный показатель снизился до 17, вблизи р. Мануй – до 15 (табл. 1).

В составе ихтиопланктона преобладали широкобореальные виды, на долю которых приходилось от 38% вблизи р. Горная до 43% вблизи р. Островка и р. Мануй. Суммарный вклад холодноводных высокобореальных и арктическо-бореальных видов варьировался от 21% вблизи р. Островка до 46% вблизи р. Горная и в целом возрастал в северном направлении (рис. 2а).

Таблица 1 [Table 1]

Видовой состав ихтиопланктона в прибрежной зоне юго-восточного Сахалина и в восточной части зал. Анива
[Species composition of ichthyoplankton in the coastal zone of southeastern Sakhalin and in the eastern part of the Aniva Bay]

Видовой состав [Species]	Фаза развития [The development phase]	Полигон [Test site]				
		Островка [Ostrovka]	Долинка [Dolynka]	Дудинка [Dudynka]	Мануй [Manuy]	Горная [Gornaya]
Family Clupeidae						
Clupea pallasii Valenciennes, 1847	Икра (донная) [Bottom eggs]	–	–	+	+	+
	Личинки [Larvae]	–	+	+	+	+
Family Engraulidae						
Engraulis japonicus Temminck et Schlegel, 1846	Икра [Eggs]	–	–	–	+	–
	Личинки [Larvae]	–	–	–	+	–
Family Osmeridae						
Hypomesus japonicus (Brevoort, 1856)	Икра (донная) [Bottom eggs]	+	–	–	–	–
	Личинки [Larvae]	+	–	–	–	–
Mallotus villosus (Müller, 1776)	Икра (донная) [Bottom eggs]	+	–	–	–	+
	Личинки [Larvae]	+	–	–	–	+
Family Gadidae						
Eleginus gracilis (Tilesius, 1810)	Личинки [Larvae]	–	+	–	+	–
	Икра [Eggs]	+	+	+	+	+
Gadus chalcogrammus Pallas, 1814	Личинки [Larvae]	–	+	+	+	+

Family Cottidae						
<i>Argyrocottus zanderi</i> Herzenstein, 1892	Личинки [Larvae]	+	-	-	-	-
<i>Bero elegans</i> (Steindachner, 1881)	Личинки [Larvae]	-	-	+	-	-
<i>Гумноканthus pistilliger</i> (Pallas, 1814)	Личинки [Larvae]	-	+	+	+	+
<i>Мухоцефалус</i> sp.	Личинки [Larvae]	-	+	-	-	-
<i>Microcottus sellaris</i> (Gilbert, 1895)	Личинки [Larvae]	+	-	-	-	-
Cottidae gen. sp.	Личинки [Larvae]	-	-	-	+	+
Family Agonidae						
<i>Tilesina gibbosa</i> Schmidt, 1904	Личинки [Larvae]	-	+	-	-	-
Family Bathymasteridae						
<i>Bathymaster derjugini</i> Lindberg, 1930	Личинки [Larvae]	-	+	-	-	-
Family Liparidae						
<i>Liparis kusnetzovi</i> Taranetz, 1936	Личинки [Larvae]	+	-	-	-	-
<i>Liparis latifrons</i> Schmidt, 1950	Личинки [Larvae]	-	-	+	-	-
Family Stichaeidae						
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> (Tilesius, 1811)	Личинки [Larvae]	-	-	-	+	-
<i>Stichaeus grigorjewi</i> Herzenstein, 1890	Личинки [Larvae]	+	-	-	-	-
Family Ammodytidae						
<i>Ammodytes hexapterus</i> Pallas, 1814	Сеголетки [Fry]	+	-	-	-	-
Family Pleuronectidae						
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i> Schmidt, 1904	Икра [Eggs]	-	+	-	-	-
<i>Glyptocephalus stelleri</i> (Schmidt, 1904)	Икра [Eggs]	-	+	+	+	+
	Личинки [Larvae]	-	-	+	-	-
<i>Hippoglossoides robustus</i> Shmidt, 1904	Икра [Eggs]	+	+	+	+	+
	Личинки [Larvae]	+	+	+	+	+

<i>Limanda aspera</i> Pallas, 1811	Икра [Eggs]		+		+	+	+	+	+
	Личинки [Larvae]		+		+	+	+	+	+
<i>Limanda sakhalinensis</i> Hubbs, 1915	Икра [Eggs]		+		+	+	+	+	–
	Личинки [Larvae]		+		–	–	–	+	–
<i>Liopsetta pinnifasciata</i> Kner, 1870	Личинки [Larvae]		–		+	+	+	–	–
<i>Myxopsetta proboscidea</i> (Gilbert, 1896)	Икра [Eggs]		–		–	+	+	+	+
	Личинки [Larvae]		–			+	+	–	+
<i>Myxopsetta punctatissima</i> (Steindachner, 1879)	Икра [Eggs]		+		+	+	+	+	+
	Личинки [Larvae]		+		–	+	+	+	–
<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas, 1787)	Икра [Eggs]		–		+	+	+	–	+
	Личинки [Larvae]		–		–	+	+	–	+
<i>Pleuronectes quadriuberculatus</i> Pallas, [1814]	Икра [Eggs]		–		+	+	+	+	+
	Личинки [Larvae]		–		–	–	–	+	–
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i> (Jordan et Snyder, 1901)	Икра [Eggs]		+		+	+	+	+	+
	Личинки [Larvae]		–		–	+	+	–	+
<i>Pseudopleuronectes obscurus</i> (Herzenstein, 1890)	Личинки [Larvae]		+		+	+	+	–	–
<i>Pseudopleuronectes schrenki</i> (Schmidt, 1904)	Икра [Eggs]		–		+	+	+	–	–
	Личинки [Larvae]		–		+	+	+	–	–
Итого видов [Total species]			14		19		17	15	14

Примечание. Отсутствие в уловах (–), наличие в уловах (+).
[Note. Absence in samples (–), presence in samples (+)].

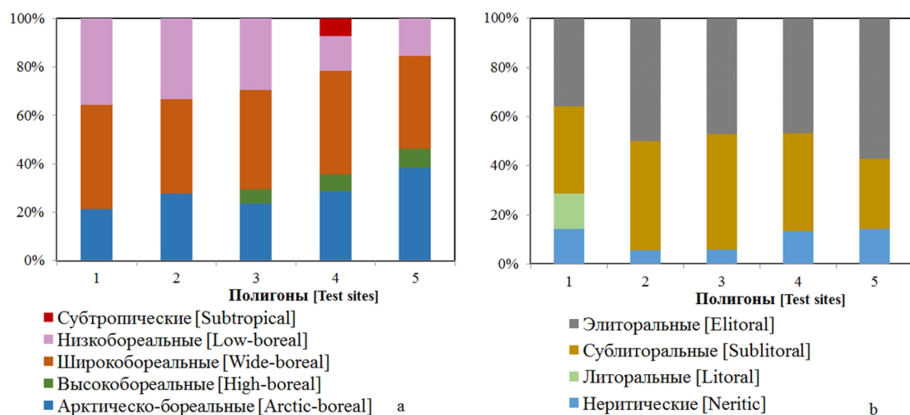


Рис. 2. Зоогеографический (а) и биотопический (б) состав ихтиопланктона на прибрежных полигонах (нумерация полигонов согласно рис. 1)

[Fig. 2. Zoogeographic (a) and biotopic (b) composition of ichthyoplankton at coastal test sites (numbering of test sites as in Fig. 1)]

Широкобореальная группа включала массовых промысловых представителей – минтая, желтоперую *Limanda aspera* Pallas, 1811, сахалинскую *Limanda sakhalinensis* Hubbs, 1915, дальневосточную длинную *Glyptocephalus stelleri* (Schmidt, 1904), четырехбугорчатую *Pleuronectes quadrituberculatus* Pallas, [1814] камбал и ряд других видов. К арктическо-бореальной группе относились такие прибрежные промысловые виды, как сельдь *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847, мойва *Mallotus villosus* (Müller, 1776), навага *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810), звездчатая камбала *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787). Относительный вклад в видовой состав низкобореальных видов, напротив, был наиболее высоким в южных районах – 36% вблизи р. Островка и 33% вблизи р. Долинка. В северной части у р. Мануй и Горная доля тепловодных форм снижалась до 14–15%. Низкобореальную группу слагали прибрежные промысловые виды камбал – длиннорылая *Myzopsetta punctatissima* (Steindachner, 1879), желтополосая *Pseudopleuronectes herzensteini* (Jordan et Snyder, 1901), темная *Pseudopleuronectes obscurus* (Herzenstein, 1890), Шренка *Pseudopleuronectes schrenki* (Schmidt, 1904), и ряд непромысловых липаровых Liparidae, стихеевых Stichaeidae и лисичковых Agonidae. Икра субтропического мигранта – японского анчоуса *Engraulis japonicus* Temminck et Schlegel, 1846, была отмечена только в северной части района у р. Мануй. В годы высокой численности нерест анчоуса наблюдался в зал. Анива и вдоль всего юго-восточного Сахалина, включая зал. Терпения [9, 10, 30, 31]. Отсутствие икры и личинок анчоуса на многих полигонах у юго-восточного Сахалина в современный период обусловлено, прежде всего, сокращением численности мигрирующих популяций в центральной части ареала [32] и, соответственно, значительным снижением численности производителей у северных границ района летнего распространения, а также перераспределением мигрирующих особей по другим районам – вблизи Сахалина в теплый период года анчоус относитель-

но регулярно встречается в Татарском проливе. Необходимо также отметить, что исследования вблизи р. Мануй были проведены в 2021 г., отличавшемся аномально высокими температурами воды в июле–августе не только на всей акватории юго-восточного Сахалина и зал. Анива, но и во всех дальневосточных морях. Этот фактор мог стать определяющим в направлении миграций анчоуса в присахалинских водах.

Основу биотопического состава формировали виды донно-придонного комплекса – преимущественно элиторальные и сублиторальные (рис. 2b). В элиторальную группу входили многие промысловые виды с широкобореальным и арктическо-бореальным ареалом – минтай, навага, песчанка *Ammodytes hexapterus* Pallas, 1814, желтоперая, сахалинская, северная палтусовидная и другие виды камбал. Доля элиторальных видов на полигонах юго-восточного Сахалина достигала 47–57%. Наибольший их вклад в видовой состав отмечен на севере, вблизи впадения р. Горная. В зал. Анива в районе р. Островка доля видов этой группы была минимальна – 36%. Только на данном участке в ихтиопланктоне встречались литоральные виды – седловидный бычок *Microcottus sellaris* (Gilbert, 1895) и липарис Кузнецова *Liparis kusnetzovi* Taranetz, 1936. Сублиторальные виды формировали от 29 до 47% списка идентифицированных видов. Минимальный вклад этой группы отмечен в районе р. Горная (29%), максимальный – в районе р. Дудинка (47%). В данную группу входило большинство низкобореальных камбал япономорского происхождения – длиннорылая, желтополосая, темная, Шренка, а также некоторые представители арктическо-бореального комплекса – звездчатая и хоботная *Myzopsetta proboscidea* (Gilbert, 1896) камбалы, несколько видов стихеевых Stichaeidae и рогатковых Cottidae.

Неритическая группа была малочисленной, включала всего четыре вида – сельдь, морскую малоротую корюшку *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856), мойву и японского анчоуса – и была представлена на каждом полигоне одним или двумя видами: в зал. Анива – это морская малоротая корюшка и мойва, на полигонах юго-восточного Сахалина повсеместно встречалась сельдь, в районе р. Мануй – совместно с японским анчоусом, в районе р. Горная – совместно с мойвой.

Таким образом, в зоогеографическом составе отмечено снижение доли низкобореальных и увеличение арктическо-бореальных видов в северном направлении. В отношении биотопического состава развивающихся в планктоне видов рыб особых закономерностей не наблюдалось.

При сравнении видового состава на различных участках минимальное сходство (41–50%) было отмечено для полигона в зал. Анива с полигонами юго-восточного Сахалина (табл. 2).

Минтай, северная палтусовидная, желтоперая, сахалинская, длиннорылая и желтополосая камбалы встречались в ихтиопланктоне на всех полигонах. Сельдь, а также четырехбугорчатая, звездчатая и дальневосточная длинная камбалы были отмечены на всех полигонах у юго-восточного побережья Сахалина, но отсутствовали в пробах из зал. Анива, что отразилось на значениях индекса сходства.

Таблица 2 [Table 2]

Видовое сходство (S) на прибрежных полигонах в 2018–2022 гг.
[Species similarity (S) at the coastal test sites in 2018–2022]

Полигоны [Test sites]	Островка [Ostrovka]	Долинка [Dolynka]	Дудинка [Dudynka]	Мануй [Manuy]	Горная [Gornaya]
Островка [Ostrovka]	1	42,4	45,2	41,4	50,0
Долинка [Dolynka]	42,4	1	77,8	64,7	66,7
Дудинка [Dudynka]	45,2	77,8	1	68,8	77,4
Мануй [Manuy]	41,4	64,7	68,8	1	75,9
Горная [Gornaya]	50,0	66,7	77,4	75,9	1

Различия между полигонами юго-восточного Сахалина были связаны с немногочисленными в ихтиопланктоне видами, в целом типичными для всего исследуемого района – некоторыми видами камбаловых, рогатковых, стихеевых, липаровых.

К доминирующим в разные периоды и на разных участках относились 15 видов (47% всего видового списка). В число массовых на всей исследованной акватории входили желтоперая и длиннорылая камбала, на четырех участках юго-восточного Сахалина – сельдь. Палтусовидная камбала вносила значимый вклад в численность в зал. Анива и на трех южных полигонах юго-восточного Сахалина.

Количественное сходство ихтиопланктона по осредненным данным было низким, что говорит о разнокачественности полигонов. В то же время сезонные величины индекса Чекановского–Сьеренсена на отдельных участках были очень высокими (табл. 3).

В мае между полигонами у рек Дудинка–Горная уровень сходства достигал 77% за счет доминирования икры минтая и относительно высокой численности икры сельди и палтусовидной камбалы. В июле максимальное сходство (86%) было отмечено между полигонами вблизи рек Дудинка–Мануй. Основной вклад в значение индекса вносила икра длиннорылой камбалы, доля которой на этих участках превышала 72%. Этот же вид определял сходство полигонов у рек Дудинка и Мануй с полигоном в зал. Анива. В августе и сентябре высокие значения коэффициента между отдельными полигонами определялись икрой желтоперой камбалы.

Изменение количественных показателей ихтиопланктона не имело определенных географических закономерностей, кроме снижения их величин к августу–сентябрю на всех полигонах, что связано с сезонным спадом нерестовой активности рыб. Наибольшее число видов в ихтиопланктоне – от восьми до десяти, как правило, регистрировали с мая до середины июня (рис. 3a).

На этот же период приходились повышенные значения численности, биомассы и калорийности икры и личинок рыб на большинстве участков (рис. 3b–3d). Поскольку калорийность в большей степени зависит от биомассы, чем от численности, то биомасса и калорийность изменялись достаточно синхронно, а высокая численность икры и личинок рыб не всегда давала значительное увеличение биомассы и калорийности.

Таблица 3 [Table 3]

Индекс Чекановского–Сьеренсена, рассчитанный для прибрежных полигонов восточной части зал. Анива и юго-восточного Сахалина
[The Chekanovsky-Sorensen index, calculated for coastal test sites in the eastern part of the Aniva Bay and southeastern Sakhalin]

Полиго- ны ¹ [Test sites] ¹	Май [May]	Июнь [June]	Июль [July]	Август [August]	Сен- тябрь [Septem- ber]	Ок- тябрь [Octo- ber]	По осред- ненным данным ² [Based on averaged data] ²
1–2	12,4	1,3	13	40	0	0	2,9
1–3	12,5	39,5	65,9	42,6	91,7	0	23,7
1–4	2,3	21,9	68,6	26,9	0	0	4,3
1–5	11,0	13,2	33,6	54,3	98,4	0	13,1
2–3	26,7	1,9	18,3	34,6	2,1	0	4,2
2–4	2,2	24,7	11,3	21,6	0	0	4,8
2–5	11,3	1,6	7,4	19,7	0	79,7	3,4
3–4	14,8	38,3	85,9	18,6	0	0	11,8
3–5	77,0	33,8	20,4	77,2	93,2	0	34,1
4–5	8,7	9,6	24,9	23,9	0	0	5,5

Примечание. ¹ Нумерация полигонов согласно рис. 1. ² Для расчета индекса взята средняя численность за период с мая по октябрь.

[Note. ¹ Numbering of test sites as in Fig. 1. ² To calculate the index, the average number for the period from May to October was taken].

Так, в зал. Анива, в районе р. Островка, максимальные концентрации ихтиопланктона (114 экз./м³) были отмечены во второй половине мая, в то время как наиболее высокие величины биомассы (59 мг/м³) и калорийности (58 кал/м³) наблюдались в первой половине мая. Максимумы биомассы и калорийности на всех участках наблюдались в период с мая по первую декаду июня, в период массового ската молоди тихоокеанских лососей.

В современный период по полученным в 2018–2022 гг. данным, наиболее калорийными кормовыми объектами, используемыми молодью лососей, является икра сельди и мойвы, которая в большом количестве выносятся с литоральных нерестилищ. В отдельные периоды значимую долю в рационе имеют личинки этих видов, образующие высокие плотности в верхних горизонтах сублиторали в период выклева [15]. В ранний морской период молодь лососей потребляет икру рыб размером до 3 мм (предпочтительные размеры около 1,5 мм) и личинок до 18 мм (оптимальный размер до 5,5 мм) [33].

В летний период (преимущественно в июле–августе) увеличение численности ихтиопланктона связано с массовым нерестом камбал родов *Litanda* и *Mysopsetta*, имеющих мелкую икру (в основном менее 1 мм). Соответственно, даже при очень высоких концентрациях икры заметного роста биомассы и калорийности в разгар лета не происходит.

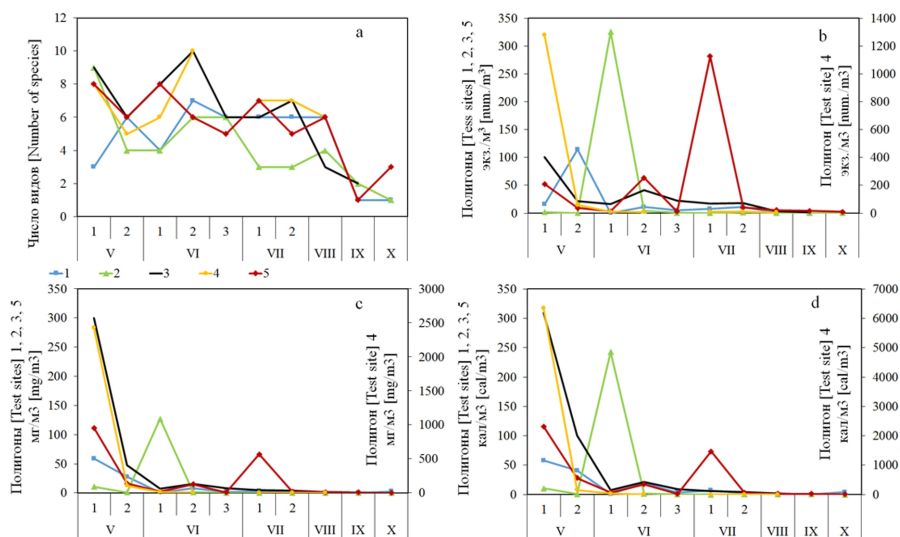


Рис. 3. Изменение количественных показателей: числа видов (а), численности (б), биомассы (с) и калорийности (д) (цветные линии: 1 – р. Островка (зал. Анива), 2 – р. Долинка, 3 – р. Дудинка, 4 – р. Мануй, 5 – р. Горная (юго-восточный Сахалин); по оси X римские цифры – месяцы, арабские цифры – в мае, июле первая и вторая половины, в июне – декады)

[Fig. 3. Changes in quantitative indicators: the number of species (a), abundance (b), biomass (c) and caloric content (d) (colored lines: 1 - Ostrovka River (Aniva Bay), 2 - Dolynka River, 3 - Dudynka River, 4 - Manuy River, 5 - Gornaya River (southeastern Sakhalin); on the X axis, Roman numerals are months, Arabic numerals are the first and second halves in May, July, decades in June]

Данные, полученные на локальных полигонах, показывают значительные различия структуры ихтиопланктонных комплексов. Важную роль в их формировании играют грунты. Так, высокие плотности икры и личинок сельди образовывались на участках с твердыми грунтами и зарослями водной растительности, являющимися субстратом для развивающейся икры (полигоны вблизи рек Дудинка и Мануй). Икра и личинки мойвы вошли в число доминантов на участках с песчано-галечными грунтами (полигоны вблизи рек Островка и Горная). Икра палтусовидной камбалы относилась к массовым формам на всех полигонах, кроме района р. Горная, где ее заменила икра минтая. Последняя доминировала еще в районе р. Дудинки. В летнем ихтиопланктоне повсеместно в число массовых форм входила икра желтоперой и длиннорылой камбал. На двух северных полигонах значение икры этих видов в составе ихтиопланктона возрастало, а вблизи р. Горная в число доминантов вошли также личинки желтоперой камбалы. В целом икра и личинки почти половины видов, отмеченных на полигонах, в тот или иной период года входили в число массовых форм (табл. 4).

В перечень наиболее массовых видов вошли сельдь, минтай, северная палтусовидная камбала в весенний гидрологический период; длиннорылая, сахалинская, желтоперая, желтополосая камбалы летом.

Таблица 4 [Table 4]

Состав массовых форм ихтиопланктона на прибрежных полигонах
[The composition of mass forms of ichthyoplankton in coastal test sites]

Вид [Species]	Фаза развития [The development phase]	Полигоны [Test sites]				
		Островка [Ostrovka]	До- линка [Dolynka]	Ду- динка [Dudynka]	Мануй [Manuy]	Горная [Gornaya]
<i>Engraulis japonicus</i>	Личинки [Larvae]				D	
<i>Clupea pallasii</i>	Икра [Eggs]			D	D	D
	Личинки [Larvae]		D		D	
<i>Hypomesus japonicus</i>	Икра [Eggs]	D				
<i>Mallotus villosus</i>	Личинки [Larvae]	D				
	Икра [Eggs]					D
<i>Gadus chalcogrammus</i>	Икра [Eggs]			D		D
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	Икра [Eggs]		D	S		
<i>Hippoglossoides robustus</i>	Икра [Eggs]	D	D	S	D	
	Личинки [Larvae]		D			
<i>Limanda aspera</i>	Икра [Eggs]	D	S	D	S	D
	Личинки [Larvae]					D
<i>Limanda sakhalinensis</i>	Икра [Eggs]		D		S	
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	Икра [Eggs]					S
<i>Myzopsetta punctatissima</i>	Икра [Eggs]	S	S	D	D	D
<i>Myoxocephalus sp.</i>	Личинки [Larvae]		S			
<i>Pseudo-pleuronectes herzensteini</i>	Икра [Eggs]	S	D			D
<i>Pseudo-pleuronectes obscurus</i>	Личинки [Larvae]		S			
<i>Pseudo-pleuronectes schrenki</i>	Личинки [Larvae]		D	D		
	Икра [Eggs]			D		

Примечание. D – доминанты и абсолютные доминанты, численность > 36%; S – субдоминанты, численность 16–36%; пустые ячейки – форма ихтиопланктона не являлась массовой или отсутствовала

[Note. D - dominants and absolute dominants, number > 36%; S - subdominants, number 16-36%; empty cells - the form of ichthyoplankton was not prevailing or was absent]

По результатам выполненных расчетов коэффициентов ранговой корреляции Спирмена численность икры минтая, северной палтусовидной, сахалинской, звездчатой, четырехбугорчатой камбал возрастает с уменьшением температуры воды. Численность икры японского анчоуса, длиннорылой и желтоперой камбал возрастает с увеличением температуры (табл. 5). Выделение этих двух групп связано, прежде всего, с сезонностью нереста. В первую группу вошли весенненерестящиеся виды, во вторую – летненерестящиеся. Сельдь, как вид, размножающийся весной, в холодный период на опресненных участках литорали и сублиторали, не вошла ни в одну из групп. Численность икры сельди возрастала по мере уменьшения глубины и солености.

В группе весенненерестящихся видов можно отметить достаточно высокий уровень связи численности икры минтая и северной палтусовидной камбалы с температурой и низкую положительную связь численности икры этих видов с глубиной. Наличие такой корреляции указывает на сосредоточение икры минтая и камбалы у мористой границы полигона, т.к. нерест минтая и палтусовидной камбалы происходит преимущественно за пределами 15–20 м [34, 35].

Таблица 5 [Table 5]

Результаты расчета рангового коэффициента корреляции Спирмена

($p < 0,05$, приведены только достоверные значения)

[Spearman's rank correlation coefficient ($p < 0.05$, only statistically significant values are given)]

Вид [Species]		Глубина, м [Depth, m]	T, °C	S, PSU
<i>Clupea pallasii</i>	Икра [Eggs]	-0,23	–	-0,23
<i>Engraulis japonicus</i>	Икра [Eggs]	–	0,30	-0,21
	Личинки [Larvae]	–	0,30	–
<i>Limanda aspera</i>	Икра [Eggs]	–	0,27	–
<i>Myzopsetta punctatissima</i>	Икра [Eggs]	–	0,35	–
<i>Gadus chalcogrammus</i>	Икра [Eggs]	0,25	-0,67	–
	Личинки [Larvae]	0,23	-0,26	–
<i>Hippoglossoides robustus</i>	Икра [Eggs]	0,26	-0,66	–
	Личинки [Larvae]	–	-0,26	–
<i>Limanda sakhalinensis</i>	Икра [Eggs]	0,26	-0,32	–
<i>Platichthys stellatus</i>	Икра [Eggs]	0,30	-0,39	–
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	Икра [Eggs]	–	-0,52	–

Примечание. T, °C – температура воды, градусы Цельсия; S, PSU – соленость, практические единицы солености.

[Note. T, °C - temperature of water, Celsius; S, PSU - salinity, practical salinity units].

Учитывая особенности нереста минтая и палтусовидной камбалы, а также наличие данных судовых съемок по распределению их икры у восточного Сахалина, есть возможность сравнить прибрежный и морской нерест. Для анализа результатов судовых съемок по конфигурации береговой линии, ширине шельфа и гидрологическим особенностям обследованная акватория была разделена на четыре участка: северный, находящийся под действием Амурского стокового течения – 53° – $54^{\circ}50'$ с. ш.; средний, охватывающий расширение шельфа вблизи заливов – между 51° и 53° с. ш.; южный – к югу от 51° с. ш. до м. Терпения; юго-восточный Сахалин от м. Терпения до м. Свободный. Судовая съемка, выполненная в июне 2012 г., показала, что основные концентрации икры минтая и палтусовидной камбалы были сосредоточены преимущественно на среднем участке у северо-восточного побережья Сахалина. У юго-восточного Сахалина численность икры существенно сокращалась (рис. 4).

В 2014 и 2020 гг. достаточно высокая численность икры минтая наблюдалась во всем районе, а икра палтусовидной камбалы была повсеместно малочисленна. При любом распределении и уровне численности икры нерест минтая и северной палтусовидной камбалы в шельфовых водах юго-восточного Сахалина происходил в более ранние сроки, что хорошо прослеживается по соотношению стадий развития икры.

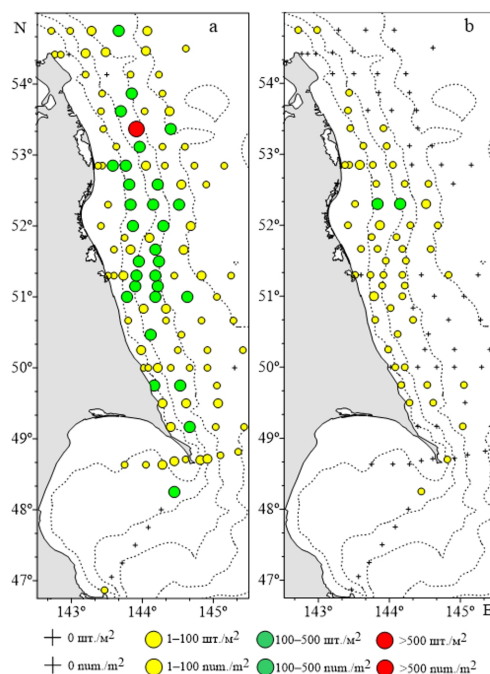


Рис. 4. Распределение икры минтая (а) и северной палтусовидной камбалы (b) у восточного Сахалина в июне 2012 г.

[Fig. 4. Distribution of eggs of walleye pollock (a) and Bering flounder (b) off eastern Sakhalin in June 2012]

В июне 2014 г. основной нерест минтая протекал у северо-восточного Сахалина над глубинами 50–200 м. Численность икры на стадии I на большей части этой акватории превышала 100–300 шт./м², на уровне 50° с. ш. – 500–1000 шт./м². У юго-восточного Сахалина икрометание наблюдалось в мористой части, где концентрации только что выметанной икры составляли 50–100 шт./м². В прибрежной части стадия развития икры I была малочисленной, в то время как суммарные концентрации икры (до 500–590 шт./м²) были сопоставимы с величинами на северо-восточных нерестилищах. На трех выделенных участках у северо-восточного Сахалина вклад стадии развития икры I достигал 40–59%. Доля икры на стадии III составляла 26–37%, на стадии IV – 1,5–2,7%. У юго-восточного Сахалина на стадию I приходилось всего около 14% суммарной численности икры, на стадию III – 59%, на стадию IV – около 15% (рис. 5).

В 2020 г. заметные различия были зарегистрированы в распределении икры преимущественно на стадиях I и IV. На двух северных участках северо-восточного шельфа численность стадии I составляла 37–48%, стадии IV – 2,6–4,5%. Участок к югу от 51° с. ш. по соотношению стадий развития икры был более близок к юго-восточному Сахалину. Доля икры на стадии I здесь составляла около 25%, на юго-востоке – 20%. Более заметные различия отмечены в численности стадии IV. Между 51° с. ш. и м. Терпения ее вклад составлял 18%, в шельфовых водах юго-восточного Сахалина – 30%.

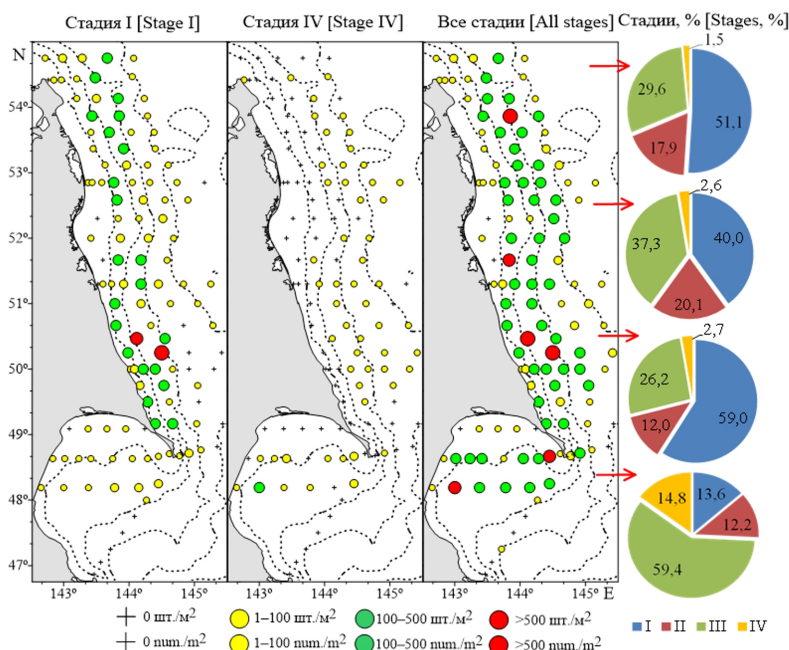


Рис. 5. Распределение икры минтая и соотношение стадий развития у восточного побережья Сахалина в июне 2014 г.

[Fig. 5. Distribution and the ratio of development stage of the walleye pollock eggs off the eastern coast of Sakhalin in June 2014]

Сходство в соотношении стадий развития икры на двух южных участках приводит к предположению о возможности формирования единой области нереста минтая на участке к юго-западу и к северу от м. Терпения до 51° с. ш. (рис. 6). На прибрежном полигоне в районе р. Дудинка в этом же году еще в середине мая суммарный вклад икры на стадиях III и IV достигал 93%. На этот же период пришлись максимальные концентрации икры минтая – в среднем более 71 шт./м³.

К июню, когда в мористой части акватории у юго-восточного Сахалина икра минтая массово встречается в уловах, на прибрежных полигонах численность ее сильно падает. В то же время икра и личинки с мористых участков могут транспортироваться на прибрежные полигоны в течение всего лета.

Северная палтусовидная камбала не является таким активным мигрантом, как минтай, и в значительной степени привязана к определенным участкам, где образует локальные группировки. По наблюдавшемуся в 2014 и 2020 гг. распределению икры можно проследить наличие этих группировок. В целом концентрация икры северной палтусовидной камбалы заметно меньше, чем минтая. В 2014 г. вдоль всего северо-восточного побережья преобладала икра на стадии I, составлявшая 67–69% от суммарной численности. Икра на стадии IV отсутствовала.

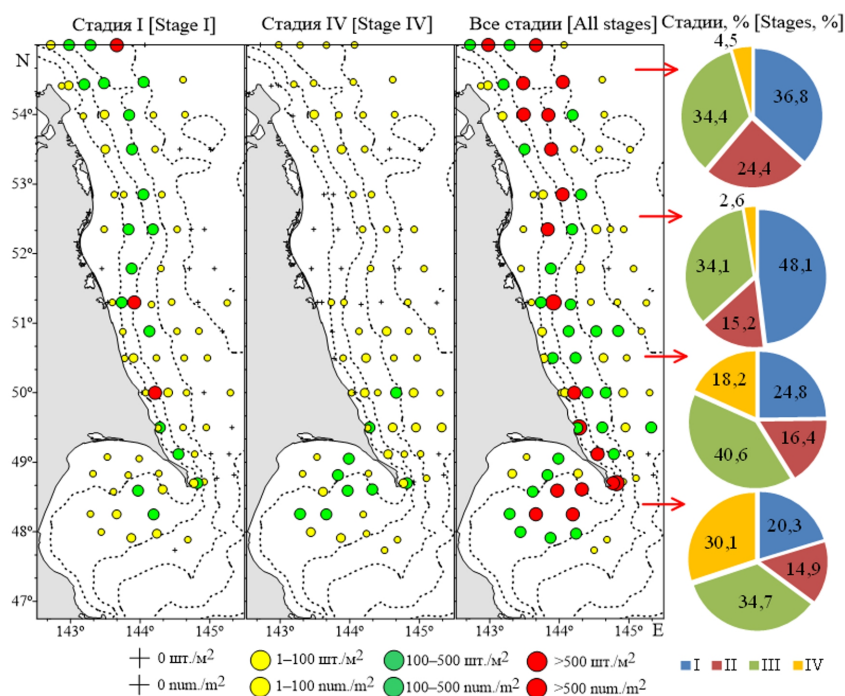


Рис. 6. Распределение икры минтая и соотношение стадий развития у восточного побережья Сахалина в июне 2020 г.

[Fig. 6. Distribution and the ratio of development stage of the walleye pollock eggs off the eastern coast of Sakhalin in June 2020]

У юго-восточного побережья 82% икры находилось на стадии III, 12% – на IV и только около 2% на стадии I. Таким образом, у северо-восточного побережья нерест был еще в разгаре, тогда как на юго-востоке период эмбрионального развития палтусовидной камбалы подходил к завершению (рис. 7).

В 2020 г. у камбалы, как и у минтая, наблюдалось увеличение завершающих стадий развития в южном направлении. Четкое разграничение между южным участком северо-восточного Сахалина и юго-востоком прослеживалось только по стадии развития IV, которая в первом случае составляла 2,5%, а во втором случае – 38% (рис. 8). На обособленность воспроизводства палтусовидной камбалы у юго-восточного Сахалина указывали и значительно более высокие суммарные плотности икры.

В гидрологическом режиме у северо-восточного и юго-восточного Сахалина к общим элементам динамики можно отнести южное направление вдольберегового течения. К западу от п-ова Терпения могут образовываться мезомасштабные вихри, вовлекающие воды Восточно-Сахалинского течения [36], с которыми переносятся икра и личинки рыб. В теплый период года температура воды у юго-восточного побережья Сахалина незначительно снижается с севера на юг, а соленость возрастает [37]. По данным, полученным в 2018–2022 гг., на прибрежных полигонах температура воды в мае–июне на несколько градусов была выше (рис. 9).

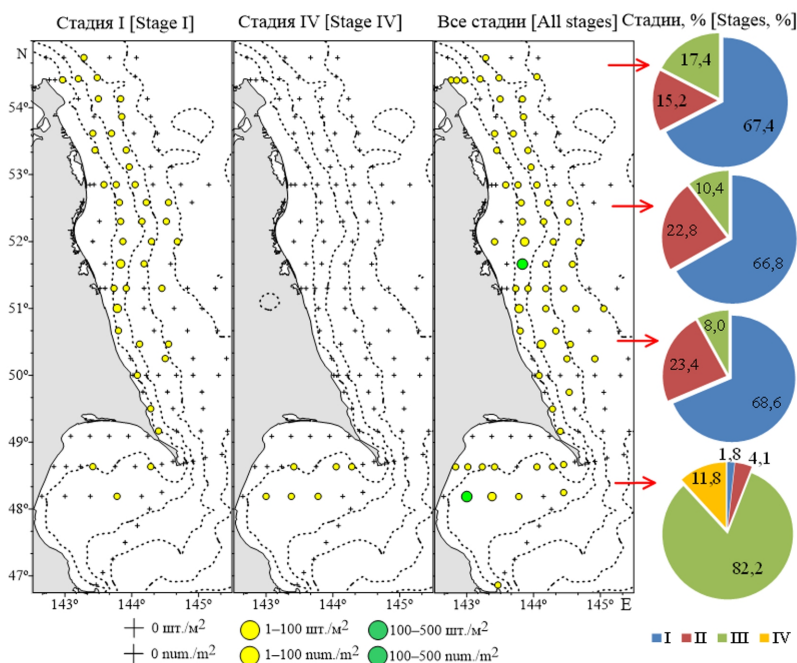


Рис. 7. Распределение икры северной палтусовидной камбалы и соотношение стадий развития у восточного побережья Сахалина в июне 2014 г.

[Fig. 7. Distribution and the ratio of development stage of the Bering flounder eggs off the eastern coast of Sakhalin in June 2014]

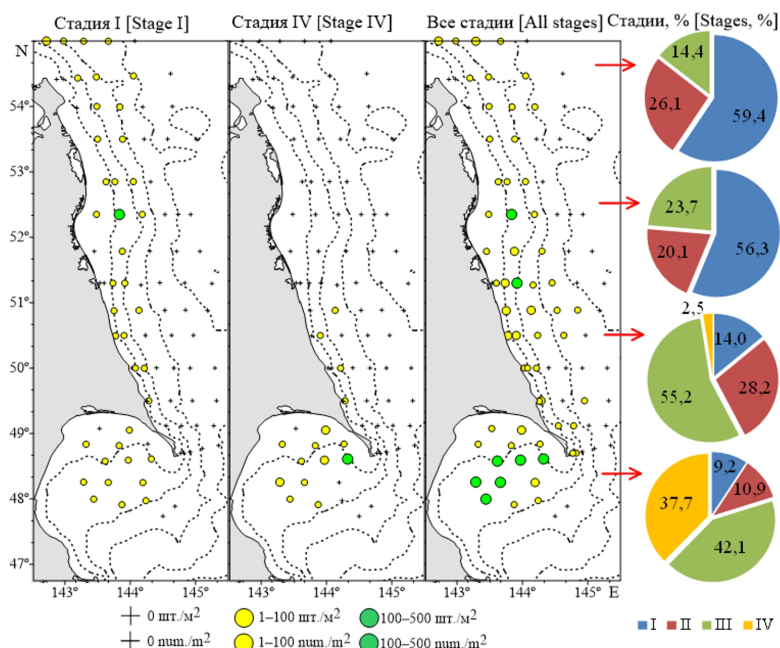


Рис. 8. Распределение икры северной палтусовидной камбалы и соотношение стадий развития у восточного побережья Сахалина в июне 2020 г.
[Fig. 8. Distribution and the ratio of development stage of the Bering flounder eggs off the eastern coast of Sakhalin in June 2020]

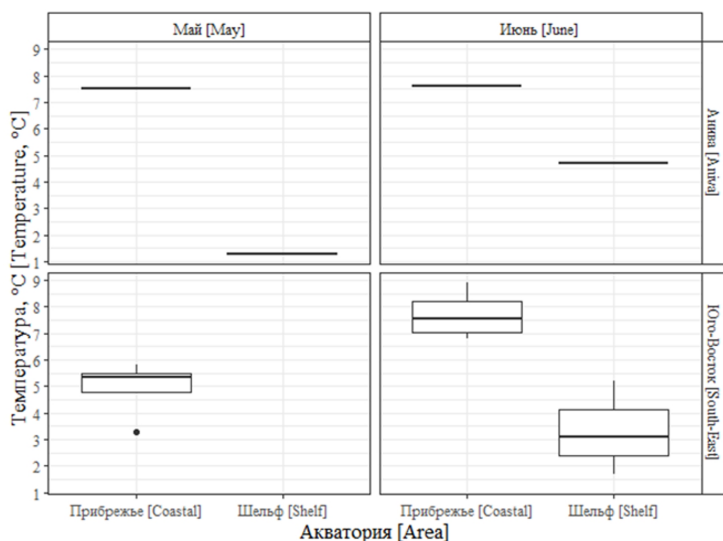


Рис. 9. Значения температуры поверхностных вод в прибрежье и на шельфе в зал. Анива и у юго-восточного Сахалина в мае–июне 2018–2022 гг.
[Fig. 9. Surface water temperature in the coastal and offshore areas in the Aniva Bay and of southeastern Sakhalin in May-June 2018-2022]

Разница в прогреве определяет как начало нереста рыб, так и продолжительность эмбриогенеза, что подтверждалось сроками массового развития икры и личинок на прибрежных полигонах юго-восточного Сахалина и на глубинах более 20 м, а также соотношением стадий развития икры.

На прибрежных полигонах максимальные концентрации икры минтая и северной палтусовидной камбалы в большинстве случаев приходились на первую половину мая, а в июне снижались до минимальных величин.

Анализ развития икры показал, что уже в первой половине мая на всех полигонах у юго-восточного Сахалина преобладала икра на завершающих стадиях – III–IV. Таким образом, пик икрометания приходился на конец апреля – первую половину мая.

Численность икры минтая на полигонах возрастала в северном направлении. Самые высокие показатели были отмечены вблизи рек Дудинка и Горная – 71 и 43 шт./м³ соответственно. С невысокой численностью икра присутствовала в уловах до конца июля–августа. На юге обследованной акватории, как у р. Долинка, так и в зал. Анива, численность икры минтая оставалась низкой в течение всего периода исследований. Личинки были отмечены массово только на трех северных полигонах. Пик численности повсеместно пришелся на вторую декаду мая. В последующий период личинки встречались также преимущественно на трех северных полигонах: до конца июня регулярно, позднее – эпизодически.

Полученные данные достаточно хорошо согласуются с расположением основных нерестилищ минтая [38]. По данным судовых съемок в июне численность икры минтая остается достаточно высокой с западной стороны п-ова Терпения и на небольшом участке южнее м. Терпения, находящемся под влиянием холодных вод Восточно-Сахалинского течения. В более теплом 2012 г. у юго-восточного Сахалина единичные икринки были отмечены только вблизи п-ова Терпения. Существующая у восточного Сахалина схема течений способствует переносу икры в южном направлении вдоль северо-восточного побережья. Далее с ветвью Восточно-Сахалинского течения, огибающей м. Терпения, икра поступает в восточную часть зал. Терпения, где ее развитие продолжается дольше, чем в западной части залива и в прибрежной зоне юго-восточного Сахалина. При низких температурах воды часть икры может переноситься в западном направлении. Скорее всего, длительное (до конца июля–августа) эпизодическое появление икры и личинок минтая в прибрежной зоне до глубины 20 м связано с переносом с мористых участков.

Максимальная численность икры северной палтусовидной камбалы (около 28 шт./м³) была отмечена в первой половине мая в районе р. Дудинка, несколько ниже (около 14 экз./м³) – в зал. Анива. На двух северных полигонах наблюдалось убывание численности икры до 8 и 6 шт./м³ соответственно. В районе р. Мануй снижение численности компенсировалось более длительным периодом высоких концентраций. В течение всего мая численность икры держалась на уровне 8,1–9,5 шт./м³. Относительно высокая численность личинок отмечалась уже в первой половине мая. Палтусовидная камбала имеет обособленные зоны нереста вдоль всего юго-восточ-

ного побережья. Судя по соотношению стадий развития и динамике количественных показателей икры и личинок в прибрежье и на остальной надшельфовой акватории, эти зоны расположены преимущественно за пределами прибрежных полигонов. Об этом свидетельствует и тот факт, что на глубинах менее 20 м икра на стадии I встречается чрезвычайно редко. В зал. Терпения высокие концентрации икры могут формироваться как в восточной части у п-ова Терпения, так и у западного побережья на глубинах более 20–30 м.

Заключение

По результатам исследований, выполненных с 2018 по 2022 г. на прибрежных полигонах юго-восточного Сахалина и в восточной части зал. Анива, в составе ихтиопланктона зарегистрированы икра и личинки 32 видов и надвидовых таксонов из 11 семейств. По числу видов доминировали представители камбаловых и рогатковых. Вдоль юго-восточного побережья Сахалина число видов рыб сокращалось с юга на север. Суммарный вклад холодноводных высокобореальных и арктическо-бореальных видов возрастал в северном направлении. Доля низкобореальных видов, напротив, была наиболее высокой в южных районах и снижалась к северу. Сходство видовых списков между полигонами юго-восточного Сахалина было достаточно высоким. Число видов, регистрируемых в периоды съемок, было небольшим на всех участках, наибольшее – от восьми до десяти, как правило, отмечали с мая до середины июня. Повсеместно встречались икра и личинки минтая, северной палтусовидной, желтоперой и желтополосой камбал. Весенний ихтиопланктонный комплекс формировался за счет икры и личинок минтая, северной палтусовидной камбалы, сельди, мойвы, рогатковых. В летнем ихтиопланктоне высокую относительную численность имела икра желтоперой и длиннорылой камбал. В силу высокой миграционной активности минтай, очевидно, может образовывать как локальные нерестовые скопления в прибрежных районах юго-восточного Сахалина, где икрометание начинается на месяц раньше, и эмбриогенез протекает быстрее, так и формировать единую область нереста вдоль северо-восточного Сахалина с захватом мористых участков к юго-западу от м. Терпения. Северная палтусовидная камбала, в отличие от минтая, не является таким активным мигрантом. Разница в соотношении ранних и поздних стадий развития икры у северо-восточного и юго-восточного Сахалина больше, чем у минтая. При относительной численности икры на стадии развития I в июне у северо-восточного побережья Сахалина около 70%, ее доля на мористых участках у юго-восточного побережья Сахалина в это же время на превышала 2%. Численность икры и личинок минтая в прибрежье заметно убывала с севера на юг, что соответствует распределению нерестилищ вдоль юго-восточного побережья Сахалина. У палтусовидной камбалы подобной закономерности не отмечалось. Такое распределение может быть результатом независимого нереста отдельных группировок камбалы у мористой границы полигонов.

Список источников

1. Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. ICES, 1914. 228 p.
2. van der Lingen C.D., Huggett J.A. The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of South African anchovy and sardine // *The Big Fish Bang: Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference*. Bergen : Institute of Marine Research, 2003. PP. 303–343.
3. Архипов А.Г. Применение результатов изучения раннего онтогенеза морских промысловых рыб в рыбохозяйственной деятельности // *Труды ВНИРО*. 2015. Т. 156. С. 16–37.
4. Давыдова С.В., Кузнецова Н.А. Изучение ихтиопланктона в Тихом океане и дальневосточных морях // *Известия ТИНРО*. 2005. Т. 141. С. 237–254.
5. Архипов А.Г. Динамика численности и особенности распределения ихтиопланктонных сообществ северной части Центрально-Восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна. Калининград : Изд-во АтлантНИРО, 2006. 232 с.
6. Klimova T.N., Vdodovich I.V., Zagorodnyaya Y.A., Ignatyev S.M., Malakhova L.V., Dotsenko V.S. Ichthyoplankton in the plankton community of the Crimean Peninsula shelf zone (Black Sea) in July 2010 // *Journal of Ichthyology*. 2014. Vol. 54, № 6. PP. 409–421. doi: 10.1134/S0032945214030060
7. Epur I.V., Balanov A.A. Species composition and seasonal dynamics of ichthyoplankton of the coastal zone of the western part of Peter the Great Bay of the Sea of Japan in 2007–2010 // *Journal of Ichthyology*. 2015. Vol. 55, № 4. PP. 464–477. doi: 10.1134/S0032945215030030
8. Саушкина Д.Я. Ихтиопланктон Авачинской губы в 2014–2017 гг. // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2019. Вып. 55. С. 126–137.
9. Мухаметова О.Н., Мухаметов И.Н. Ихтиопланктон прибрежной зоны залива Анива // *Труды СахНИРО. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях*. 2013. Вып. 14. С. 180–197.
10. Mukhametova O.N., Mukhametov I.N. Species composition of fish eggs and larvae near Southeast Sakhalin in dynamic coastal conditions // *Journal of Ichthyology*. 2022. Vol. 62, № 4. PP. 605–622. doi: 10.1134/s0032945222040154
11. Карасева Е.М., Ежова Е.Е. Ихтиопланктон прибрежной зоны Юго-Восточной Балтики (Балтийская коса, Самбийский полуостров) в летний сезон 2014 г. // *Актуальные проблемы планктонологии : материалы IV Всероссийской конференции с международным участием, Светлогорск (Калининградская область) (25–30 сентября 2022 г.)*. Калининград : Калининградский государственный технический университет, 2022. С. 91–93.
12. Olivar M.P. Spatial patterns in relation of ichthyoplankton distribution to hydrographic features in the Northern Benguela region // *Marine Biology*. 1990. Vol. 106. PP. 39–48.
13. Johnson-Colegrove A., Ciannelli L., Brodeur R. Ichthyoplankton distribution and abundance in relation to nearshore dissolved oxygen levels and other environmental variables within the Northern California Current System // *Fisheries Oceanography*. 2015. Vol. 24, № 6. PP. 495–507. doi: 10.1111/fog.12124
14. Карпенко В.И., Бонк А.А. Межвидовые пищевые отношения молоди некоторых промысловых видов рыб // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2014. Вып. 35. С. 22–30. doi: 10.15853/2072-8212.2014.35.22-30
15. Лабай В.С., Шевченко Г.В., Атаманова И.А., Заварзин Д.С., Мухаметова О.Н., Заварзина Н.К., Живоглядов А.А., Шпилько Т.С., Корнеев Е.С. Оценка приемной емкости прибрежной акватории зал. Анива и юго-восточного Сахалина (Охотское

- море) для молоди кеты и горбуши // Вопросы рыболовства. 2021. Т. 22, № 4. С. 123–139. doi: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-123-139
16. Перцева-Остроумова Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал. М. : АН СССР, 1961. 486 с.
 17. Okiyama M. An atlas of the early stage fishes in Japan. Tokai University Press, 1988. 1160 p.
 18. Matarese A.C., Kendall A.W., Blood J.D.M., Vinter B.M. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes. U.S. Department of Commerce, 1989. 652 p.
 19. Григорьев С.С. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоемы): Атлас-определитель. Владивосток : Дальнаука, 2007. 331 с.
 20. Соколовский А.С., Соколовская Т.Г. Атлас икры, личинок и мальков рыб российских вод Японского моря. Владивосток : Дальнаука, 2008. 223 с.
 21. Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Голубова Е.Ю. Ранние стадии развития рыб северной части Охотского моря: Исследование фауны морей. Т. 68 (76). СПб. : ЗИН РАН, 2012. 108 с.
 22. Шершнева В.И., Коваль М.В. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Известия ТИНРО. 2004. Т. 139. С. 349–369.
 23. Расс Т.С., Казанова И.И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М. : Пищевая промышленность, 1966. 35 с.
 24. Шейко Б.А., Федоров В.В. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые Рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные Рыбы // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский : Камчатский печатный двор, 2000. С. 7–69.
 25. Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток : Дальнаука, 2003. 204 с.
 26. Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольяти : СамНЦ РАН, 2005. С. 37–67.
 27. Одум Ю. Экология. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
 28. Терехов А.Ю. Применение различных индексов видового сходства при изучении ихтиоценозов // Известия ТИНРО. 1994. Т. 115. С. 154–157.
 29. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 288 с.
 30. Великанов А.А. Новая волна миграций рыб южных широт к берегам Сахалина // Вестник Сахалинского музея. 2006. № 13. С. 265–278.
 31. Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России: в 3 т. Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. Т. 2. 604 с.
 32. Yatsu A. Review of population dynamics and management of small pelagic fishes around the Japanese Archipelago // Fisheries Science. 2019. Vol. 85. PP. 611–639. doi: 10.1007/s12562-019-01305-3
 33. Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В., Рухлов Ф.Н., Фадеева Н.П. Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни. Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1999. 260 с.
 34. Тарасюк С.Н., Пушиников В.В. Экология нереста палтусовидной камбалы *Hippoglossoides elassodon robustus* в заливах Анива и Терпения // Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Владивосток : ТИНРО, 1982. С. 58–62.
 35. Зверькова Л.М. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. 248 с.
 36. Пак Е.А., Хапов Д.С., Дубина В.А. Мезомасштабные абиотические факторы в прибрежных экосистемах залива Терпения (Охотское море) // Научные труды Дальрыбвтуза. 2017. Т. 40, № 1. С. 17–21.

37. Шевченко Г.В., Цхай Ж.Р., Частиков В.Н. Океанологические условия на юго-восточном шельфе о. Сахалин по данным съемок на стандартных разрезах и спутниковых наблюдений // Океанологические исследования. 2020. Т. 48, № 2. С. 51–68. doi: 10.29006/1564-2291.JOR-2020.48(2).4
38. Зверькова Л.М., Пушников В.В. Распределение пелагической икры минтая (*Theragra chalcogramma*) в Охотском море // Рыбохозяйственные исследования умеренных вод Тихого океана. Владивосток : ТИНРО, 1980. С. 117–123.

References

1. Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. ICES; 1914. 228 p.
2. van der Lingen CD, Huggett JA. The role of ichthyoplankton surveys in recruitment research and management of South African anchovy and sardine. In: *The Big Fish Bang*. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference. Bergen: Institute of Marine Research; 2003. pp. 303-343.
3. Arkhipov AG. Application of study results of the commercial pelagic fish early ontogeny in fisheries management. *Trudy VNIRO*. 2015;156:16-37. In Russian, English summary
4. Davidova SV, Kuznetsova NA. Ichthyoplankton studies in the Pacific Ocean and Far Eastern Seas. *Izvestiya TINRO*. 2005;141:237-254. In Russian, English summary
5. Arkhipov AG. Dinamika chislennosti i osobennosti raspredeleniya ikhtioplanktonnykh soobshchestv severnoy chasti Tsentral'no-Vostochnoy Atlantiki i morey Sredizemnomorskogo basseyana [Dynamics of the number and specific features of allocation of ichthyoplankton communities in the northern part of Central-Eastern Atlantics and seas of the Mediterranean basin]. Kaliningrad: AtlantNIRO; 2006. 232 p. In Russian
6. Klimova TN, Vdodovich IV, Zagorodnyaya YA, Ignatyev SM, Malakhova LV, Dotsenko VS. Ichthyoplankton in the plankton community of the Crimean Peninsula shelf zone (Black Sea) in July 2010. *Journal of Ichthyology*. 2014;54(6):409-421. doi: 10.1134/S0032945214030060
7. Epur IV, Balanov AA. Species composition and seasonal dynamics of ichthyoplankton of the coastal zone of the western part of Peter the Great Bay of the Sea of Japan in 2007-2010. *Journal of Ichthyology*. 2015;55(4):464-477. doi: 10.1134/S0032945215030030
8. Saushkina DYa. The ichthyoplankton of Avachinskaya Bay in 2014-2017. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana = Research of Water Biological Resources of Kamchatka and of the Northwest Part of Pacific Ocean*. 2019;55:126-137. In Russian, English summary. doi: 10.15853/2072-8212.2019.55.126-137
9. Mukhametova ON, Mukhametov IN. Ichthyoplankton of nearshore area of Aniva Bay. *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatoriyakh: Trudy SakhNIRO = Water Life Biology, Resources Status and Condition of Inhabitation in Sakhalin-Kuril Region and Adjoining Water Areas: Transactions of SakhNIRO*. 2013;14:180-197. In Russian, English summary
10. Mukhametova ON, Mukhametov IN. Species composition of fish eggs and larvae near Southeast Sakhalin in dynamic coastal conditions. *Journal of Ichthyology*. 2022;62(4):605-622. doi: 10.1134/s0032945222040154
11. Karaseva EM, Ezhova EE. Ikhtioplankton pribrezhnoy zony Yugo-Vostochnoy Baltiki (Baltiyskaya kosa, Sambiyskiy poluostrov) v letniy sezon 2014 g. [Ichthyoplankton of the coastal zone of the South-Eastern Baltic (Vistula Spit, Sambia Peninsula) in the summer season of 2014]. In: *Aktual'nyye problemy planktonologii. Materialy nauch. konf. [Frontiers in Plankton Research. Proc. of the Sci. Conf. (Svetlogorsk, Russia, 25-30 September, 2022)]*. Kaliningrad: Kaliningrad State Technical University Publ.; 2022. pp. 91-93. In Russian
12. Olivar MP. Spatial patterns in relation of ichthyoplankton distribution to hydrographic features in the Northern Benguela region. *Marine Biology*. 1990;106:39-48.

13. Johnson-Colegrove A, Ciannelli L, Brodeur R. Ichthyoplankton distribution and abundance in relation to nearshore dissolved oxygen levels and other environmental variables within the Northern California Current System. *Fisheries Oceanography*. 2015;24(6):495-507. doi: 10.1111/fog.12124
14. Karpenko VI, Bonk AA. Food interactions between some commercial fish species at early life stages. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana = Research of Water Biological Resources of Kamchatka and of the Northwest Part of Pacific Ocean*. 2014;35:22-30. In Russian, English summary. doi: 10.15853/2072-8212.2014.35.22-30
15. Labay VS, Shevchenko GV, Atamanova IA, Zavarzin DS, Moukhametova ON, Zavarzina NK, Zhivoglyadov AA, Shpilko TS, Korneev ES. Estimation of reception capacity of the coastal water of Aniva Bay and south-eastern Sakhalin (Sea of Okhotsk) for juvenile of chum and pink salmon. *Voprosy rybolovstva = Problems of Fisheries*. 2021;22(4): 123-139. In Russian, English summary. doi: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-123-139
16. Pertseva-Ostroumova TA. Razmnozhenie i razvitie dal'nevostochnykh kambal [Reproduction and development of far eastern flounders]. Moscow: Akademiya Nauk SSSR Publ.; 1961. 486 p. In Russian
17. Okiyama M. An atlas of the early stage fishes in Japan. Tokai University Press; 1988. 1160 p.
18. Matarese AC, Kendall AW, Blood JDM, Vinter BM. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes. U.S. Department of Commerce; 1989. 652 p.
19. Grigor'ev SS. Ranniye stadii ryb severo-vostoka Rossii (pribrezhnyye morskkiye vody i vnutrenniye vodoyemy) [Early ontogenesis of fishes from the northeastern Russia (coastal sea waters and inland reservoirs)]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2007. 331 p. In Russian
20. Sokolovskii AS, Sokolovskaya TG. Atlas ikry, lichinok i mal'kov ryb rossiyskikh vod Yaponskogo morya [Atlas of fish eggs, larvae, and juveniles in the Russian part of the Sea of Japan]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2008. 223 p. In Russian
21. Voskoboinikova OS, Nazarkin MV, Golubova EYu. Ranniye stadii razvitiya ryb severnoy chasti Okhotskogo morya [Earlier stages of fishes from the northern part of the Okhotsk Sea]. In: *Issledovaniye fauny morey = Explorations of the Fauna of the Seas*. Vol. 68 (76). St. Petersburg: Zoological Institute RAN Publ.; 2012. 108 p. In Russian
22. Shershneva VI, Koval MV. Caloric content of mass zooplankton and ichthyoplankton species of Kamchatka waters. *Izvestiya TINRO*. 2004;139:349-369. In Russian, English summary
23. Rass TS, Kazanova II. Metodicheskoe rukovodstvo po sboru ikrinok, lichinok i mal'kov ryb [Manual for collection of fish eggs, larvae, and juveniles]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost' Publ.; 1966. 35 p. In Russian
24. Sheiko BA, Fedorov VV. Klass Cephalaspidomorphi - Minogi. Klass Chondrichthyes - Khryashchevyye Ryby. Klass Holocephali - Tsel'nogolovyye. Klass Osteichthyes - Kostnyye Ryby [Class Cephalaspidomorphi - Lampreys. Class Chondrichthyes - Cartilaginous Fishes. Class Holocephali - Chimaeras. Class Osteichthyes - Bony Fishes]. In: *Katalog pozvonochnykh Kamchatki i sopredel'nykh morskikh akvatoriy* [Catalog of vertebrates of Kamchatka and adjacent waters]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskiy Petchatniy Dvor Publ.; 2000. pp. 7-69. In Russian
25. Fedorov VV, Chereshev IA, Nazarkin MV, Shestakov AV, Volobuev VV. Katalog morskikh i presnovodnykh ryb severnoy chasti Okhotskogo morya [Catalog of marine and freshwater fishes of the northern part of the Sea of Okhotsk]. Vladivostok: Dalnauka Publ.; 2003. 204 p. In Russian
26. Bakanov AI. Kolichestvennaya otsenka dominirovaniya v ekologicheskikh soobshchestvakh [Quantitative assessment of dominance in ecological communities]. In: *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii* [Quantitative methods of ecology and hydrobiology]. Tolyatti: Samarsky Nauchny Tsentr RAN Publ.; 2005. pp. 37-67. In Russian

27. Odum E. Basic ecology. Vol. 2. Vilenkina BYa, translated from English; Sokolov BE, editor. Moscow: Mir Publ.; 1986. 376 p. In Russian
28. Terekhov AYu. Primenenie razlichnykh indeksov vidovogo skhodstva pri izuchenii ikhtiotsenozov [Application of various indices of species similarity in the study of ichthyocenoses]. *Izvestiya TINRO*. 1994;115:154-157. In Russian
29. Pesenko YuA. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 288 p. In Russian
30. Velikanov AYa. Novaya volna migratsiy ryb yuzhnykh shirot k beregam Sakhalina [A new wave of fish migration from southern latitudes to the shores of Sakhalin]. *Vestnik Sakhalinskogo Muzeya*. 2006;13:265-278. In Russian
31. Shuntov VP. Biologiya dal'nevostochnykh morey Rossii: v 3 t. [Biology of Far Eastern Seas of Russia]. Vol. 2. Vladivostok: TINRO-Center Publ.; 2016. 604 p. In Russian
32. Yatsu A. Review of population dynamics and management of small pelagic fishes around the Japanese Archipelago. *Fisheries Science*. 2019;85:611-639. doi: 10.1007/s12562-019-01305-3
33. Ivankov VN, Andreeva VV, Tyapkina NV, Ruhlov FN, Fadeeva NP. Biologiya i kormovaya baza tikhookeanskikh lososey v ranniy morskoy period zhizni [Biology and food resources of Pacific salmon in early marine period of ontogenesis]. Vladivostok: DVGU = Far Eastern University Press; 1999. 260 p. In Russian
34. Tarasyuk SN, Pushnikov VV. Ekologiya neresta paltusovidnoy kambaly *Hippoglossoides elassodon robustus* v zalivakh Aniva i Terpeniya [Spawning ecology of the flounder *Hippoglossoides elassodon robustus* in the Aniva and Terpeniya bays]. In: *Ekologiya i usloviya vosproizvodstva ryb i bespozvonochnykh dal'nevostochnykh morey I severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana* [Ecology and conditions of reproduction of fishes and invertebrates in the Far Eastern Seas and Northwestern part of the Pacific Ocean]. Vladivostok: TINRO Publ.; 1982. pp. 58-62. In Russian
35. Zver'kova LM. Mintay. Biologiya, sostoyanie zapasov [The walleye pollock: biology and reserves]. Vladivostok: TINRO-Center Publ.; 2003. 248 p. In Russian
36. Pak EA, Hapov DS, Dubina VA. Submesoscale abiotic factors in coastal marine ecosystems of the Terpeniya Bay (Okhotsk Sea). *Nauchnyye trudy Dal'rybvtuza = Scientific Journal of the Far East State Technical Fisheries University*. 2017;40(1):17-21. In Russian, English summary
37. Shevchenko GV, Tshay ZhR, Chastikov VN. Features of oceanological conditions on the southeastern shelf of Sakhalin Island according to surveys on standard sections and satellite observations. *Okeanologicheskiye issledovaniya = Journal of Oceanological Research*. 2020;48(2):51-68. In Russian, English summary. doi: 10.29006/1564-2291.JOR-2020.48(2).4
38. Zverkova LM, Pushnikov VV. Distribution of the Alaska pollack (*Theragra chalcogramma*) pelagic eggs. In: *Rybokhozyaystvennyye issledovaniya umerennykh vod Tikhogo okeana* [Fisheries investigations moderate waters of Pacific Ocean]. Vladivostok: TINRO Publ.; 1980. pp. 117-123. In Russian, English summary

Информация об авторах:

Мухаметова Ольга Николаевна, канд. биол. наук, в. н. с. лаборатории гидробиологии, Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8672-9086>

E-mail: olga.sakhniro@gmail.com

Мухаметов Ильяс Ниязович, канд. биол. наук, зав. сектором морских рыб лаборатории морских и пресноводных рыб, Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0003-6147-2052>

E-mail: moukh00@mail.ru

Частиков Валерий Николаевич, ведущий специалист лаборатории океанографии, Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Южно-Сахалинск, Россия).
E-mail: v.chastikov@sakhniro.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Olga N. Mukhametova, Cand. Sci. (Biol.), leading researcher at the Laboratory of Hydrobiology, Sakhalin branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8672-9086>

E-mail: olga.sakhniro@gmail.com

Ilias N. Mukhametov, Cand. Sci. (Biol.), Head of the Marine Fish Sector of the Marine and Freshwater Fish Laboratory, Sakhalin branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0003-6147-2052>

E-mail: moukh00@mail.ru

Valery N. Chastikov, leading specialist of the Oceanography Laboratory, Sakhalin branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation).

E-mail: v.chastikov@sakhniro.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.05.2024;
одобрена после рецензирования 14.06.2025; принята к публикации 16.12.2025.*

*The article was submitted 15.05.2024;
approved after reviewing 14.06.2025; accepted for publication 16.12.2025.*

PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

Original article

UDC 581.1 : 634.13

doi: 10.17223/19988591/72/11

Physiological response of pear cultivars to short-term high temperature stress

Alisa E. Mishko¹, Anna V. Klukina², Nina V. Mozhar³,
Snezhana R. Miftakhova⁴

^{1, 2, 3} North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making,
Krasnodar, Russian Federation

⁴ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources,
Saint Petersburg, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8425-5216>, mishko-alisa@mail.ru

² <http://orcid.org/0000-0003-2238-8408>, anna.klyukina.95@list.ru

³ <http://orcid.org/0000-0002-0687-6471>, mozhar49@mail.ru

⁴ <http://orcid.org/0000-0002-9579-8646>, urmanchy@yandex.ru

Abstract. To optimize and improve fruit crop breeding, it is essential to identify cultivars with high adaptive and productive potential. In summer, the climatic conditions of the Krasnodar Krai are characterized by insufficient and uneven precipitation, along with high air temperatures, which have been observed almost annually in recent years. In this study, our objective was to detect differences among four pear (*Pyrus sp.* L.) cultivars under moderate heat stress by analyzing physiological parameters. Pear trees were planted under identical cultivation practices and environmental conditions at the experimental orchard in the Krasnodar Krai (45°16'N, 38°93'E). Pear leaves were exposed to 40°C for 3 hours in a climatic chamber, after which physiological parameters were assessed. It was found that the studied cultivars are resistant to short-term heat treatment, as indicated by low levels of malondialdehyde (16.2–37.5 nmol g⁻¹ fresh weight), a marker of lipid peroxidation in plant cells. However, the cultivars exhibited different stress responses. The Russian cultivar Krasnodarskaya Letnyaya showed the highest levels of peroxidase activity (25.5–41.8 unit mg⁻¹ protein min⁻¹) and polyphenol oxidase activity (3.9 unit mg⁻¹ protein) under stress conditions, as well as the greatest number of peroxidase isoforms (9–10 bands) compared with the Russian cultivar Leven and the American cultivars Kieffer and Devo. The total phenol content increased on average from 20.7 to 22.5 mg g⁻¹ fresh weight across all pear cultivars, with the highest values observed in Krasnodarskaya Letnyaya under stress. Based on these results, we conclude that Krasnodarskaya Letnyaya possesses a broader range of protective physiological features, indicating its high adaptive potential. It is also likely that under prolonged high-temperature stress conditions, this cultivar will maintain a high level of resistance.

The article contains 41 References.

Keywords: *Pyrus*, heat stress, photosynthetic pigments, antioxidant system defence, oxidative stress

Fundings: this present work was supported by the Russian Science Foundation and Kuban Science Foundation, Grant No. 22-26-20072 (<https://rscf.ru/project/22-26-20072/>).

Acknowledgments: the authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Mishko AE, Klukina AV, Mozhar NV, Miftakhova SR. Physiological response of pear cultivars to short-term high temperature stress. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:287-303. doi: 10.17223/19988591/72/11

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 581.1 : 634.13

doi: 10.17223/19988591/72/11

Физиологическая реакция сортов груши на кратковременный высокотемпературный стресс

Алиса Евгеньевна Мишко¹, Анна Васильевна Ключкина²,
Нина Васильевна Можар³, Снежана Ренатовна Мифтахова⁴

^{1, 2, 3} Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства,
виноделия, Краснодар, Россия

⁴ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова,
Санкт-Петербург, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8425-5216>, mishko-alisa@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0003-2238-8408>, anna.klyukina.95@list.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-0687-6471>, mozhar49@mail.ru

⁴ <http://orcid.org/0000-0002-9579-8646>, urmanchy@yandex.ru

Аннотация. Для оптимизации и усовершенствования процессов селекции плодовых культур необходим поиск сортов с высоким адаптационным и продукционным потенциалом. Летом погодные условия Краснодарского края характеризуются недостаточным и неравномерным выпадением осадков, а также экстремально высокими температурами воздуха, которые в последнее время наблюдаются практически ежегодно. В настоящем исследовании наша задача заключалась в выявлении различий между четырьмя сортами груши (*Pyrus sp.* L.) по физиологическим параметрам в условиях моделируемого высокотемпературного стресса. Деревья груши произрастали в одинаковых экологических условиях при использовании однотипных технологий выращивания на опытном садовом участке на территории Краснодарского края (45°16' с. ш., 38°93' в. д.). Побеги груши выдерживали при температуре 40°C в течение 3 ч в климатической камере. Затем оценивали содержание физиологических параметров в листьях. По данным статистического анализа, взаимодействие между сортами, термической обработкой и годом исследования оказало существенное влияние на содержание общих фенолов и ферментативную активность в листьях груши. Установлено, что изучаемые сорта устойчивы к кратковременной термообработке, о чем свидетельствовали низкие показатели малонового диальдегида (16,2–37,5 нмоль г⁻¹ сырого веса), который является одним из маркеров перекисного окисления липидов в растительных клетках. В то же время сорта характеризовались различной ответной реакцией на стресс. Выявлено, что отечественный сорт Краснодарская летняя имеет наиболее высокий уровень пероксидазной (25,5–41,8 у. ед. мг⁻¹ белка мин⁻¹) и полифенолоксидазной активности

(3,9 у. ед. мг⁻¹ белка) в условиях стресса, а также имеет наибольшее количество изоформ пероксидаз (9–10 изоформ) при сравнении с отечественным сортом Левен и американскими сортами Киффер и Дево. Содержание общих фенолов увеличилось в среднем с 20,7 до 22,5 мг г⁻¹ сырого веса у всех исследованных сортов груши. Наибольшие значения этого показателя в условиях стресса обнаружены у сорта Краснодарская летняя. На основании полученных результатов можно заключить, что сорт Краснодарская летняя обладает более широким спектром защитных физиологических особенностей, что может определять его высокий адаптационный потенциал. Можно также предположить, что в условиях длительного высокотемпературного стресса этот сорт сможет проявить высокий уровень устойчивости.

Ключевые слова: *Pyrus*, высокотемпературный стресс, фотосинтетические пигменты, антиоксидантная система защиты, окислительный стресс

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда и Кубанского научного фонда, проект № 22-26-20072 (<https://rscf.ru/project/22-26-20072/>).

Благодарности: авторы выражают благодарность рецензентам за их вклад в рецензирование данной работы.

Для цитирования: Mishko A.E., Klukina A.V., Mozhar N.V., Miftakhova S.R. Physiological response of pear cultivars to short-term high temperature stress // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 287–303. doi: 10.17223/19988591/72/11

Introduction

Currently, one of the primary objectives in agriculture is to develop highly adaptive and productive cultivars. Climate change significantly impacts the sustainable development of agricultural communities and profoundly affects the growth and productivity of crop plants. Therefore, continuous improvement of cultivars is essential, taking environmental factors into account. Heat stress has emerged as a major limiting factor for crop growth and development [1]. The global mean temperature of the land and ocean surface has increased by 0.85°C from the 20th to the 21st century [2]. Climate projections indicate that temperatures are expected to rise by 0.2°C every decade. Elevated air temperatures adversely affect plant growth and development by inducing morphological, physiological, and biochemical changes. Temperatures exceeding 30°C have been associated with increased pollen sterility [3]. Moreover, heat stress reduces crop yields, as reported for wheat, maize, rice, and tomato [4, 5]. A 1% decrease in grain number per degree day was observed in maize and barley following exposure to temperatures above 30°C [6].

Understanding the mechanisms of plant adaptation during the reproductive stage is a critical step in maintaining stable crop yields under elevated air temperatures. This type of stress results in a wide range of plant responses at the organ, tissue, cellular, and molecular levels. Water loss in leaves and reduced root conductance hinder the normal development of physiological processes in plant tissues [4]. Additionally, heat stress has been reported to reduce photosynthetic

activity, chlorophyll content, photosynthetic rate, and the activities of key enzymes [7, 8].

High-temperature stress induces oxidative damage through the formation of reactive oxygen species (ROS). Under optimal conditions, ROS levels remain balanced; however, their production increases under stress. Free radicals impair cellular function by damaging lipids, proteins, and nucleic acids. Plants possess two types of antioxidant defense mechanisms to scavenge and detoxify ROS: enzymatic and non-enzymatic [9, 10]. Enzymatic antioxidants include superoxide dismutase, catalase, ascorbate peroxidase, glutathione reductase, and peroxidase. Non-enzymatic antioxidants comprise ascorbic acid, glutathione, carotenoids, flavonoids, and phenolic acids. Consequently, a robust antioxidant defense system protects plant cells from oxidative damage and provides an effective strategy for growth under heat stress. These mechanisms enable crop plants to acclimate while maintaining high adaptive and productive potential.

Pear is one of the most important fruit crops worldwide, ranking second only to another pome fruit - the apple [11]. Pear cultivation requires specific growing conditions. In Russia, this crop is primarily grown in the southern regions, where over 90% of pear plantations are located [12]. In Krasnodar Krai, pears account for up to 7% of all fruit crops [13]. Although most cultivars listed in the state register are of Russian origin (94.8%), the pear assortment is predominantly composed of European cultivars [14, 15]. It is important to note that these cultivars were developed under the mild climatic conditions of European countries, whereas the Prikubanskaya horticultural zone in Krasnodar Krai experiences different air temperatures and moisture levels.

Summer abiotic stressors can lead to a decrease in photosynthetic activity and relative water content in pear leaves and an increase in the accumulation of peroxidation products and ROS content [16, 17]. The authors also noted that in case of the launch of protective mechanisms, responsible for the plant's resistance to the stress factors, there was an increase in the content of carotenoids and osmolytes, as well as in the activity of antioxidant enzymes. In addition, high temperature and strong light had negative effects leading to an inhibition of photosynthetic activity, a decrease in stomatal conductance and degradation of photosystem II proteins that were recorded in pear leaves [18]. One-year-old seedlings of two pear cultivars were characterized by changes in the activity of antioxidant enzymes and its gene expression level under heat stress [19]. In general, different physiological traits are used as markers of heat tolerance in better performing cultivars.

The objective of the present study is to identify differences among pear cultivars under heat stress by analyzing physiological parameters.

Material and methods

Pear trees were planted under identical cultivation practices and environmental conditions at the experimental orchard of the North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, and Winemaking (NCFSCHVW), located in Krasnodar Krai (45°16'N, 38°93'E). Four pear cultivars were used in this

study. Leven and Krasnodarskaya Letnyaya are European pear cultivars (*Pyrus communis* L.) developed in Russia. Devo and Kieffer are American cultivars; the former is related to *P. communis*, while the latter is an interspecific hybrid (*P. communis* L. × *P. pyrifolia* (Burm.F.) Nakai). Kieffer was used as a more resistant cultivar to various stress factors [20]. These cultivars are included in the collection of genetic resources of NCFSCHVW.

Pear annual branches with 5-6 undamaged leaves were collected in August 2022 and 2023. In total, approximately 20-30 mature leaves from 3-5 trees of each cultivar were included in the experiment. The experiment was conducted in a climatic chamber, the BPC500D/CVSI-Spector (Fujian Jiupo Biotechnology Co., China). Under short-term stress conditions, pear leaves were exposed to 40°C for 3 hours, while control leaves were kept at room temperature.

It was revealed that the average air humidity during the four months from June to September fluctuated between 54% and 70.5%, while the average air temperature ranged from 33.8 to 36.7°C (Fig. 1). August is the hottest and driest month in Krasnodar Krai. A 10-year period of air temperature observations showed an increase in the number of years with extremely high temperatures, as well as an expansion in the temperature range, varying from 35 to 39°C (Fig. 1). The highest temperatures were recorded in 2014, 2015, 2017, 2021, and 2023. Therefore, high-temperature treatment simulates a short, sudden heat stress in the field. A similar experiment was conducted on annual apple branches and leaves [21].

Leaf samples were rapidly frozen in liquid nitrogen and then stored at -80°C prior to measuring various physiological and biochemical parameters. Chlorophyll and carotenoid contents were analyzed using a spectrophotometric method [22]. Total phenols were quantified with the Folin-Ciocalteu reagent [23, 24].

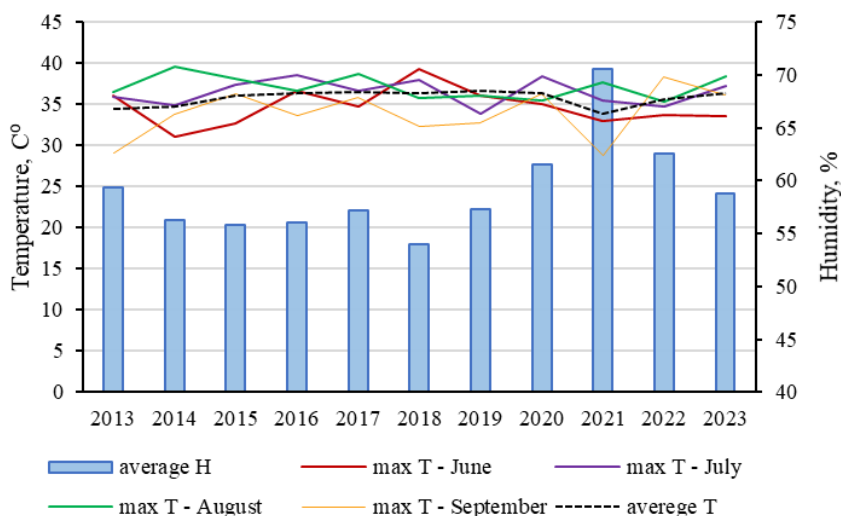


Fig. 1. Weather conditions over the hot period 2013-2023 in the Krasnodar region: average H - average air humidity from June to September, average T - average air temperature from June to September, max T - maximum air temperature for month

Soluble proteins were extracted following the protocol of Z. Wei et al. [25]. For enzyme activity assays, proteins were extracted accordingly. Superoxide dismutase (SOD) activity was measured by inhibiting the photochemical reduction of nitroblue tetrazolium [26]. Peroxidase (POX) activity was determined by the rate of color change in a solution containing benzidine and hydrogen peroxide [27]. Polyphenol oxidase (PPO) activity was assessed after incubation for 1 hour at 37°C in a catechol solution [28]. Protein content was measured using the Bradford method with bovine serum albumin as the standard [29]. Malondialdehyde (MDA) content was estimated spectrophotometrically through its reaction with thiobarbituric acid [30, 31]. The isozyme profile of peroxidase was analyzed by polyacrylamide gradient gel electrophoresis under nondenaturing conditions [26]. The Spectra Multicolor High Range Protein Ladder (Thermo Scientific, USA) was used as a protein marker.

The data were obtained during the experimental study performed on the equipment of the Center for Collective Use of NCFSCHVW.

The results were represented as the mean $\pm$ standard error from 3-4 independent replicates, analyzed using Statistica 12 software. The data were subjected to one-way analysis of variance (ANOVA), followed by Duncan's Multiple Range test at a significance level of $p \leq 0.05$.

Results and discussion

Although the physiological responses of plants to heat stress was studied on many crops, there are insufficient studies on *Pyrus* species. The mechanisms of heat resistance in Asian pear species and cultivars have been more extensively investigated [19, 32, 33]. In our research, temperature treatment affected the content of total phenols, MDA and the activities of SOD and PPO in pear cultivars (table). Additionally, field conditions across different years also affected the physiological responses of the cultivars. For example, changes were observed in the content of photosynthetic pigments, MDA and the activities of SOD, POX, and PPO. As noted earlier, the maximum temperature in August was recorded in 2023 (See Fig. 1). The interaction among cultivar, treatment, and year significantly influenced the content of total phenols and enzymatic activities, as demonstrated by the three-way ANOVA (Table 1).

Phenolic substances, including non-enzymatic antioxidants, are secondary metabolites that perform numerous functions in plant cells [34]. Due to their polyphenolic structure, they can scavenge oxygen radicals and thereby inhibit cascade oxidative reactions within plant cells. An increase in phenolic content is often associated with enhanced plant tolerance to stress conditions [34]. In the studied pear cultivars, the highest total phenol content was observed under heat stress in 2023, averaging 23.1 mg g⁻¹ FW (Fig. 2). The greatest values were recorded in the Krasnodarskaya Letnyaya and Devo cultivars, measuring 25.7 mg g⁻¹ FW, respectively. Although the increase in phenolic content under treatment was more pronounced in 2022, the phenolic content under control conditions was higher for all pear cultivars in 2023.

Table 1

Summary of variance analysis for the main effects of cultivars (C), high temperature stress (T), and year (Y), and their interactions

	DF	Total phenols	Total chlorophylls	Carotenoids	MDA	SOD	POX	PPO
Cultivars	3	*	**	**	**	**	**	**
Treatment	1	**	*	**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
Year	1	**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**	**	<i>ns</i>	**
C×T	3	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**	**	<i>ns</i>	**
C×Y	3	<i>ns</i>	**	**	**	**	**	**
T×Y	1	**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**	**	**
C×T×Y	3	**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**	**	**

Note. DF - degree of freedom, * significant at $p \leq 0.05$, ** significant at $p \leq 0.01$, *ns* - non-significant.

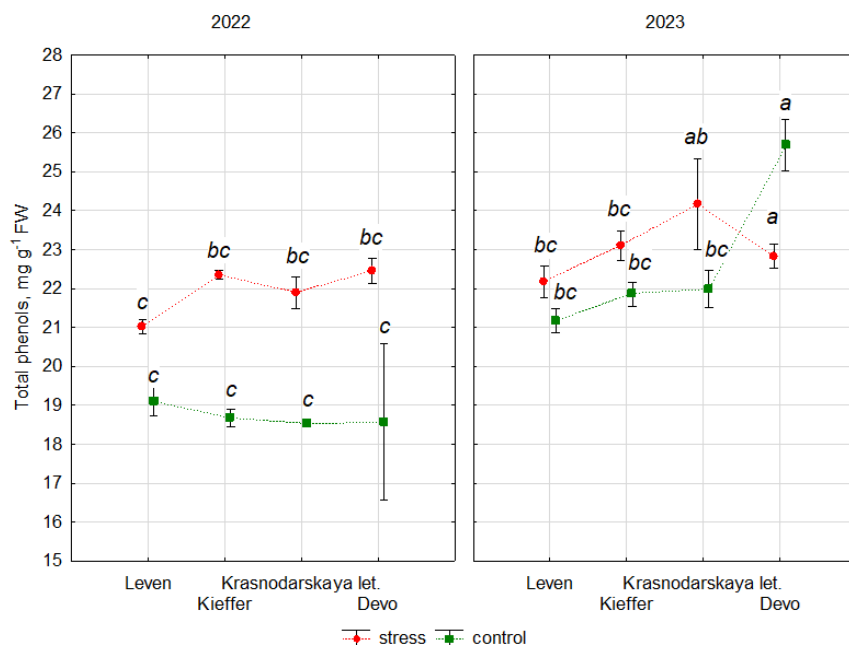


Fig. 2. The content of total phenols in the leaves of pear cultivars under control and heat stress conditions in 2022 and 2023

Abiotic stress often leads to a decrease in the content of photosynthetic pigments [35]. In pear cultivars, short-term heat stress did not have a significant effect on total chlorophylls and carotenoids. Differences were observed only between field conditions in 2022 and 2023 (Table 1). The concentration of total chlorophylls under thermal treatment was comparable to that under non-stress conditions for each pear cultivar (Fig. 3). The Krasnodarskaya Letnyaya cultivar exhibited the highest total chlorophyll content in 2022, measuring 2.0 mg g⁻¹ FW. The lowest chlorophyll was observed in the Leven cultivar in 2022, at just over 0.9 mg g⁻¹ FW.

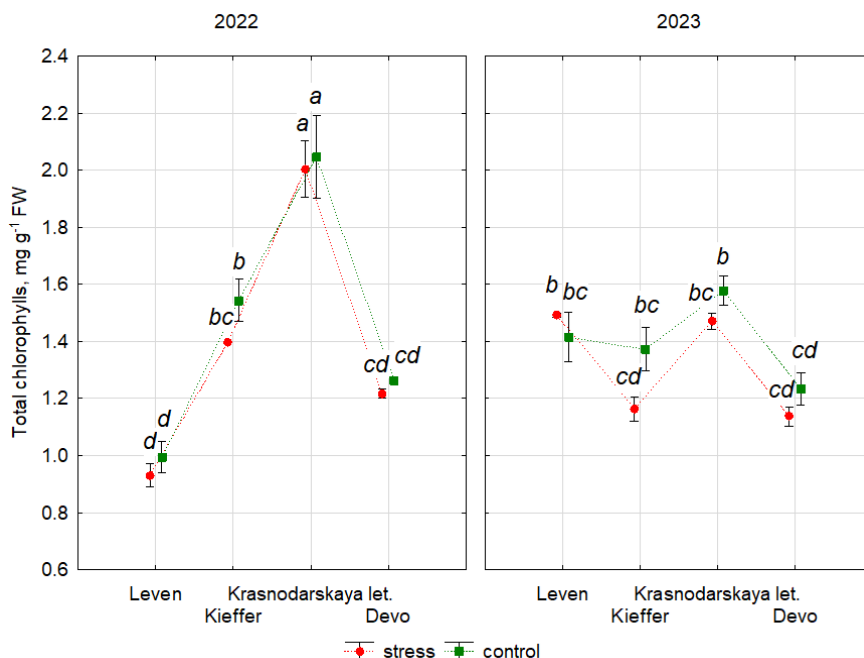


Fig. 3. The content of total chlorophylls in the leaves of pear cultivars under control and heat stress conditions in 2022 and 2023

Carotenoids, along with phenolic compounds, contribute to the antioxidant defense of plants against stress factors [10]. It has been suggested that high temperatures (35–45°C) cause damage to the membrane stability of chloroplast thylakoids [36]. Carotenoids help counteract the increased leakage in the thylakoid membrane induced by heat stress. In the studied pear cultivars, carotenoid content in leaves did not differ significantly between control and stress conditions (Fig. 4). The highest values were observed in Krasnodarskaya Letnyaya, reaching 0.52 mg g⁻¹ FW in 2022 and 0.47 mg g⁻¹ FW in 2023.

Malondialdehyde (MDA) is one of the end products of lipid peroxidation [30]. Typically, an increase in MDA levels under stress indicates enhanced secondary oxidative damage in plant cells. In the present study, MDA content did not increase significantly following thermal treatment, with mean values of 26.5 nmol g⁻¹ FW in 2022 and 21.4 nmol g⁻¹ FW in 2023 (Fig. 5). The exception was the Leven, which exhibited the highest MDA content in the control group in 2022, amounting to 37.5 nmol g⁻¹ FW.

Superoxide dismutase (SOD) plays a crucial role as the first line of defense against reactive oxygen species (ROS) by converting superoxide radicals into hydrogen peroxide within the chloroplast stroma, cytosol, peroxisomes, mitochondria, and apoplast [10]. Generally, increased SOD activity correlates with enhanced plant tolerance to stress. The SOD activity under stress conditions was significantly higher than control values, with a 23% increase observed in Leven in 2022 and an 11% increase in Kieffer in 2023 (Fig. 6).

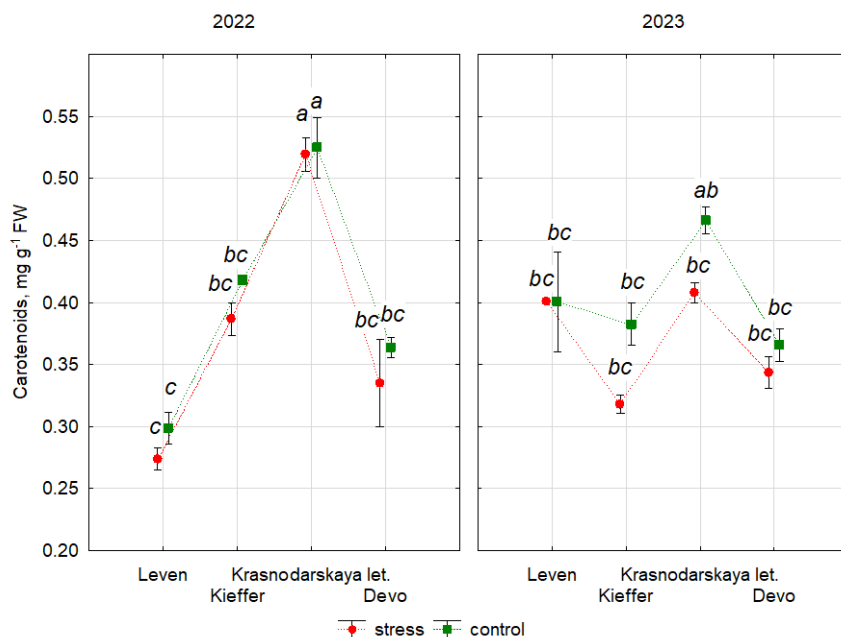


Fig. 4. Carotenoid content in the leaves of pear cultivars under control and heat stress conditions in 2022 and 2023

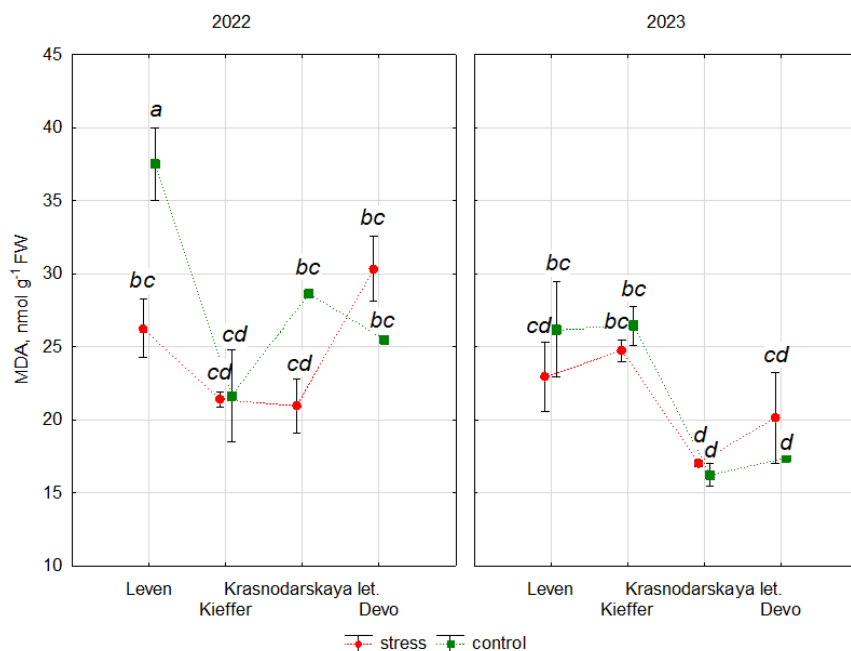


Fig. 5. Malondialdehyde content in the leaves of pear cultivars under control and heat stress conditions in 2022 and 2023

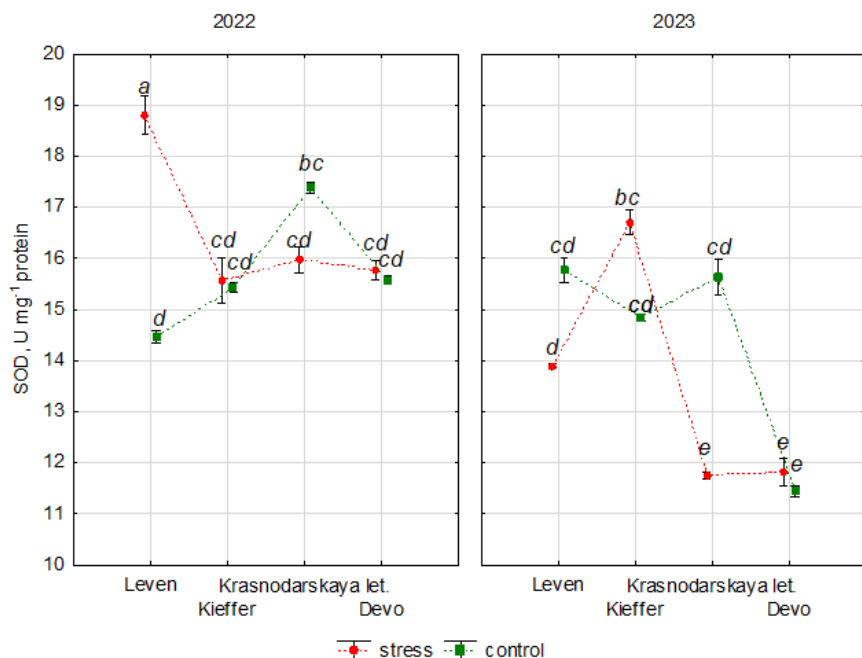


Fig. 6. Superoxide dismutase activity in the leaves of pear cultivars under control and heat stress conditions in 2022 and 2023

The maximum SOD activity in pear was 18.8-unit mg^{-1} protein for Leven. Notably, Krasnodarskaya Letnyaya exhibited higher SOD activity under control conditions compared to stress conditions, with values ranging from 15.7 to 17.4-unit mg^{-1} protein.

The intracellular level of hydrogen peroxide is regulated by class III peroxidase, which primarily oxidizes phenolic compounds to generate phenolic radicals and converts hydrogen peroxide into water [10]. During high-temperature treatment, a rapid increase in peroxidase activity was observed in the Krasnodarskaya Letnyaya cultivar, rising from 23.0 to 41.8-unit mg^{-1} protein min^{-1} in 2022 (Fig. 7). For the same cultivar in 2023, under control conditions, peroxidase activity measured 41.0-unit mg^{-1} protein min^{-1} , but after stress, it decreased to 25.5-unit mg^{-1} protein min^{-1} . In other cultivars, the increase in POX activity was not significant, ranging from 3.8 to 15.3-unit mg^{-1} protein min^{-1} .

Polyphenol oxidase (PPO) is an important enzyme that interacts with peroxidase, classifying it as a component of the antioxidant defense system that protects plant cells from damage [37]. PPO oxidizes phenolic compounds to quinones in the thylakoid membranes of chloroplasts. Therefore, this enzyme can directly influence photosynthesis. Short-term stress did not cause a significant increase in PPO activity in the pear leaves of the studied cultivars in 2022 (Fig. 8). Only the values for Leven increased to 3.6-unit mg^{-1} FW under thermal treatment. The highest PPO activity in 2022 was detected in Krasnodarskaya Letnyaya (3.9-unit mg^{-1} FW).

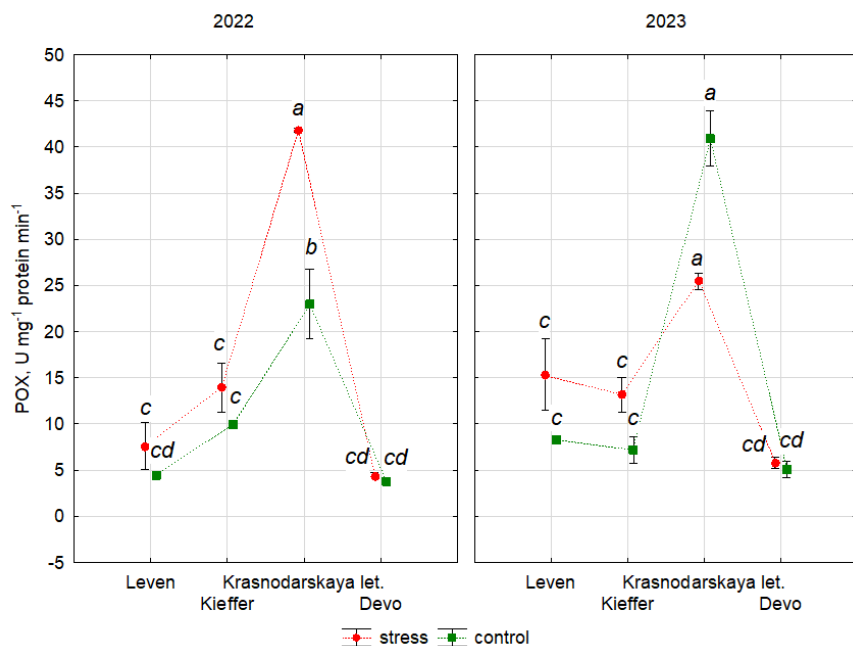


Fig. 7. Peroxidase activity in the leaves of pear cultivars under control and heat stress conditions in 2022 and 2023

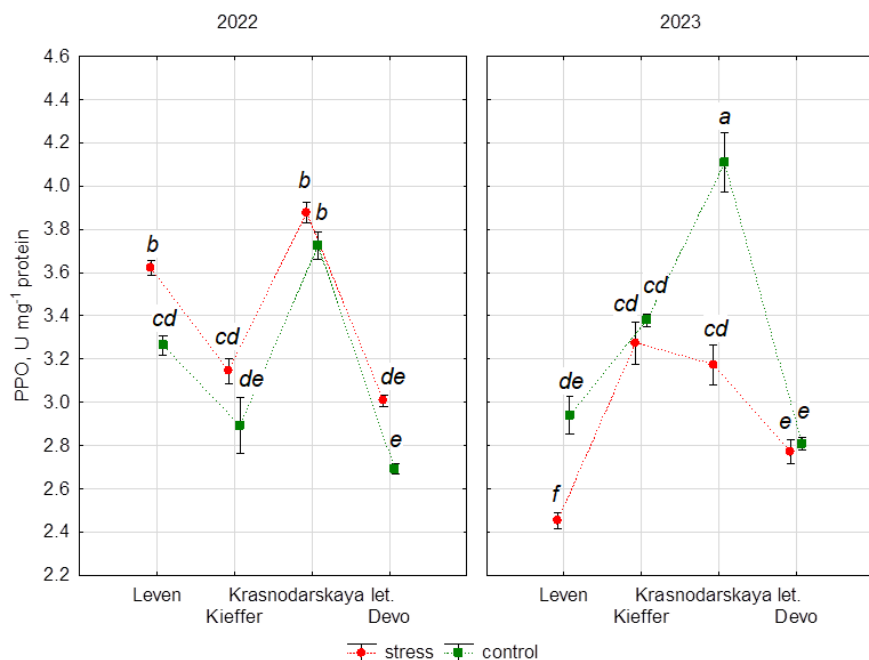


Fig. 8. Polyphenol oxidase activity in the leaves of pear cultivars under control and heat stress conditions in 2022 and 2023

Additionally, Leven had the lowest level of PPO activity after stress in 2023 (2.5-unit mg^{-1} FW), and the maximum values were found in the leaves of Krasnodarskaya Letnyaya under control conditions (4.1-unit mg^{-1} FW).

The isozyme profiles of peroxidase (POX) varied among pear cultivars (Fig. 9). All cultivars exhibited several bands with differing intensities. Under stress conditions, both the intensity and the number of bands were reduced compared to control conditions. Additionally, isoenzyme profiles differed between 2022 and 2023 for the studied cultivars, except for Krasnodarskaya Letnyaya. Four main POX isoforms were identified in all pear cultivars, with molecular weights of 110, 90, 55, and 45 kDa. The greatest number of isoforms was observed in Krasnodarskaya Letnyaya, with 9-10 bands, which correlated with the highest POX activity in this cultivar (Fig. 7).

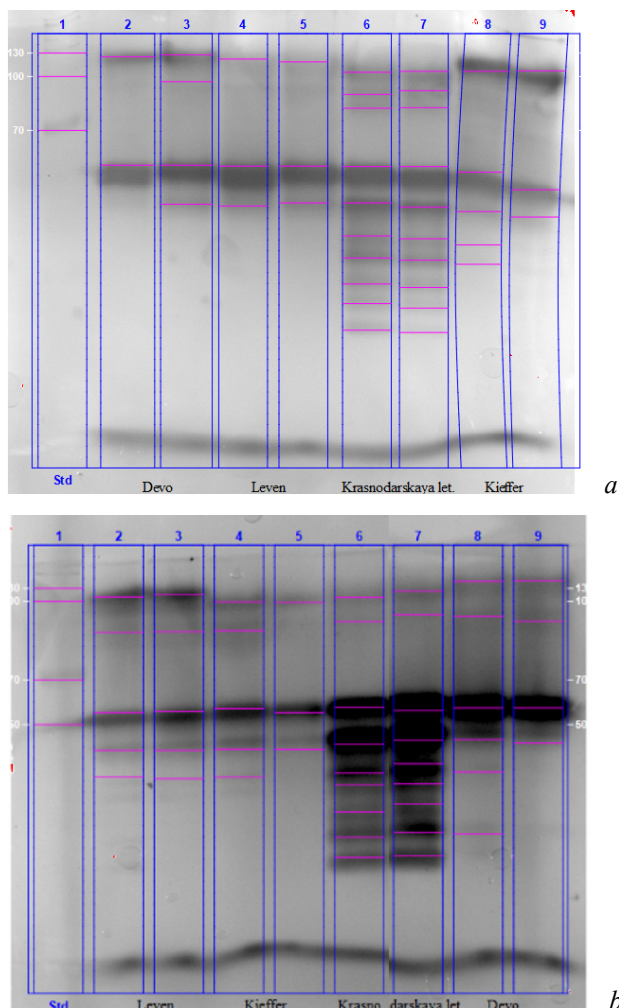


Fig. 9. Isozyme profiles of peroxidase in the leaves of pear cultivars under control (line 2, 4, 6, 8) and heat stress (line 3, 5, 7, 9) conditions in 2022 (a) and 2023 (b)

Thus, short-term high-temperature stress did not cause significant disturbances in the leaf cells of the four pear cultivars. This is indicated by the absence of a rapid increase in MDA levels. Changes in MDA accumulation not only serve as indicators of oxidative stress development in cells but also play a signaling role [38]. Such effects are possible when external stress factors have only minor impacts on the plant. At the same time, differences in cultivar responses to stress were observed. Notably, significant changes were detected in the content of total phenols and the activity of antioxidant enzymes. Higher maximum air temperatures under field conditions in 2023 apparently contributed to elevated values of these parameters compared to those recorded in 2022. Therefore, the moderate stress in 2022 led to increases in total phenols, SOD activity in Leven, and POX activity in Krasnodarskaya Letnyaya. However, in 2023, under thermal stress, pear cultivars exhibited lower values compared to the control, especially Leven and Krasnodarskaya Letnyaya. The accumulation of phenolic compounds and the increase in antioxidant enzyme activity are characteristic features of pear, as noted by researchers studying various types of stress [19, 39, 40].

An interesting feature was discovered in Krasnodarskaya Letnyaya: a larger number of fast-migrating, high-intensity POX isoenzymes. This distinctive profile correlated with the elevated activity of the enzyme. A similar pattern was observed when comparing different apple cultivars [41].

Conclusion

Short-term high-temperature stress in pear cultivars caused significant changes in enzymatic activities, including SOD, POD, and PPO, and led to an increase in the total phenol content in leaves. Intensive oxidative stress in plant cells was not detected, as indicated by low levels of membrane lipid peroxidation (MDA). The pear cultivar Krasnodarskaya Letnyaya differed from the other studied cultivars by exhibiting higher POX and PPO activities, as well as greater polymorphism in the POX isozyme profile. We suggest that this cultivar may be the most resistant to heat stress during prolonged exposure.

References

1. Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*. 2007;61:199-223. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.05.011
2. Climate change 2014: synthesis report. In: Proceedings of the Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Pachauri RK, Meyer LA, editors. Geneva: IPCC; 2014. 151 p.
3. Fahad S, Bajwa AA, Nazir U, Anjum SA, Farooq A, Zohaib A, Sadia S, Nasim W, Adkins S, Saud S, Ihsan MZ, Alharby H, Wu C, Wang D, Huang J. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1147. doi: 10.3389/fpls.2017.01147
4. Fahad S, Hussain S, Saud S, Khan F, Hassan S, Amanullah, Nasim W, Arif M, Wang F, Huang J. Exogenously applied plant growth regulators affect heat-stressed rice pollens. *Journal of agronomy and crop science*. 2016;202:139-150. doi: 10.1111/jac.12148

5. Hassan MU, Chattha MU, Khan I, Chattha MB, Barbanti L, Aamer M, Iqbal MM, Nawaz M, Mahmood A, Ali A, Aslam MT. Heat stress in cultivated plants: nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies - a review. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2021;155:211-234. doi: 10.1080/11263504.2020.1727987
6. Rezaei EE, Webber H, Gaiser T, Naab J, Ewert F. HS in cereals: mechanisms and modeling. *European Journal of Agronomy*. 2015;64:98-113. doi: 10.1016/j.eja.2014.10.003
7. Allakhverdiev SI, Kreslavski VD, Klimov VV, Los DA, Carpentier R, Mohanty P. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis Research*. 2008;98:541-550. doi: 10.1007/s11120-008-9331-0
8. Hu S, Ding Y, Zhu C. Sensitivity and responses of chloroplasts to heat stress in plants. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:375. doi: 10.3389/fpls.2020.00375
9. Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2010;48:909-930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
10. Dumanovic J, Nepovimova E, Natic M, Kuca K, Jacevic V. The significance of reactive oxygen species and antioxidant defense system in plants: a concise overview. *Frontiers in Plant Science*. 2021;11:552969. doi: 10.3389/fpls.2020.552969
11. Itai A. Pear. In: *Fruits and Nuts. Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants*. Vol. 4. Kole C, editor. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007. pp. 157-170. doi: 10.1007/978-3-540-34533-6_6
12. Semin IV, Dolmatov EA, Ozherelieva ZE. Prospects for the use of intensive rootstock for cultivation of pear cultivars in the conditions of Central Russia. *Ovoshchi Rossii - Vegetable crops of Russia*. 2020;5:75-80. In Russian, English summary. doi: 10.18619/2072-9146-2020-5-75-80
13. Ermolenko VG, Apolokhov FF, Mozhar NV. Prospects for pear growing in the central Precaucasia. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2020;66(6):284-294. In Russian, English summary. doi: 10.30679/2219-5335-2020-6-66-284-294
14. Mozhar NV. The reaction of pear varieties to changes in environmental conditions in the spring. *Scientific Publications of FSBSO NCRRIH&V*. 2021;31:71-74. In Russian, English summary. doi: 10.4172/2157-7471.1000353
15. Svistunova NYu, Burmenko YuV. Pear breeding (*Pyrus* L.) modern achievements and directions in Russia (review). *Vestnik KrasGAU - Bulliten KrasSAU*. 2022;2:85-92. In Russian, English summary. doi: 10.36718/1819-4036-2022-2-85-92
16. Zarafshar M, Akbarinia M, Askari H, Hosseini SM, Rahaie M, Struve D, Striker GG. Morphological, physiological and biochemical responses to soil water deficit in seedlings of three populations of wild pear tree (*Pyrus boissieriana*). *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*. 2014;18(3):353-366.
17. Niu T, Zhang T, Qiao Y, Wen P, Zhai G, Liu E, Al-Bakre DA, Al-Harbi MS, Gao X, Yang X. Glycinebetaine mitigates drought stress-induced oxidative damage in pears. *PLoS ONE*. 2021;16(11):e0251389. doi:10.1371/journal.pone.0251389
18. Ji WW, Qiu CH, Jiao Y, Guo YP, Teng YW. Effects of high temperature and strong light on photosynthesis, D1 protein, and the Deg1 protease in pear (*Pyrus pyrifolia*) leaves. *Journal of Fruit Science*. 2012;29:794-799.
19. Liu DF, Zhang D, Liu GQ, Hussain S, Teng YW. Influence of heat stress on leaf ultrastructure, photosynthetic performance, and ascorbate peroxidase gene expression of two pear cultivars (*Pyrus pyrifolia*). *Journal of Zhejiang University Science*. 2013;B14:1070-1083. doi:10.1631/jzus.B1300094
20. Verma MK. Pear production technology. In: Training manual on teaching of post-graduate courses in horticulture (Fruit Science). Singh SK, Munshi AD, Prasad KV, Sureja AK, editors. New Delhi: Post Graduate School, Indian Agricultural Research Institute; 2014. pp. 249-255.

21. Golyshkina LV, Krasova NG, Galasheva AM. Hyperthermia effect on the activity of the enzyme system of peroxidase in tissues of annual apple shoots. *Contemporary Horticulture*. 2014;4:50-59. In Russian, English summary
22. Lichtenthaler HK, Buschmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. 2001;F4.2.1. doi: 10.1002/0471142913.faf0403s01
23. Ainsworth EA, Gillespie KM. Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin-Ciocalteu reagent. *Nature Protocols*. 2007;2:875-877. doi: 10.1038/nprot.2007.102
24. Hikmawanti N, Fatmawati S, Asri AW. The effect of ethanol concentrations as the extraction solvent on antioxidant activity of katuk (*Sauropus androgynus* (L.) Merr.) leaves extracts. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2021;755:012060. doi: 10.1088/1755-1315/755/1/012060
25. Wei Z, Gao T, Liang B, Zhao Q, Ma F, Li C. Effects of exogenous melatonin on methyl viologen-mediated oxidative stress in apple leaf. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(1):316. doi: 10.3390/ijms19010316
26. Radyukina NL, Ivanov YV, Shevyakova NI. Metody otsenki soderzhaniya aktivnykh form kisloroda, nizkomolekulyarnykh antioksidantov i aktivnostey osnovnykh antioksidantnykh fermentov [Methods for assessing the content of reactive oxygen species, low molecular weight antioxidants and the activities of the main antioxidant enzymes]. In: *Molekulyarnogeneticheskiye i biokhimicheskiye metody v sovremennoy biologii rasteniy* [Molecular-genetic and biochemical methods in modern plant biology]. Kuznetsov VIV, Kuznetsov VV, Romanov GA, editors. Moscow: BINOM; 2012. pp. 352-356. In Russian
27. Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy [Methods of biochemical research on plants]. Ermakov AI, editor. Leningrad: Agropromizdat; 1987. 429 p. In Russian
28. Queiroz C, da Silva AJR, Lopes MLM, Fialho E, Valente-Mesquita VL. Polyphenol oxidase activity, phenolic acid composition and browning in cashew apple (*Anacardium occidentale* L.) after processing. *Food Chemistry*. 2011;125:128-132. doi: 10.1016/j.foodchem.2010.08.048
29. Bradford MM. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Analytical Biochemistry*. 1976;72:248-254.
30. Hodges DM, DeLong JM, Forney CF, Prange RK. Improving the thiobarbituric acid reactive substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*. 1999;207:604-611.
31. Landi M. Commentary to: "Improving the thiobarbituric acid-reactive substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds" by Hodges et al., *Planta* (1999) 207:604-611. *Planta*. 2017;245:1067. doi: 10.1007/s00425-017-2699-3
32. Feng Y, Wei J, Zhang G, Sun X, Wang W, Wu C, Tang M, Gan Z, Xu X, Chen S, Wang Y. Effects of cooling measures on 'Nijisseiki' pear (*Pyrus pyrifolia*) tree growth and fruit quality in the hot climate. *Scientia Horticulturae*. 2018;238:318-324. doi: 10.1016/j.scienta.2018.05.002
33. Cho JH, Yang U, Wi SG, Lee BR, Oh S, Kim MS, Lee SH. Potential effects of temperature differences on the soluble sugar content in pear fruit during the growing seasons of 2018 and 2019. *Horticultural Science and Technology*. 2021;31:560-571. doi: 10.7235/HORT.20210050
34. Sharma A, Shahzad B, Rehman A, Bhardwaj R, Landi M, Zheng B. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. *Molecules*. 2019;24(13):2452. doi: 10.3390/molecules24132452
35. Sharma A, Kumar V, Shahzad B, Ramakrishnan M, Sidhu GPS, Bali AS, Handa N, Kapoor D, Yadav P, Khanna K, Bakshi P, Rehman A, Kohli SK, Khan EA, Parihar RD, Yuan H, Thukral AK, Bhardwaj R, Zheng B. Photosynthetic response of plants under dif-

- ferent abiotic stresses: a review. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2020;39:509-531. doi: 10.1007/s00344-019-10018-x
36. Sharkey TD. Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant, Cell and Environment*. 2005;28(3):269-277. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01324.x
37. Hasanuzzaman M, Bhuyan BMHM, Zulfiqar F, Raza A, Mohsin SM, Mahmud JA, Fujita M, Fotopoulos V. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*. 2020;9:681. doi: 10.3390/antiox9080681
38. Morales MM, Munne-Bosch S. Malondialdehyde: facts and artifacts. *Plant Physiology*. 2019;180:1246-1250. doi: 10.1104/pp.19.00405
39. Asayesh ZM, Arzani K, Mokhtassi-Bidgoli A, Abdollahi H. Enzymatic and non-enzymatic response of grafted and ungrafted young European pear (*Pyrus communis* L.) trees to drought stress. *Scientia Horticulturae*. 2023;310:111745. doi: 10.1016/j.scienta.2022.111745
40. Lin S, Li Y, Zhao J, Guo W, Jiang M, Li X, Liu W, Zhang J, Yang M. Transcriptome analysis of biochemistry responses to low-temperature stress in the flower organs of five pear varieties. *Forests*. 2023;14:490. doi: 10.3390/f14030490
41. Mishko AE, Lutskiy EO. Dynamics in the activity of peroxidase and its isoforms in leaves of different apple cultivars. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):37-43. In Russian, English summary. doi: 10.30901/2227-8834-2021-3-37-43

Информация об авторах:

Мишко Алиса Евгеньевна, канд. биол. наук, с. н. с. лаборатории физиологии и биохимии растений, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия (Краснодар, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

E-mail: mishko-alisa@mail.ru

Клюкина Анна Васильевна, м. н. с. лаборатории управления воспроизводством в плодовых агроценозах и экосистемах, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия (Краснодар, Россия).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-2238-8408>

E-mail: anna.klyukina.95@list.ru

Можар Нина Васильевна, канд. с.-х. наук, с. н. с. лаборатории сортоизучения и селекции садовых культур, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия (Краснодар, Россия).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0687-6471>

E-mail: mozhar49@mail.ru

Мифтахова Снежана Ринатовна, канд. биол. наук, ведущий специалист отдела агроботаники и *in situ* сохранения генетических ресурсов растений, Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург, Россия).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-9579-8646>

E-mail: urmanchy@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Alisa E. Mishko, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher of the Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making (Krasnodar, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

E-mail: mishko-alisa@mail.ru

Anna V. Klukina, junior researcher of the Laboratory of Reproduction Management in Fruit Agroecosystems and Ecosystems, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making (Krasnodar, Russian Federation).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-2238-8408>

E-mail: anna.klyukina.95@list.ru

Nina V. Mozhar, Cand. Sci. (Agr.), senior researcher of the Laboratory of Variety's Study and Breeding of Garden crops, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making (Krasnodar, Russian Federation).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0687-6471>

E-mail: mozhar49@mail.ru

Snezhana R. Miftakhova, Cand. Sci. (Biol.), leading specialist of the Department of Agrobotany and *in situ* Conservation of Plant Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (Saint Petersburg, Russian Federation).

ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-9579-8646>

E-mail: urmanchy@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.04.2024;
одобрена после рецензирования 22.07.2024; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 20.04.2024;
approved after reviewing 22.07.2024; accepted for publication 11.12.2025.*

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 574.64 + 613.2.099

doi: 10.17223/19988591/72/12

Стойкие органические загрязнители и программа Mussel Watch в акваториях Японского моря (залив Петра Великого)

Александра Дмитриевна Боровкова^{1, 2},
Виктория Александровна Гаврилова³,
Максим Михайлович Донец⁴, Максим Андреевич Беланов⁵,
Василий Юрьевич Цыганков⁶

^{1, 3, 4, 5, 6} Тихоокеанский институт географии Дальневосточное отделение
Российской академии наук, Владивосток, Россия

² Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

^{1, 2} <https://orcid.org/0009-0007-3285-822X>, borovkovasdm@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0009-0004-7642-2936>, jones.vika@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-2108-4448>, maksim.donecz@mail.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-0974-9176>, belanov.ma@gmail.com

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-5095-7260>, tsig_90@mail.ru

Аннотация. Стойкие органические загрязняющие вещества (СОЗ) являются одним из наиболее опасных классов органических ксенобиотиков. СОЗ характеризуются биоаккумуляцией и биомагнификацией, обладают сильными токсичными свойствами и способны мигрировать на большие расстояния от источника поступления за счет явления трансграничного переноса поллютантов. Целью исследования является определение уровней СОЗ в мягких тканях моллюсков семейства Mytilidae (*Crenomytilus grayanus*, *Modiolus kurilensis*, *Mytilus trossulus*, *Mytilus galloprovincialis*), оценка временных трендов накопления токсикантов в акватории зал. Петра Великого и сравнение полученных данных с результатами работ стран Азиатско-Тихоокеанского региона (АТР). Результаты показали присутствие СОЗ во всех пробах моллюсков в пределах от 0,6 до 12 955,1 нг/г липидов. В основном качественный состав хлорорганических пестицидов (ХОП) на всех станциях представлен продуктами деградации исходных соединений (β-ГХЦГ, ДДЕ, ДДД), только в некоторых частях Амурского залива преобладали формы, указывающие на недавнее загрязнение (γ-ГХЦГ, *p,p'*-ДДТ, *o,p'*-ДДТ). Полихлорированные бифенилы (ПХБ) найдены во всех исследованных пробах. Преобладали высокохлорированные конгенеры (118 ПХБ, 153 ПХБ, 138 ПХБ). Анализ временных трендов показал постепенное сокращение концентраций СОЗ в прибрежной зоне зал. Петра Великого. При сравнении полученных нами данных и результатов исследований стран АТР выявлено сравнительно низкое содержание ДДТ и ПХБ в Японском море, однако относительно высокое загрязнение акваторий ГХЦГ.

Ключевые слова: хлорорганические пестициды, полихлорированные бифенилы, двусторчатые моллюски, семейство Mytilidae, Японское море, залив Петра Великого, программа Mussel Watch

Источник финансирования: работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки России (FZNS-2023-0011).

Благодарности: авторы благодарят к. б. н. Ольгу Владимировну Подгурскую (НИЦМБ ДВО РАН) за предоставление проб биологического материала.

Для цитирования: Боровкова А.Д., Гаврилова В.А., Донец М.М., Беланов М.А., Цыганков В.Ю. Стойкие органические загрязнители и программа Mussel Watch в акваториях Японского моря (залив Петра Великого) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 304–321. doi: 10.17223/19988591/72/12

ECOLOGY

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/12

Persistent organic pollutants and the Mussel Watch Program in the Sea of Japan (Peter the Great Bay)

Aleksandra D. Borovkova^{1, 2}, Viktoria A. Gavrilova³,
Maksim M. Donets⁴, Maksim A. Belanov⁵,
Vasiliy Yu. Tsygankov⁶

^{1, 3, 4, 5, 6} Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

² Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

^{1, 2} <https://orcid.org/0009-0007-3285-822X>, borovkovasdm@yandex.ru

³ <https://orcid.org/0009-0004-7642-2936>, jones.vika@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0002-2108-4448>, maksim.donecz@mail.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0003-0974-9176>, belanov.ma@gmail.com

⁶ <https://orcid.org/0000-0002-5095-7260>, tsig_90@mail.ru

Summary. Persistent organic pollutants (POPs) are among the most hazardous and under-investigated compounds. They are characterized by bioaccumulation, biomagnification, high toxicity, and the ability to migrate through water and air masses far from the original pollution source. Despite the signing of the Stockholm Convention in 2001, some countries still retain the right to use DDT for sanitary and epidemiological control purposes. This study aims to estimate current levels of POPs in the soft tissues of Mytilidae bivalve mollusks (*Crenomytilus grayanus*, *Modiolus kurilensis*, *Mytilus trossulus*, and *Mytilus galloprovincialis*) and to analyze temporal trends in toxicant accumulation by comparing the current data with results from earlier studies, using the Sea of Japan and the Asia-Pacific region as case examples.

Samples of mollusk soft tissues were collected from various locations in Peter the Great Bay during the summers of 2017 and 2018 (See Fig. 1). Additional specimens from Amur Bay were collected during the summer-autumn period of 2022 (See Fig. 1). Concentrations of persistent organic pollutants (POPs), including organochlorine pesticides (OCPs) and polychlorinated biphenyls (PCBs), were measured in the samples using gas chromatography with an electron capture detector (GC-ECD).

The results revealed the presence of persistent organic pollutants (POPs) in all samples analyzed, ranging from 0.6 to 12,955.1 ng/g lipid weight (lw). The highest concentrations of organochlorine pesticides (OCPs) were detected in mollusks from Amur Bay (See Fig. 2). Isomers of hexachlorocyclohexane (HCH) were predominant,

with β -HCH as the main form (447.02 ± 1612.00 ng/g lw), indicating long-term pollution. Among DDT and its metabolites, degradation products (DDE and DDD) were dominant. The major metabolite, *o,p'*-DDE, was found at concentrations ranging from 4.2 to 453.37 ng/g lw. However, almost all specimens also contained the original compounds (*o,p'*-DDT and *p,p'*-DDT), suggesting recent exposure to the toxicant. The lowest levels of OCPs were detected in samples from Cape Kozmina (20.12 ± 4.78 ng/g lw), which may be related to specific flow dyke issues in Nakhodka Bay (See Fig. 2). The highest concentrations of PCBs were found in Amur Bay (See Fig. 3). The primary congeners were highly chlorinated PCBs: 118 (70.53 ± 79.83 ng/g lw), 153 (62.94 ± 63.14 ng/g lw), and 138 (65.63 ± 97.37 ng/g lw), indicating a historical input of these toxicants. The lowest levels of PCBs were detected near Bolshoy Pelis Island, likely due to the absence of local pollution sources (See Fig. 3). Time trend analyses showed a gradual decrease in DDT and PCB concentrations; however, a slight increase in HCH isomer levels was observed (See Table 2). When comparing these data with published results from the Asia-Pacific region (APR), it was found that DDT and PCB concentrations in Russia were lower than those in most APR countries (See Table 3). However, the detected HCH concentrations exceeded those reported in nearly all countries in the region and were comparable to the levels observed in China (See Table 3).

The article contains 3 Figures, 3 Tables, 14 References.

Keywords: organochlorine pesticides, polychlorinated biphenyls, bivalves, family Mytilidae, the Sea of Japan, Peter the Great Bay, Mussel Watch Program

Fundings: this work was partially supported by RF Ministry of Science and Higher Education (FZNS-2023-0011).

Acknowledgments: the authors thank Olga V. Podgurskaya (Cand. Sci. (Biol.), NSCMB FEB RAS) for providing samples of biological material.

For citation: Borovkova AD, Gavrilova VA, Donets MM, Belanov MA, Tsyganov VYu. Persistent organic pollutants and the Mussel Watch program in the Sea of Japan (Peter the Great Bay). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:304-321. doi: 10.17223/19988591/72/12

Введение

За последние десятилетия загрязнение Мирового океана стало одной из наиболее актуальных экологических проблем. Стойкие органические загрязняющие вещества (СОЗ) считаются наиболее губительными для живых организмов среди ксенобиотиков. Они способны оказывать негативное воздействие на функционирование природных экосистем и здоровье людей [1]. Главное отличие СОЗ от постоянно присутствующих в природной среде поллютантов, проявляющих свою токсичность в случае превышения естественных концентраций, заключается в их происхождении – эти вещества являются ксенобиотиками. Поэтому живые организмы не имеют возможности адаптироваться к их присутствию в экосистемах. СОЗ проявляют канцерогенные, цитотоксические, тератогенные и генотоксические свойства, и, кроме того, негативно воздействуют на нервную и сердечно-сосудистую системы [1].

СОЗ включают такие вещества антропогенного происхождения, как дихлордифенилтрихлорэтан (ДДТ) и его метаболиты, изомеры гексахлорциклогексана (ГХЦГ), которые используются как инсектициды в сельском и лесном хозяйстве для борьбы с вредителями выращиваемых культур и в медицинских целях для борьбы с малярией, и полихлорированные бифенилы (ПХБ), относящиеся к побочным продуктам некоторых промышленных процессов [2].

Наиболее широкое применение получили ДДТ и ГХЦГ [1]. На сегодняшний день эти пестициды запрещены практически во всех странах мира. Несмотря на это, некоторые государства до сих пор сохраняют за собой право производить и использовать ДДТ, в результате чего загрязнению подвергаются и близлежащие к ним территории.

Программа International Mussel Watch является проектом, осуществляющим мониторинг качества вод прибрежных морских акваторий с использованием двустворчатых моллюсков-биоиндикаторов. В данную программу включились практически все страны Азиатско-Тихоокеанского региона (Китай, Япония, Индия, Корея, Вьетнам и др.) [3].

Хотя проблема загрязнения природных экосистем СОЗ является важной и международной, в России проведено недостаточно исследований, посвященных воздействию органических ксенобиотиков на окружающую среду. На сегодняшний день особое внимание привлекает исследование Дальневосточных морей России, в том числе Японского моря. Поскольку СОЗ характеризуются высокой токсичностью и стойкостью к природным факторам, важно регулярно проводить мониторинговые исследования содержания токсикантов в акватории и промысловых видах гидробионтов. Кроме того, акватория граничит с государствами, которые до сих пор сохраняют за собой право применять СОЗ в сельскохозяйственных и санитарно-эпидемиологических целях.

Таким образом, целью работы является оценка уровней СОЗ в мягких тканях двустворчатых моллюсков прибрежных акваторий зал. Петра Великого (Японское море) в рамках программы Mussel Watch, оценка накопления органических ксенобиотиков в моллюсках Японского моря в разные годы, проведение сравнительного анализа степени загрязнения морских акваторий с данными других стран АТР.

Материалы и методики исследования

Биологическим материалом для индикации загрязнения в настоящем исследовании служили мягкие ткани 228 особей четырех видов двустворчатых моллюсков семейства Mytilidae (*Crenomytilus grayanus*, *Mytilus trossulus*, *Modiolus kurilensis*, *Mytilus galloprovincialis*).

В 2017–2018 гг. собраны 96 особей трех видов (*Crenomytilus grayanus*, *Mytilus trossulus* и *Modiolus kurilensis*) в летний период в разных частях залива Петра Великого. В 2022 г. в летне-осенний период в Амурском заливе собраны 132 особи четырех видов (*Crenomytilus grayanus*, *Mytilus trossulus*, *Modiolus kurilensis*, *Mytilus galloprovincialis*) (рис. 1).

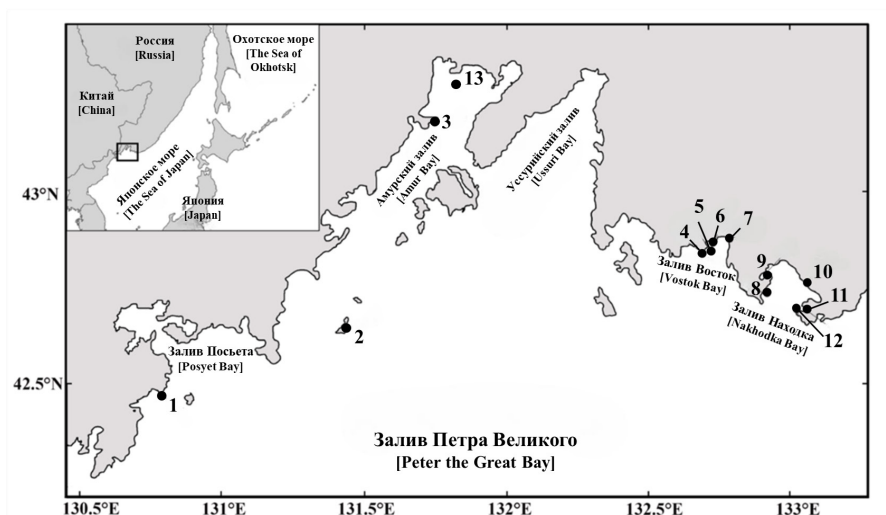


Рис. 1. Карта отбора проб в Японском море (зал. Петра Великого): 1 – о. Веры; 2 – о. Большой Пелис; 3 – м. Чихачева; 4 – бух. Стрельбище; 5 – м. Чайковского; 6 – бух. Средняя; 7 – бух. Литовка; 8 – бух. Мусатова; 9 – бух. Находка; 10 – м. Красный; 11 – бух. Козьмина; 12 – м. Козьмина, 13 – Амурский залив
[Fig. 1. Map of sampling (Peter the Great Bay, the Sea of Japan): 1 - Vera Island; 2 - Bolshoy Pelis Island; 3 - Cape Chikhacheva; 4 - Strelbishche Bay; 5 - Cape Tchaikovsky; 6 - Bay Srednyaya; 7 - Bay Litovka; 8 - Bay Musatova; 9 - Bay Nakhodka; 10 - Cape Krasny; 11 - Bay Kozmina; 12 - Cape Kozmina, 13 - Amur Bay]

В табл. 1 представлены данные места, года отбора, видовой принадлежности, количества особей и содержания липидов для исследованных моллюсков зал. Петра Великого 2017–2018 гг. и 2022 г.

Перед хроматографическим анализом СОЗ проводилась пробоподготовка: липиды экстрагировались смесью гексан : ацетон (1 : 1) с последующим разрушением соэкстрактивных компонентов концентрированной серной кислотой. Полученный экстракт разделяли на хроматографической колонке с сорбентом Florisill® 100–200 меш. Более подробное описание пробоподготовки опубликовано нами ранее [4].

Основное определение массового содержания хлорорганических соединений в биоматериале проводили на газовом хроматографе Shimadzu GC-2010 Plus gas с ECD, оснащенный автодозатором АОС-20i. Использовалась капиллярная колонка DB-5 со смесью гелия и азота в качестве газаносителя при постоянной скорости потока 1,0 мл/мин. Температуры в колонке, инжекторе и детекторе составляли 210, 250 и 280°C соответственно [4].

Для приготовления стандартных растворов ХОП и ПХБ использовались стандартные образцы (Dr. Ehrenstorfer и AccuStandard) α -ГХЦГ, β -ГХЦГ, γ -ГХЦГ, δ -ГХЦГ, p,p' -ДДТ, p,p' -ДДД, p,p' -ДДЕ, o,p' -ДДТ, o,p' -ДДД, o,p' -ДДЕ и смесь 28, 52, 155, 101, 118, 143, 153, 138, 180, 207 ПХБ конгенов с установленными метрологическими характеристиками – содержание основного вещества 99,4–99,6% с погрешностью определения 0,4%.

Таблица 1 [Table 1]

Данные места и года отбора, видовой принадлежности, количества особей и содержания липидов для исследованных моллюсков зал. Петра Великого
[Data on the location and year of sampling, species, number of individuals and lipid content for the studied mollusks of Peter the Great Bay]

Место отбора [Sampling location]	Год [Year]	Вид [Species]	N, экз. [N, ind.]	Липиды, % [Lipids, %]
о. Веры [Vera Island]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Crenomytilus grayanus</i>	12	$0,11-0,59^1$ $0,35 \pm 0,13^2$
о. Большой Пелис [Bolshoy Pelis Island]	лето 2017 г. [summer 2017]	<i>Crenomytilus grayanus</i>	10	$0,005-0,015$ $0,009 \pm 0,003$
м. Чихачева [Cape Chikhacheva]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Crenomytilus grayanus</i>	10	$0,03-3,16$ $0,97 \pm 0,91$
бух. Стрельбище [Strelbishche Bay]	лето 2017 г. [summer 2017]	<i>Modiolus kurilensis</i>	10	$0,004-0,50$ $0,015 \pm 0,014$
м. Чайковского [Cape Tchaikovsky]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Crenomytilus grayanus</i>	5	$0,44-0,65$ $0,52 \pm 0,09$
бух. Средняя [Bay Srednyaya]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Modiolus kurilensis</i>	6	$0,20-1,33$ $0,66 \pm 0,38$
бух. Литовка [Bay Litovka]	лето 2017 г. [summer 2017]	<i>Modiolus kurilensis</i>	10	$0,003-0,009$ $0,005 \pm 0,002$
бух. Мусатова [Bay Musatova]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Modiolus kurilensis</i>	6	$0,13-0,91$ $0,46 \pm 0,25$
бух. Находка [Bay Nakhodka]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Mytilus trossulus</i>	5	$0,29-0,41$ $0,33 \pm 0,05$
м. Красный [Cape Krasny]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Modiolus kurilensis</i>	6	$0,32-0,91$ $0,46 \pm 0,22$
бух. Козьмина [Bay Kozmina]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Crenomytilus grayanus</i>	6	$0,15-0,39$ $0,26 \pm 0,10$
м. Козьмина [Cape Kozmina]	лето 2018 г. [summer 2018]	<i>Mytilus trossulus</i>	10	$0,25-0,69$ $0,27 \pm 0,16$
Амурский залив [Amur Bay]	лето-осень 2022 г. [summer-autumn 2022]	<i>Crenomytilus grayanus</i>	19	$0,12-1,30$ $0,55 \pm 0,27$
		<i>Mytilus trossulus</i>	20	$0,15-2,36$ $1,18 \pm 0,59$
		<i>Modiolus kurilensis</i>	83	$0,11-3,13$ $1,07 \pm 0,72$
		<i>Mytilus galloprovincialis</i>	10	$1,26-2,23$ $1,80 \pm 0,33$

Примечание. ¹ Диапазон, min–max (числитель); ² среднее арифметическое $\pm$ стандартное отклонение (знаменатель).

[Note. ¹ Range, min-max (numerator); ² arithmetic mean $\pm$ standard deviation (denominator)].

Для хроматографии использовались рабочие стандартные растворы ХОП и ПХБ с концентрацией 20 нг/мл, приготовленные путем разбавления стандартных растворов соответствующим объемом п-гексана.

Статистический анализ результатов осуществлялся с помощью программного обеспечения IBM SPSS Statistics для ОС Windows 10. Достоверность данных оценивали с помощью двустороннего критерия Краскала–Уоллиса с уровнем значимости $p \leq 0,05$. Результаты представлены в виде: диапазон концентраций (min–max), среднее значение $\pm$ стандартное отклонение. В связи с тем, что общепринятой формой выражения концентраций СОЗ является концентрация, приведённая на массу липидов, а также основываясь на их высокой липофильности, все результаты представлены в виде нг/г липидов.

Результаты исследования и обсуждение

СОЗ в мягких тканях моллюсков Японского моря. Результаты исследования мягких тканей моллюсков, собранных в 2017–2018 гг., показали присутствие хлорированных углеводородов (Σ ХОП + Σ ПХБ) во всех особях в диапазоне от 0,6 до 2769,7 нг/г липидов. Согласно полученным данным, наибольшие концентрации Σ СОЗ обнаружены в *Modiolus kurilensis*, отобранных с территории м. Красный. Наименее загрязненной органическими токсикантами акваторией являлась станция о. Большой Пелис, где уровни содержания Σ СОЗ варьировали от 1,1 до 253,1 нг/г липидов.

Концентрации Σ ХОП превышали таковые у Σ ПХБ ($119,94 \pm 571,40$ и $48,71 \pm 68,71$ нг/г липидов соответственно). Среди пестицидов преобладали ДДТ и его метаболиты. Наиболее определяемыми являлись продукты распада исходного соединения, характеризующие давнее поступление токсикантов в среду [1]. Основные метаболиты – *p,p'*-ДДЕ и *o,p'*-ДДЕ, доля которых составляла $> 52\%$ и $> 39\%$ соответственно.

Изомеры ГХЦГ присутствовали практически во всех образцах в пределах от 0,6 до 553,1 нг/г липидов. Преобладал β -изомер ($34,93 \pm 88,31$ нг/г липидов), являющийся наиболее устойчивой формой и свидетельствующий о длительном пребывании токсиканта в акватории [5]. Однако отношение сумм α - и γ -изомеров ($115,4$ и $160,1$ нг/г липидов соответственно) показало преобладание γ -формы, что может указывать на недавнее поступление токсикантов.

ПХБ обнаружены во всех пробах в пределах от 0,6 до 610 нг/г липидов. Преобладали низкохлорированные 28 и 52 ПХБ, обнаруженные во всех образцах мягких тканей моллюсков. Среди более устойчивых высокохлорированных конгенов преобладал 138 ПХБ – от 3,7 до 52,1 нг/г липидов.

В Амурском заливе в 2022 г. СОЗ обнаружены во всех особях двустворчатых моллюсков в пределах от 0,6 до 12 955,1 нг/г липидов. Пестициды превалировали над ПХБ и составили $> 76\%$ от общего количества токсикантов. Преобладали изомеры ГХЦГ, среди которых наиболее определяемым был β -изомер ($447,02 \pm 1612,00$ нг/г липидов), характеризующий длительное пребывание ксенобиотиков в акватории. Остальные изомеры

зафиксированы в ряду: δ -ГХЦГ ($210,96 \pm 798,79$ нг/г липидов), γ -ГХЦГ ($126,08 \pm 291,56$ нг/г липидов), α -ГХЦГ ($30,99 \pm 24,26$ нг/г липидов). Показатель α/γ свидетельствовал о доминировании γ -ГХЦГ, что может указывать на недавнее поступление пестицида в среду.

ДДТ в основном представлен продуктами распада исходного соединения – метаболитами ДДЕ и ДДД, доля которых составила $> 65\%$. Преобладал *o,p'*-ДДЕ, обнаруженный в пределах от 4,2 до 453,37 нг/г липидов. Однако практически во всех пробах найдены «свежие формы» *o,p'*-ДДТ и *p,p'*-ДДТ. Тем не менее соотношение исходного коммерческого препарата к сумме всех основных продуктов его трансформации составляло 0,49, что также указывает на относительно давнее поступление токсикатов в среду.

В некоторых особях зафиксировано присутствие альдрина ($63,37 \pm 55,90$ нг/г липидов), также свидетельствующего о свежем загрязнении акватории.

ПХБ обнаружены во всех пробах моллюсков в пределах от 2,38 до 1081,61 нг/г липидов. Доминировали высокохлорированные 118 ПХБ ($70,53 \pm 79,83$ нг/г липидов), 153 ПХБ ($62,94 \pm 63,14$ нг/г липидов) и 138 ПХБ ($65,63 \pm 97,37$ нг/г липидов), указывающие на длительное пребывание токсикантов в акватории.

Сравнительный анализ уровней накопления ксенобиотиков мягкими тканям моллюсков в исследованных районах показал значимые различия между станциями для Σ ДДТ, Σ ГХЦГ и Σ ПХБ ($p \leq 0.05$).

Наиболее высокие уровни Σ ХОП определены в Амурском заливе (рис. 2). В акваторию впадает несколько рек, крупнейшей из которых является р. Раздольная, протекающая вдоль сельскохозяйственных районов Приморского края. Кроме того, на северо-западе в залив впадает р. Барабашевка, берущая начало на западных склонах сопки Синий Утес, долина реки расположена в горном районе Черные горы, располагающемся между Россией и КНР. Таким образом, полученные результаты могут быть обусловлены воздействием на залив речного стока, несущего загрязняющие вещества с полей, где ранее применялись пестициды, и явлением трансграничного переноса поллютантов из регионов, где продолжают использовать хлорорганические инсектициды. Кроме того, в заливе ведется активное судоходство. Используемое покрытие судов для борьбы с организмами-обрастателями также может содержать хлорированные углеводороды, что, возможно, объясняет присутствие в небольших концентрациях форм, указывающих на недавнее поступление ксенобиотиков в акваторию [6].

Среди исследованных станций высокие концентрации Σ ХОП также обнаружены в мягких тканях моллюсков, собранных на территории м. Красный (рис. 2). В числе пестицидов превалировала группа ДДТ. Преобладающий метаболит – *p,p'*-ДДЕ, обнаруженный в диапазоне концентраций от 703,94 до 2769,7 нг/г липидов. Кроме того, на территории мыса определены высокие в сравнении с другими станциями (бух. Литовка, бух. Стрельбище, о. Большой Пелис, бух. Находка, м. Веры, м. Козьмина, бух. Козьмина, м. Чайковского, бух. Средняя) уровни изомеров ГХЦГ.

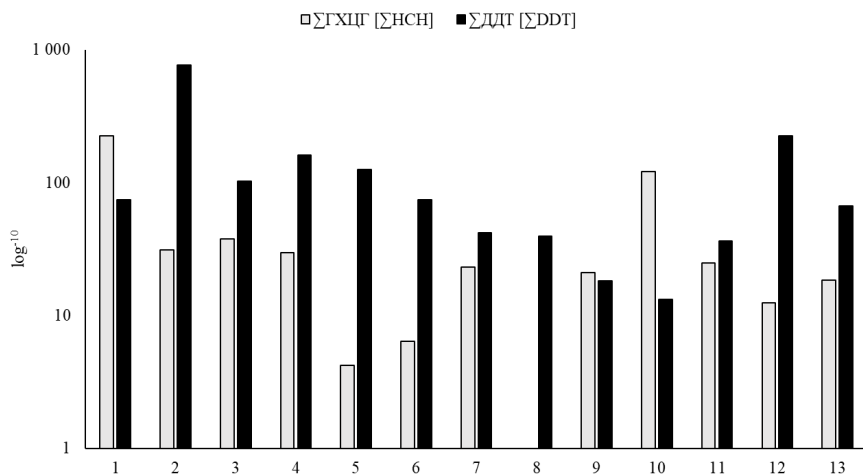


Рис. 2. Уровни ΣХОП (ΣГХЦГ и ΣДДТ) в исследованных районах: 1 – Амурский залив, 2 – м. Красный, 3 – бух. Мусатова, 4 – бух. Литовка, 5 – бух. Стрельбище, 6 – о. Большой Пелис, 7 – бух. Находка, 8 – о. Веры, 9 – м. Козьмина, 10 – м. Чихачева, 11 – бух. Козьмина, 12 – м. Чайковского, 13 – бух. Средняя
 [Fig. 2. ΣОСР (ΣHCH and ΣDDT) levels in the studied areas: 1 - Amur Bay, 2 - Cape Krasny, 3 - Bay Musatova, 4 - Bay Litovka, 5 - Strelbishche Bay, 6 - Bolshoy Pelis Island, 7 - Bay Nakhodka, 8 - Vera Island, 9 - Cape Kozmina, 10 - Cape Chikhacheva, 11 - Bay Kozmina, 12 - Cape Tchaikovsky, 13 - Bay Srednyaya]

Преобладала β-форма ($37,85 \pm 17,36$ нг/г липидов), характеризующая длительное пребывание поллютанта в среде. Такие результаты могут быть связаны с тем, что в зал. Находка недалеко от места отбора моллюсков впадает река Партизанская, протекающая вдоль полей Приморского края, где во второй половине XX века использовались пестициды для обработки сельскохозяйственных культур. Таким образом, присутствие в мягких тканях моллюсков форм, характеризующих давнее поступление поллютантов в акваторию, может быть обусловлено явлением переноса токсикантов речным стоком.

Наиболее низкие уровни ΣХОП зафиксированы на территории м. Козьмина ($20,12 \pm 4,78$ нг/г липидов) (см. рис. 2). В исследованных образцах обнаружены продукты распада исходных токсикантов β-ГХЦГ и *o,p'*-ДДЕ, свидетельствующие о длительном пребывании пестицидов в акватории. В одной особи определен дильдрин в количестве 22,3 нг/г липидов. Низкие концентрации ХОП сравнительно с другими исследованными районами, скорее всего, обусловлены гидродинамическими особенностями зал. Находка, способствующими выносу органических ксенобиотиков с территории м. Козьмина.

Высокие уровни ΣПХБ зафиксированы в Амурском заливе (рис. 3). На побережье акватории располагается большое количество населенных пунктов, крупнейшим из которых является г. Владивосток, в результате чего на залив оказывается высокая антропогенная нагрузка.

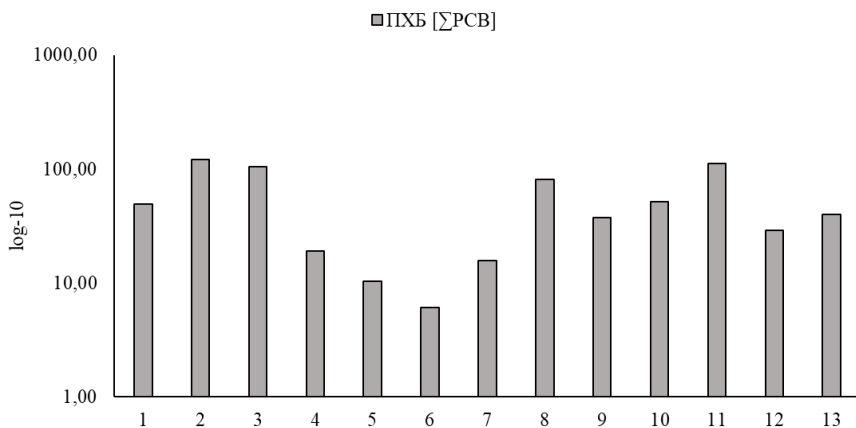


Рис. 3. Уровни ΣПХБ в исследованных районах: районах: 1 – Амурский залив, 2 – м. Красный, 3 – бух. Мусатова, 4 – бух. Литовка, 5 – бух. Стрельбище, 6 – о. Большой Пелис, 7 – бух. Находка, 8 – о. Веры, 9 – м. Козьмина, 10 – м. Чихачева, 11 – бух. Козьмина, 12 – м. Чайковского, 13 – бух. Средняя
[Fig. 3. ΣPCB levels in the studied areas: 1 - Amur Bay, 2 - Cape Krasny, 3 - Bay Musatova, 4 - Bay Litovka, 5 - Strelbishche Bay, 6 - Bolshoy Pelis Island, 7 - Bay Nakhodka, 8 - Vera Island, 9 - Cape Kozmina, 10 - Cape Chikhacheva, 11 - Bay Kozmina, 12 - Cape Tchaikovsky, 13 - Bay Srednyaya]

Акватория подвержена прессу, связанному с работой предприятий, обеспечивающих функционирование Владивостокского торгового порта, с активным судоходством и воздействием автомобильного и железнодорожного транспорта. Одними из основных источников поступления ПХБ в среду являются судоходство и обслуживание в бухтах морского транспорта. Таким образом, высокие уровни ΣПХБ, обнаруженные на территории Амурского залива, могут быть обусловлены техногенным воздействием, приуроченным к расположению акваторий близ промышленной зоны города. Кроме того, большое количество коммунально-бытовых стоков Владивостока попадает в Амурский залив. Несмотря на то, что они проходят предварительную очистку, многие загрязняющие вещества остаются в составе стоков, что также может оказывать значительное влияние на поступление органических токсикантов в акваторию.

Высокие уровни ΣПХБ обнаружены на территории бух. Козьмина (от 68,0 до 151,2 нг/г липидов). Во всех особях найден 28 ПХБ, являющийся низкохлорированным и свидетельствующий о недавнем поступлении токсикантов в бухту. Источником загрязнения акватории ПХБ может служить нефтеналивной терминал, функционирующий на территории бухты с 2009 г. Кроме того, ранее бух. Козьмина использовалась как аэродром для гидросамолетов, а в 90-х гг. – как пункт разбора морских судов, что также обуславливает сравнительно высокие концентрации поллютантов среди исследованных станций.

Наименьшие концентрации ΣПХБ отмечаются на территории о. Большой Пелис ($6,12 \pm 2,27$ нг/г липидов). Акватория располагается в пределах

Дальневосточного морского биосферного заповедника, в отдалении от основных объектов деятельности человека. Таким образом, вблизи острова отсутствуют источники поступления ксенобиотиков в среду, что обуславливает низкие уровни токсикантов в мягких тканях моллюсков.

Накопление СОЗ мягкими тканями двустворчатых моллюсков Японского моря в разные годы. В зал. Петра Великого анализ содержания хлорорганических пестицидов в мягких тканях двустворчатых моллюсков проводился до 2002 г. (табл. 2). Исследование акватории Амурского залива в 1996 г. [7] показало, что ДДТ и его метаболиты присутствовали во всех особях мидии Грея. Во всех пробах также обнаружены изомеры ГХЦГ. Результаты исследования зал. Посыет за 2002 г. [5] свидетельствуют о том, что в мягких тканях *Crenomytilus grayanus* и *Mizuhopecten yessoensis* найдены все изомеры ГХЦГ, среди которых наиболее определяемым являлся β-изомер. ДДТ и его метаболиты обнаружены только в особях *Crenomytilus grayanus*, основной метаболит – ДДД. В связи с тем, что результаты работы за 2002 г. представлены как нг/г сырой массы, данные пересчитаны на нг/г липидов (табл. 2).

Полихлорированные бифенилы в мягких тканях двустворчатых моллюсков в зал. Петра Великого исследованы в 1996 г. [7]. Результаты показали присутствие ПХБ во всех особях *Crenomytilus grayanus* от 2700 до 3700 нг/г липидов (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Данные региональных исследований содержания СОЗ (нг/г липидов)
в мягких тканях двустворчатых моллюсков
[Data from regional studies of POPs content (ng/g lipid) in soft tissues of bivalve mollusks]**

Вид [Species]	Район [Area]	Год [Year]	ΣГХЦГ [ΣHCH]	ΣДДТ [ΣDDT]	ΣПХБ [ΣPCB]	Источник [References]
<i>Crenomytilus grayanus</i>	Амурский залив [Amur Bay]	1996	45	630	3200	[7]
<i>Mezuzopecten yessoensis</i>	зал. Посыета [Posyet Bay]	2002	143,1 332,5	375,5 –	– ¹ –	[5]
<i>Crenomytilus grayanus</i>	зал. Петра Великого [Peter the Great Bay]	2017–2018	24,97	64,32	49,38	[8]
<i>Modiolus modiolus</i>			21,04	221,32	40,52	
<i>Mytilus trossulus</i>			22,28	32,42	30,73	
<i>Crenomytilus grayanus</i>	Амурский залив [Amur Bay]	2022	75,87	54,61	33,92	Эта работа [This study]
<i>Modiolus kurilensis</i>			250,23	74,09	47,29	
<i>Mytilus trossulus</i>			327,68	105,28	89,03	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>			130,57	41,71	23,55	

Примечание. ¹ Нет данных.
[Note. ¹ No data].

Результаты исследования уровней СОЗ в мягких тканях трех видов двусторчатых моллюсков семейства *Mytilidae* (*Crenomytilus grayanus*, *Modiolus modiolus*, *Mytilus trossulus*), отобранных в разных частях зал. Петра Великого летом 2017–2018 гг. [8], показало присутствие органических ксенобиотиков во всех образцах. Концентрации ХОП превышали таковые ПХБ. Среди пестицидов на всех станциях преобладал ДДТ и его метаболиты. Основной метаболит – ДДЕ. Изомеры ГХЦГ присутствовали практически во всех пробах, среди которых преобладал β -изомер. ПХБ обнаружены во всех пробах. Преобладали низкохлорированные 28 и 52 ПХБ, обнаруженные во всех особях моллюсков (табл. 2).

В целом анализ содержания пестицидов в акватории зал. Петра Великого с 1996 по 2022 г. демонстрирует снижение уровней концентраций токсикантов. Наблюдается тенденция к уменьшению концентраций ДДТ и ПХБ. Однако прослеживается небольшой рост уровней ГХЦГ в 2022 г. по сравнению с 2017 г. Так как данные всех исследований показали преобладание продуктов деградации исходных соединений (ДДЕ и ДДД, β -ГХЦГ) в мягких тканях моллюсков, можно сделать вывод, что увеличение концентраций ГХЦГ связано с тем, что на территории Дальнего Востока России в сельском хозяйстве преимущественно применялся линдан. Результаты свидетельствуют о постепенном сокращении поступления органических токсикантов в прибрежные экосистемы Японского моря как из локальных источников, так и посредством трансграничного переноса с территорий, где ХОП все еще продолжают использовать. До подписания рядом стран Стокгольмской конвенции в 2001 г. производство и использование хлорорганических пестицидов практически не ограничивалось, что может служить причиной обнаружения более высоких уровней содержания ДДТ в 1996 г. по сравнению с 2002, 2017 и 2022 г.

Полученные в 2022 г. данные свидетельствуют о снижении концентраций ПХБ. Тем не менее в работах 2017 и 2022 г. в значительных концентрациях обнаружены менее устойчивые низкохлорированные конгенеры, которые косвенно могут указывать на недавнее поступление поллютантов в акваторию [1]. Такие результаты могут быть связаны с невозможностью полного контроля поступления в среду и утилизации ПХБ, так как, согласно Стокгольмской конвенции, они относятся к категории непреднамеренно производимых соединений.

Mussel Watch в Азиатско-Тихоокеанском регионе (АТР). В рамках реализации мониторинга органических ксенобиотиков в морских экосистемах в 1990-е гг. прошлого столетия стартовала программа Asia-Pacific Mussel Watch (табл. 3).

В настоящее время такие государства, как Китай и Индия, сохраняют за собой право использовать ДДТ в санитарно-эпидемиологических и сельскохозяйственных целях, что обуславливает более высокие концентрации токсиканта на их территории. Однако для большинства регионов (Дальний Восток России, Корея, Япония, Таиланд) отмечается снижение уровней содержания пестицидов во всех компонентах окружающей среды [11, 13, 14].

Таблица 3 [Table 3]

**Результаты исследований содержания СОЗ в мягких тканях
двусторчатых моллюсков в странах АТР (нг/г липидов)
[Results of studies of POPs content in soft tissues of bivalve mollusks
in Asia Pacific countries (ng/g lw)]**

Вид [Species]	Район [Area]	Год [Year]	ΣГХЦГ [ΣHCH]	ΣДДТ [ΣDDT]	ΣПХБ [ΣPCB]	Источник [References]
<i>Perna viridis</i>	Индия [India]	1995	119	373,9	344,5	[9]
	Вьетнам [Vietnam]	1997	5,8	4400	160	[10]
	Индонезия [Indonesia]	1998	2,9	69,7	87,1	
	Камбоджа [Cambodia]		– ¹	23	35	
	Малайзия [Malaysia]		3,7	90	56	
	Филиппины [Philippines]		1,8	21	290	
	Гонконг [Hong Kong]	1999	18	7700	310	
	Сингапур [Singapore]		12	110	90	
<i>Mytilus edulis</i>	Южная Корея [South Korea]	2005	12,7	130,6	262,6	[11]
<i>Scapharca broughtonii</i>	Желтое море, Китай [Yellow Sea, China]	2007	4	48	8,9	[12]
<i>Panopea japonica</i>			40	108	7,9	
<i>Argopecten irradians</i>	Дельта реки Янцзы, Китай [Yangtze River Delta, China]	2010	261,1	2743,26	–	[13]
<i>Barbatia virescens</i>						
<i>Bullacta exarata</i>						
<i>Cyclina sinensis</i>						
<i>Mytilus coruscus</i>						
<i>Meretrix meretrix</i>						
<i>Ostrea cucullata</i>						
<i>Ruditapes philippin</i>						
<i>Sinonovacula constricta</i>						
<i>Scapharca subcrenata</i>						
<i>Tegillarca granosa</i>						

Вид [Species]	Район [Area]	Год [Year]	ΣГХЦГ [ΣHCH]	ΣДДТ [ΣDDT]	ΣПХБ [ΣPCB]	Источник [References]
<i>Saccostrea mordax</i>	Окинава, Япония [Okinawa, Japan]	2018	–	200	260	[14]
<i>Crenomytilus grayanus</i>	Амурский залив [Amur Bay]	2022	75,87	54,61	33,92	Эта работа [This study]
<i>Modiolus kurilensis</i>			250,23	74,09	47,29	
<i>Mytilus trossulus</i>			327,68	105,28	89,03	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>			130,57	41,71	23,55	

Примечание. ¹ Нет данных.

[Note. ¹ No data].

Уменьшение загрязненности прибрежных вод ХОП также отмечается в Китае за последние годы. Такие результаты можно объяснить отказом большинства стран от использования ХОП в сельском хозяйстве и медицине.

Высокие уровни ПХБ представлены в Японии, Гонконге, Южной Корее и Индии (табл. 3), что может быть связано с развитым промышленным комплексом стран и активным судоходством. На территории государств расположено несколько крупнейших портов мира (Гонконг, Пусан (Южная Корея), Йокогама (Япония)), что может объяснять загрязнение близлежащих прибрежных акваторий. Отмечается, что наибольшие концентрации ПХБ характерны для постиндустриальных стран, в отличие от индустриальных, где уровни загрязнения значительно ниже.

На территории России отмечаются значительно более низкие уровни загрязнения прибрежных акваторий зал. Петра Великого ПХБ и ДДТ по сравнению с большинством государств Азиатско-Тихоокеанского региона (см. табл. 3). Однако обнаруженные концентрации ГХЦГ превышали данные практически всех стран региона и были сопоставимы с показателями Китая (см. табл. 2). Такие результаты могут быть обусловлены тем, что в РФ для обработки сельскохозяйственных культур преимущественно использовался линдан и технический ГХЦГ. В целом на территории Российской Федерации обнаружены низкие концентрации СОЗ по сравнению с другими странами Азиатско-Тихоокеанского региона (см. табл. 3). Отсутствие крупных промышленных предприятий и запрет на использование СОЗ обуславливают низкие уровни загрязнения органическими ксенобиотиками морских вод района. Такие результаты позволяют предположить, что основной вклад в поступление свежих поллютантов в акваторию зал. Петра Великого вносит трансграничный перенос СОЗ.

Заключение

Таким образом, качественный и количественный состав СОЗ, обнаруженный в мягких тканях двусторчатых моллюсков зал. Петра Великого,

указывает на продолжающееся загрязнение прибрежных акваторий Японского моря стойкими органическими загрязняющими веществами. Данные показали преобладание форм ксенобиотиков, характеризующих давнее поступление токсикантов в среду. Однако продолжают фиксироваться метаболиты и изомеры, свидетельствующие о «свежем» загрязнении. Сравнительный анализ уровней содержания, распределения и возможных источников поступления СОЗ в акватории зал. Петра Великого показал присутствие в меньших концентрациях органических токсикантов по сравнению с близлежащими странами Азиатско-Тихоокеанского региона.

Внедрение мер по предотвращению загрязнения окружающей среды органическими ксенобиотиками в рамках Стокгольмской конвенции привели к значительному сокращению концентрации СОЗ в мягких тканях двустворчатых моллюсков зал. Петра Великого за последние годы. Тем не менее, в связи с тем, что хлорорганические токсиканты способны сохранять свои свойства и негативно воздействовать на окружающую среду и здоровье населения, необходимо продолжать мониторинговые исследования поступления и трансформации хлорированных углеводородов в прибрежных районах дальневосточных морей России.

Список источников

1. Tsygankov V. The *Dirty Dozen* of the Stockholm Convention and other persistent organic pollutants: A review // Persistent Organic Pollutants in the Ecosystems of the North Pacific / eds. V. Tsygankov. Cham : Springer, Earth and Environmental Sciences Library, 2023. PP. 1–48. doi: 10.1007/978-3-031-44896-6_1
2. El-Shahawi M.S., Hamzaa A., Bashammakh A.S., Al-Saggaf W.T. An overview on the accumulation, distribution, transformations, toxicity and analytical methods for the monitoring of persistent organic pollutants // Talanta. 2009. Vol. 80, № 5. PP. 1587–1597. doi: 10.1016/j.talanta.2009.09.055
3. Tanabe S. Asia-Pacific Mussel Watch progress report // Marine Pollution Bulletin. 2000. Vol. 40, № 8. 651. doi: 10.1016/S0025-326X(00)00019-9
4. Tsygankov V., Donets M.M., Gumovskaya Y.P., Lyagusha M.S., Gumovskiy A.N., Chernyaev A.P. Methods to determine persistent organic pollutants in various components of ecosystems in the Far Eastern Region // Persistent Organic Pollutants in the Ecosystems of the North Pacific / eds. V. Tsygankov. Cham : Springer, Earth and Environmental Sciences Library, 2023. PP. 49–56. doi: 10.1007/978-3-031-44896-6_2
5. Боярова М.Д. Хлорированные углеводороды в гидробионтах залива Посёта Японского моря // Известия ТИНРО. 2006. Т. 145. С. 271–278.
6. Lao Q., Liu G., Zhou X., Chen F., Zhang S. Sources of polychlorinated biphenyls (PCBs) and dichlorodiphenyltrichloroethanes (DDTs) found in surface sediment from coastal areas of Beibu Gulf: A reflection on shipping activities and coastal industries // Marine Pollution Bulletin. 2021. Vol. 167. doi: 10.1016/j.marpolbul.2021.112318
7. Tkalin A.V., Lyshavskaya T.S., Hills J.W. Organochlorine pesticides in mussels and bottom sediments from Peter the Great Bay near Vladivostok // Ocean Research. 1997. Vol. 19. PP. 115–119.
8. Borovkova A.D., Mironova E.K., Metreveli V.E., Tsygankov V. Implementation of the Mussel Watch Program by Russian scientists in the North Pacific (2000–2021). // Persistent Organic Pollutants in the Ecosystems of the North Pacific / eds. V. Tsygankov. Cham : Springer, Earth and Environmental Sciences Library, 2023. PP. 85–97. doi: 10.1007/978-3-031-44896-6_5

9. Tanabe S., Prudente M.S., Kan-atireklap S., Subramaniand A. Mussel Watch: Marine pollution monitoring of butyltins and organochlorines in coastal waters of Thailand, Philippines and India // *Ocean & Coastal Management*. 2000. Vol. 43, № 8–9. PP. 819–849. doi: 10.1016/S0964-5691(00)00060-0
10. Monirith I., Ueno D., Takahashi S., Nakata H., Sudaryanto A., Subramanian A., Karupiah S., Ismail A., Muchtar M., Zheng J., Richardson B., Prudente M., Hue N.D., Tana T.S., Tkalin A.V., Tanabe S. Asia-Pacific mussel watch: monitoring contamination of persistent organochlorine compounds in coastal waters of Asian countries // *Marine Pollution Bulletin*. 2003. Vol. 46, № 3. PP. 281–300. doi: 10.1016/S0025-326X(02)00400-9
11. Ramu K., Kajiwaru N., Isobe T., Takahashi S., Kim E., Min B., We S., Tanabe S. Spatial distribution and accumulation of brominated flame retardants, polychlorinated biphenyls and organochlorine pesticides in blue mussels (*Mytilus edulis*) from coastal waters of Korea // *Environmental Pollution*. 2007. Vol. 148, № 2. PP. 562–569. doi: 10.1016/j.envpol.2006.11.034
12. Byun G., Moon H., Choi J., Hwang J., Kang C. Biomagnification of persistent chlorinated and brominated contaminants in food web components of the Yellow Sea // *Marine Pollution Bulletin*. 2013. Vol. 73, № 1. PP. 210–219. doi: 10.1016/j.marpolbul.2013.05.017
13. Zhou S., Tang Q., Jin M., Liu W., Niu L., Ye H. Residues and chiral signatures of organochlorine pesticides in mollusks from the coastal regions of the Yangtze River Delta: Source and health risk implication // *Chemosphere*. 2014. Vol. 114. PP. 40–50. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.03.108
14. Mukai Y., Goto A., Tashiro Y., Tanabe S., Kunisue T. Coastal biomonitoring survey on persistent organic pollutants using oysters (*Saccostrea mordax*) from Okinawa, Japan: Geographical distribution and polystyrene foam as a potential source of hexabromocyclododecanes // *Science of the Total Environment*. 2020. Vol. 739. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.140049

References

1. Tsygankov V. The *Dirty Dozen* of the Stockholm Convention and other persistent organic pollutants: A review. In: *Persistent Organic Pollutants in the Ecosystems of the North Pacific*. Tsygankov V, editor. Cham: Springer, Earth and Environmental Sciences Library; 2023. pp. 1-48. doi: 10.1007/978-3-031-44896-6_1
2. El-Shahawi MS, Hamzaa A, Bashammakh AS, Al-Saggaf WT. An overview on the accumulation, distribution, transformations, toxicity and analytical methods for the monitoring of persistent organic pollutants. *Talanta*. 2009;80(5):1587-1597. doi: 10.1016/j.talanta.2009.09.055
3. Tanabe S. Asia-Pacific Mussel Watch progress report. *Marine Pollution Bulletin*. 2000;40(8):651. doi: 10.1016/S0025-326X(00)00019-9
4. Tsygankov V, Donets MM, Gumovskaya YP, Lyagusha MS, Gumovskiy AN, Chernyaev AP. Methods to determine persistent organic pollutants in various components of ecosystems in the Far Eastern region. In: *Persistent Organic Pollutants in the Ecosystems of the North Pacific*. Tsygankov V, editor. Cham : Springer, Earth and Environmental Sciences Library; 2023. pp. 49-56. doi: 10.1007/978-3-031-44896-6_2
5. Boyarova MD. Khlorirovannyye uglevodorody v gidrobiontakh zaliva Pos'eta Yaponskogo moray [Chlorinated hydrocarbons in aquatic organisms of Posyet Bay, Sea of Japan]. *Izvestiya TINRO*. 2006;145:271-278. In Russian
6. Lao Q, Liu G, Zhou X, Chen F, Zhang S. Sources of polychlorinated biphenyls (PCBs) and dichlorodiphenyltrichloroethanes (DDTs) found in surface sediment from coastal areas of Beibu Gulf: A reflection on shipping activities and coastal industries. *Marine Pollution Bulletin*. 2021;167:112318. doi: 10.1016/j.marpolbul.2021.112318

7. Tkalin AV, Lyshavskaya TS, Hills JW. Organochlorine pesticides in mussels and bottom sediments from Peter the Great Bay near Vladivostok. *Ocean Research*. 1997;19:115-119.
8. Borovkova AD, Mironova EK, Metreveli VE, Tsygankov V. Implementation of the Mussel Watch program by Russian scientists in the North Pacific (2000–2021). In: *Persistent Organic Pollutants in the Ecosystems of the North Pacific*. Tsygankov V, editor. Cham : Springer, Earth and Environmental Sciences Library; 2023. pp. 85-97. doi: 10.1007/978-3-031-44896-6_5
9. Tanabe S, Prudente MS, Kan-atireklap S, Subramaniand A. Mussel watch: Marine pollution monitoring of butyltins and organochlorines in coastal waters of Thailand, Philippines and India. *Ocean & Coastal Management*. 2000;43(8-9):819-849. doi: 10.1016/S0964-5691(00)00060-0
10. Monirith I, Ueno D, Takahashi S, Nakata H, Sudaryanto A, Subramanian A, Karupiah S, Ismail A, Muchtar M, Zheng J, Richardson B, Prudente M, Hue ND, Tana TS, Tkalin AV, Tanabe S. Asia-Pacific Mussel Watch: Monitoring contamination of persistent organochlorine compounds in coastal waters of Asian countries. *Marine Pollution Bulletin*. 2003;46(3):281-300. doi: 10.1016/S0025-326X(02)00400-9
11. Ramu K, Kajiwaru N, Isobe T, Takahashi S, Kim E, Min B, We S, Tanabe S. Spatial distribution and accumulation of brominated flame retardants, polychlorinated biphenyls and organochlorine pesticides in blue mussels (*Mytilus edulis*) from coastal waters of Korea. *Environmental Pollution*. 2007;148(2):562-569. doi: 10.1016/j.envpol.2006.11.034
12. Byun G, Moon H, Choi J, Hwang J, Kang C. Biomagnification of persistent chlorinated and brominated contaminants in food web components of the Yellow Sea. *Marine Pollution Bulletin*. 2013;73(1):210-219. doi: 10.1016/j.marpolbul.2013.05.017
13. Zhou S, Tang Q, Jin M, Liu W, Niu L, Ye H. Residues and chiral signatures of organochlorine pesticides in mollusks from the coastal regions of the Yangtze River Delta: Source and health risk implication. *Chemosphere*. 2014;114:40-50. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.03.108
14. Mukai Y, Goto A, Tashiro Y, Tanabe S, Kunisue T. Coastal biomonitoring survey on persistent organic pollutants using oysters (*Saccostrea mordax*) from Okinawa, Japan: Geographical distribution and polystyrene foam as a potential source of hexabromocyclododecanes. *Science of the Total Environment*. 2020;739:140049. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.140049

Информация об авторах:

Боровкова Александра Дмитриевна, м. н. с. лаборатории геохимии, Тихоокеанский институт географии, Дальневосточное отделение Российской академии наук (Владивосток, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-3285-822X>

E-mail: borovkovasdm@yandex.ru

Гаврилова Виктория Александровна, студент Международной кафедры ЮНЕСКО «Морская экология», Дальневосточный федеральный университет (Владивосток, Россия).

E-mail: jones.vika@mail.ru

Донец Максим Михайлович, м. н. с. лаборатории геохимии, Тихоокеанский институт географии, Дальневосточное отделение Российской академии наук (Владивосток, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2108-4448>

E-mail: maksim.donecz@mail.ru

Беланов Максим Андреевич, м. н. с. лаборатории геохимии, Тихоокеанский институт географии, Дальневосточное отделение Российской академии наук (Владивосток, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0974-9176>

E-mail: belanov.ma@gmail.com

Цыганков Василий Юрьевич, д-р биол. наук, доцент, в. н. с. лаборатории геохимии, Тихоокеанский институт географии, Дальневосточное отделение Российской академии наук (Владивосток, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5095-7260>

E-mail: tsig_90@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Aleksandra D. Borovkova, junior researcher of the Laboratory of Geochemistry, Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-3285-822X>

E-mail: borovkovasdm@yandex.ru

Viktoria A. Gavrilova, student of the UNESCO International Chair in Marine Ecology, Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: jones.vika@mail.ru

Maksim M. Donets, junior researcher of the Laboratory of Geochemistry, Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2108-4448>

E-mail: maksim.donecz@mail.ru

Maksim A. Belanov, junior researcher of the Laboratory of Geochemistry, Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0974-9176>

E-mail: belanov.ma@gmail.com

Vasiliy Yu. Tsygankov, Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., leading researcher of the Laboratory of Geochemistry, Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5095-7260>

E-mail: tsig_90@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 23.10.2024;
одобрена после рецензирования 20.12.2024; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 23.10.2024;
approved after reviewing 20.12.2024; accepted for publication 11.12.2025.*

Научная статья

УДК 574.587 (571.14)

doi: 10.17223/19988591/72/13

Морфометрические характеристики популяции рачка артемии в разные фазы водности озера Кулундинское Алтайского края

Любовь Викторовна Веснина¹,

Дмитрий Михайлович Безматерных²,

Юрий Александрович Веснин³, Михаил Владимирович Лассый⁴

^{1, 2, 3, 4} *Институт водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0003-1325-9030>, artemia.vesnina@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7747-4939>, bezmater@iwep.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-2792-8039>, uav1978@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0003-4042-5858>, mihalassy@mail.ru

Аннотация. Приведены результаты исследований 12 морфометрических параметров женских особей партеногенетической популяции рачка *Artemia* sp. В оз. Кулундинское в регрессивный (2006–2013 гг.) и трансгрессивный (2017–2022 гг.) периоды водности. Выполнена математическая обработка собранного материала методами описательной статистики, корреляционного анализа, а также методом главных компонент. Исследования показали, что изменение водности озера оказало существенное влияние на морфометрические характеристики популяции рачка. Это влияние, по всей вероятности, обусловлено изменением комплекса физико-химических факторов водной среды в озере, в первую очередь, величины минерализации. Отмечено, что реакция различных морфометрических характеристик на это изменение может сильно отличаться, но для всех изученных показателей выявлено увеличение их вариативности в трансгрессивную фазу водности. Приведено сравнение размерных характеристик популяции рачка артемии по критерию Краскела–Уоллиса в разные фазы водности, которое показало существенные отличия морфометрических признаков в эти периоды. Использование статистического метода PCA (главных компонент) позволило определить наибольшую факторную нагрузку в обе фазы водности на длину тела (*tl*), которая определяет изменения других размерных признаков артемии. Значительно ниже влияние на эти характеристики оказывает длина цефалоторакса (*cl*). Вклад ширины овисака (*ow*) более заметен в фазу трансгрессии, а *cl* – в период регрессии. Корреляционный анализ исследованных признаков показал их большую связанность в фазу трансгрессии. Длина тела положительно и статистически значимо коррелировала с другими показателями.

Ключевые слова: артемия, морфометрический анализ, фазы водности, популяция, адаптация, экологические факторы, минерализация

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№ FUFZ-2021-001).

Благодарности: авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИВЭП СО РАН за помощь в проведении исследований.

Для цитирования: Веснина Л.В., Безматерных Д.М., Веснин Ю.А., Лас-
сый М.В. Морфометрические характеристики популяции рачка артемии в раз-
ные фазы водности озера Кулундинское Алтайского края // Вестник Томского
государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 322–340. doi: 10.
17223/19988591/72/13

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/13

Morphometric characteristics of the population of *Artemia* crustaceans in Lake Kulundinskoe of Altai Krai

**Lyubov V. Vesnina¹, Dmitry M. Bezmaternyh²,
Yuriy A. Vesnin³, Mikhail V. Lassyi⁴**

^{1, 2, 3, 4} *Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, Barnaul, Russian Federation*

¹ <https://orcid.org/0000-0003-1325-9030>, artemia.vesnina@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0002-7747-4939>, bezmater@iwep.ru

³ <https://orcid.org/0000-0003-2792-8039>, uav1978@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0003-4042-5858>, mihalassy@mail.ru

Summary. In southern Western Siberia, there are numerous hypersaline lakes. In the zooplankton communities of these lakes, brine shrimp of the genus *Artemia* Leach, 1819, are typically dominant. Scientific interest in these organisms stems from their exceptional osmoregulatory capabilities, the diversity of physiological, biochemical, and morphological traits among individual populations, and the presence of polyploidy. The practical significance of *Artemia* lies in the widespread use of its diapausing eggs as starter feed in aquaculture. This study aims to evaluate the impact of varying water availability phases on the morphological characteristics of the *Artemia* population in Lake Kulundinskoye, Altai Krai.

Lake Kulundinskoye is located in the southern part of Western Siberia within the closed drainage basin of the Ob-Irtysh interfluvium. Its surface area varies between 720 and 728 km² depending on the year and season, with an average depth ranging from 2.6 to 3.0 m and a maximum depth of 3.5 to 4.0 m. Crustaceans were collected as part of zooplankton monitoring surveys conducted from April to October during 2006–2013 (regressive phase of water availability) and 2017–2022 (transgressive phase of water availability) at various sites across the lake (See Fig. 1). Plankton sampling followed standard methodologies at permanent observation stations. Samples were preserved in a 4% formalin solution.

Twelve morphometric parameters of female individuals from the parthenogenetic population of the brine shrimp *Artemia* sp. in Lake Kulundinskoye were studied. These parameters included body length (*tl*), cephalothorax length (*cl*), abdominal length (*al*), abdominal width (*aw*), ovisac width (*ow*), ovisac length (*ol*), head width (*hw*), distance between the eyes (*de*), eye diameter (*ed*), length of the first antenna (*la*), and lengths of the right and left furcal branches (*fl-r*, *fl-l*). Only female individuals were used in this study, as males were rarely encountered and only during the transgressive period; therefore, data for males are not included. A total of 602 brine shrimp individuals were analyzed: 383 during the transgressive phase and 219 during the regressive phase of water availability.

Mathematical processing of the collected data was conducted using descriptive statistics, correlation analysis, and principal component analysis. This processing was performed with Microsoft Excel 2013 and the PAST 4 software package. Since several variables did not follow a normal distribution, correlations were calculated using

Spearman's rank correlation coefficient. Multivariate statistical analysis was carried out through Principal Component Analysis (PCA) based on the covariance matrix, as all variables shared the same scale. Statistically significant components (at a 95% confidence level) were identified from the scree plot using the Broken Stick method.

The study demonstrated that changes in lake water content significantly affect the morphometric characteristics of the brine shrimp population. This influence is most likely due to alterations in the complex physicochemical factors of the lake's aquatic environment, primarily salinity. It was observed that different morphometric traits respond variably to these changes; however, all studied indicators exhibited increased variability during the transgressive phase of water content (See Figs. 2 and 3). A comparison of the size characteristics of the *Artemia* population using the Kruskal-Wallis test across different phases of water availability revealed significant differences in morphometric traits during these periods (See Tables 1 and 2). Principal Component Analysis (PCA) identified body length (*tl*) as having the greatest factor load in both phases of water availability, indicating that it drives changes in other dimensional traits of brine shrimp. Cephalothorax length (*cl*) exerted a significantly lower influence on these characteristics. The contribution of ovisac width (*ow*) was more pronounced during the transgressive phase, whereas cephalothorax length (*cl*) was more influential during the regression phase (See Table 3). Correlation analysis of the studied traits showed stronger associations during the transgressive phase. Body length was positively and statistically significantly correlated with other indices (See Tables 4 and 5).

The article contains 3 Figures, 5 Tables, 29 References.

Keywords: *Artemia*, morphometric analysis, phases of water availability, population, adaptation, ecological factors, salinity

Fundings: this work was carried out as part of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation.

Acknowledgments: the authors express their sincere gratitude to the staff of the IWEP SB RAS for their assistance in conducting the research.

For citation: Vesnina LV, Bezmaternyh DM, Vesnin YA, Lassyi MV. Morphometric characteristics of the population of *Artemia* crustaceans in Lake Kulundinskoe of Altai Krai. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:322-340. doi: 10.17223/19988591/72/13

Введение

На юге Западной Сибири находится большое количество гипергалинных озер, в зоопланктоне которых в большинстве случаев доминирует жаброногий рачок рода *Artemia* Leach, 1819 [1]. Научный интерес к этим организмам вызван их исключительной осморегулирующей способностью, разнообразием физиологических, биохимических и морфологических свойств отдельных популяций, существованием полиплоидии. Практическая ценность артемии связана с популярностью использования ее диapaузирующих яиц в качестве стартового корма в аквакультуре [2].

Одна из характерных особенностей климата на юге Западной Сибири – цикличное чередование сухих и влажных периодов, что приводит к значительным колебаниям уровня воды и площади бессточных озер, которые определяются соответственной цикличностью гидрологического режима озер, выявленным А.В. Шнитниковым [3]. Эти колебания, по всей вероят-

ности, связаны с циклами Брикнера, продолжительность которых составляет немногим более 30 лет [4]. В регрессивной фазе обводненности озера мелеют, минерализуются, их площадь сокращается. Значительные колебания уровня приводят к существенным изменениям гидрохимического и гидробиологического режимов [5]. Эти циклы в полной мере характерны для крупнейшего озера Кулундинской равнины и Алтайского края – озера Кулундинское.

Столь серьезные изменения окружающей среды неизбежно сказываются на популяции артемии. Одним из основных путей приспособления популяции к изменению природных условий является морфологическая адаптация. Для оценки изменения их морфологических признаков целесообразно использовать морфометрический анализ [6].

Для артемии [7], также как и для большинства других живых организмов [8], характерны изменения морфометрических показателей под влиянием трансформации окружающей среды. Известно, что основным экологическим фактором, влияющим на популяцию артемии в оз. Кулундинское является величина минерализации воды [9]. Так, в 2017–2021 гг. в этом озере наблюдалось резкое изменение состава и структуры зоопланктона. Характерный для гипергалинных озер моновидовой артемиевый зоопланктон заместился на комплекс солоноватоводных и эвригалинных видов коловраток, кладоцер и копепод. Роль жаброногов в планктоне снизилась до минимальных значений. Эти изменения обусловлены снижением солёности воды озера на фоне увеличения его водности, они также отражаются на морфометрических характеристиках популяции артемии.

Вопросы влияния солёности на популяции рачка артемии изучали в разных регионах, начиная с работы Н.С. Гаевской [10]. Исследования, проведенные в Европе и США [11, 12], доказали, что изменение солёности воды влияет как на численность, так и на морфологию рачка. На территории России данный вопрос активно рассматривается по отношению популяций рачка гипергалинных водоемов Крыма [13], а также водоемов Западной Сибири, где приводилось сравнение популяции, выращенной в естественной и искусственной водных средах [14].

Цель данной работы: оценка влияния разных фаз водности на морфологические характеристики популяции рачка артемии в озере Кулундинское Алтайского края.

Материалы и методы

Кулундинское озеро расположено на юге Западной Сибири в области замкнутого стока Обь-Иртышского междуречья (52°95' с. ш., 79°50' в. д.). Площадь его акватории в разные годы и сезоны колеблется от 720 до 728 км², средняя глубина 2,6–3,0 м, максимальная глубина 3,5–4,0 м, озерная котловина характеризуется как округлая, немного вытянутая, протяженность около 35 км, берега пологие, местами с солонцово-солончаковыми комплексами. Озеро бессточное, в него впадают реки Кулунда и Суэтка.

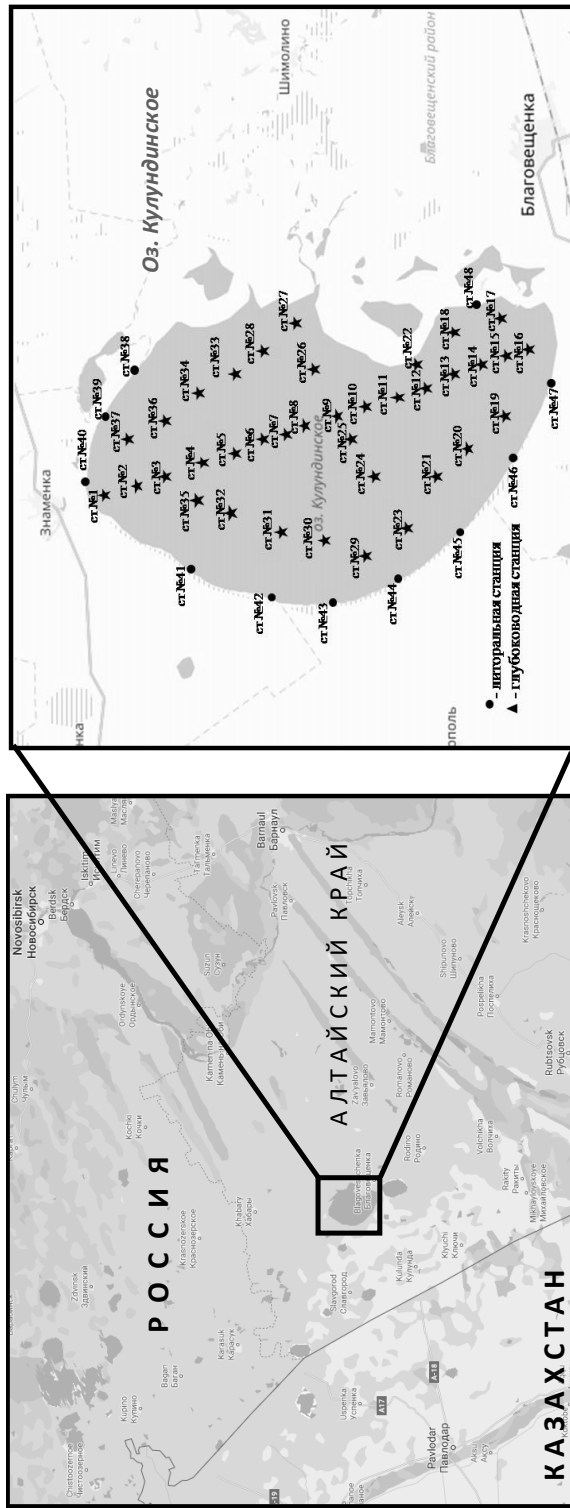


Рис. 1. Карта-схема расположения оз. Кулундинское и станий отбора проб (№ 1–48)
 [Fig. 1. Schematic map of the location of Lake Kulundinskoye and sampling stations (No. 1–48)]

Вода горько-соленая, величина минерализации меняется от 40 до 131 г/л [15]. По нашим данным, в период исследований средняя за вегетативный сезон минерализация воды в трансгрессивный период (высокой водности, 2017–2022 гг.) в озере колебалась от 73,9 до 97,3 г/л, а в регрессивный (малой водности, 2006–2013 гг.) – от 110,9 до 166,0 г/л. Гидрологические, гидрохимические и гидробиологические наблюдения Росгидромета на озере не проводятся.

Рачки собраны в рамках мониторинговых исследований зоопланктона в период с апреля по октябрь 2006–2013 гг. и 2017–2022 гг. на различных участках озера (см. рис. 1). Отбор планктонных проб проводили по стандартной методике [16] на постоянных станциях наблюдения. Пробы фиксировали 4% раствором формалина.

По данным ДНК-баркодинга [17], выполненного в отделе биотехнологий Алтайского государственного университета, популяция артемии из оз. Кулундинское относится к партеногенетической. Она имеет 99,4% соответствия с последовательностью генбанка (GenBank) № OM737934.1, которая обозначена как *A. parthenogenetica*. Следует отметить, что *A. parthenogenetica*, как правило, не рассматривается в качестве валидного вида, так обычно называют партеногенетические популяции артемии неясного таксономического положения [18].

Анализ рачков проводили по 12 пластическим признакам [19]: длина тела (*tl*), длина цефалоторакса (*cl*), длина абдомена (*al*), ширина абдомена (*aw*), ширина овисака (*ow*), длина овисака (*ol*), ширина головы (*hw*), расстояние между глазами (*de*), диаметр глаза (*ed*), длина первой антенны (*la*), длина правой и левой фуркальных ветвей (*fl-r*, *fl-l*). Для данного исследования использовали только особей женского пола. Мужские особи встречались редко и только в период трансгрессии, поэтому по ним данные в статью не включены. Всего проанализировано 602 особи рачка: 383 в трансгрессивную и 219 в регрессивную фазы водности.

Статистическую обработку материала проводили с помощью пакета прикладных программ Microsoft Excel-2013 и PAST-4. Поскольку ряд переменных не имели нормального распределения, то корреляцию признаков рассчитывали по ранговому коэффициенту Спирмена. Многомерный статистический анализ выполняли методом главных компонент (Principal Component & Classification Analysis – PCA) на основе ковариационной матрицы, так как размерность всех переменных одинаковая. Статистически значимые компоненты (95% вероятность) выявляли на графике осыпи (Scree plot) методом Broken Stick.

Результаты исследования

Анализ полученных выборок морфометрических характеристик изученной популяции артемии оз. Кулундинское на нормальность распределения методом Шапиро–Уилка показал, что статистически значимое нормальное распределение выявлено только для длины абдомена (*al*) в фазу регрессии (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Результаты проверки выборок морфометрических показателей на нормальность распределения и их сравнение в различные фазы водности
[Results of checking samples of morphometric indicators for normality of distribution and their comparison in different phases of water content]

Признаки [Characteristics]	Нормальность по критерию Шапиро–Уилка W [Normality according to the Shapiro-Wilk test W]		Отличия между выборками по критерию Краскела–Уоллиса H_c [Differences between samples according to the Kruskal-Wallis test H_c]
	Регрессия [Regression]	Трансгрессия [Transgression]	
<i>tl</i>	0,93 (0,03)	0,99 (< 0,01)	2,52 (0,11)
<i>cl</i>	0,95 (< 0,01)	0,99 (0,02)	1,35 (0,25)
<i>al</i>	0,99 (0,32)	0,99 (0,01)	0,41 (0,52)
<i>aw</i>	0,91 (< 0,01)	0,95 (< 0,01)	2,33 (0,13)
<i>ow</i>	0,983(0,01)	0,99 (< 0,01)	31,45 (< 0,01)
<i>ol</i>	0,97 (< 0,01)	0,99 (0,01)	28,76 (< 0,01)
<i>hw</i>	0,83 (< 0,01)	0,95 (< 0,01)	0,23 (0,63)
<i>de</i>	0,96 (< 0,01)	0,99 (< 0,01)	3,57 (0,06)
<i>ed</i>	0,88 (< 0,01)	0,84 (< 0,01)	112,70 (< 0,01)
<i>la</i>	0,88 (< 0,01)	0,98 (< 0,01)	22,66 (< 0,01)
<i>fl-l</i>	0,98 (< 0,01)	0,91 (< 0,01)	19,46 (< 0,01)
<i>fl-r</i>	0,98 (0,01)	0,92 (< 0,01)	22,08 (< 0,01)

Примечание. Жирным шрифтом выделены параметрические распределения и статистически значимые отличия, в скобках указан уровень значимости p .

[Note. Parametric distributions and statistically significant differences are highlighted in bold, the level of significance is indicated in parentheses, p .]

Для других признаков характерны би- и полимодальные распределения (в основном в трансгрессивную фазу водности, рис. 2), а также лево- и правосторонние асимметрии гистограмм распределения (в трансгрессивную и регрессивную фазы (рис. 3). Поэтому в дальнейшем для статистического анализа мы использовали только непараметрические критерии, а вместо среднего арифметического использовали медиану.

В период исследований морфометрический анализ проводился на разновозрастных особях жаброногого рачка артемии. Достоверных различий между показателями разных генераций не отмечено как в течение одного вегетационного сезона, так и смежных.

Сравнение размерных характеристик популяции артемии по критерию Краскела–Уоллиса в разные фазы водности оз. Кулундинское показало, что половина морфометрических признаков (*ow*, *ol*, *ed*, *la*, *fl-l*, *fl-r*) имела статистически значимые отличия (см. табл. 1). Одна пара признаков (*de*) очень близка к различию с 95% вероятностью. Таким образом, результаты этого статистического анализа свидетельствуют о существенных отличиях морфологических признаков популяций артемии в регрессивную и трансгрессивные фазы водности.

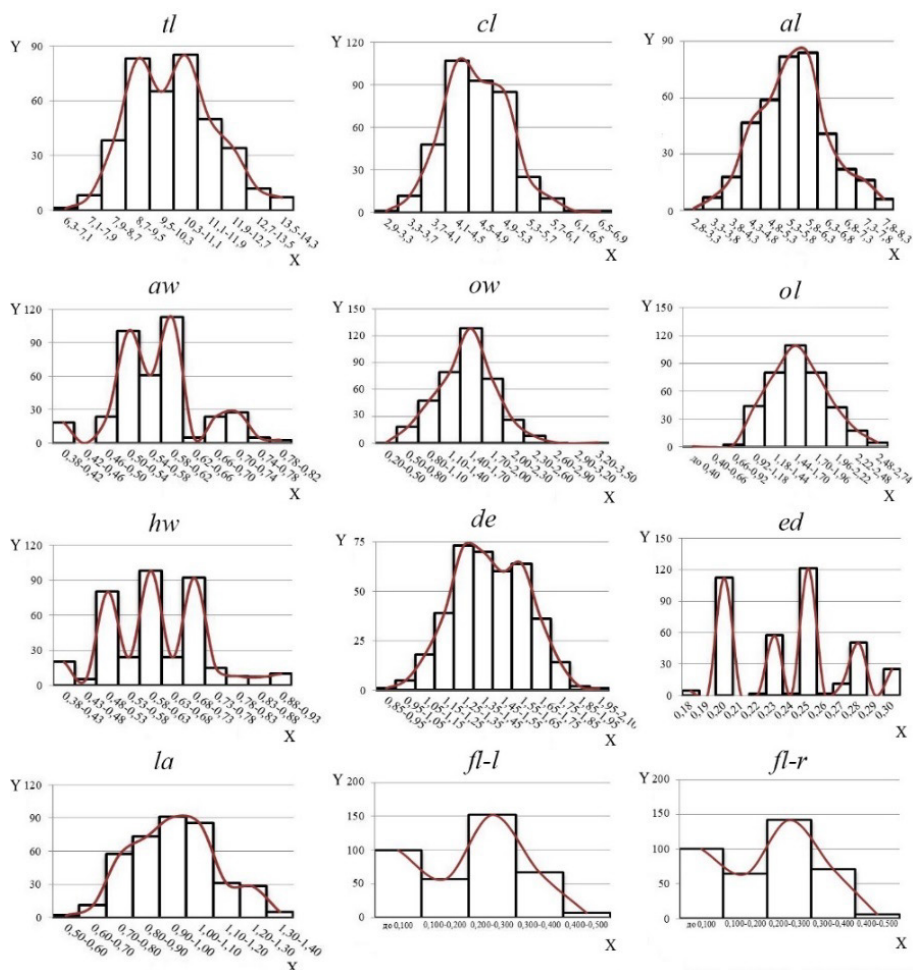


Рис. 2. Гистограммы частоты распределения половозрелых самок артемии по морфометрическим признакам в трангрессивную фазу водности: по оси абсцисс – значения признаков, мм; по оси ординат – частота, экз.
[Fig. 2. Histograms of the frequency of distribution of sexually mature female *Artemia* according to morphometric characteristics in the transgressive phase of water content: On the X-axis - characteristics value, mm; on the Y-axis - frequency, pcs]

Как видно из табл. 2, размерные характеристики артемии в разные фазы водности могут как повышаться, так и понижаться.

Рассмотрим морфометрические характеристики, изменения которых статистически значимы по критерию Краскела–Уоллиса. Средняя длина и ширина овисака увеличиваются в регрессивную фазу, что в основном обусловлено значительным повышением минимальных значений этих показателей (с 0,28 до 0,70 мм).

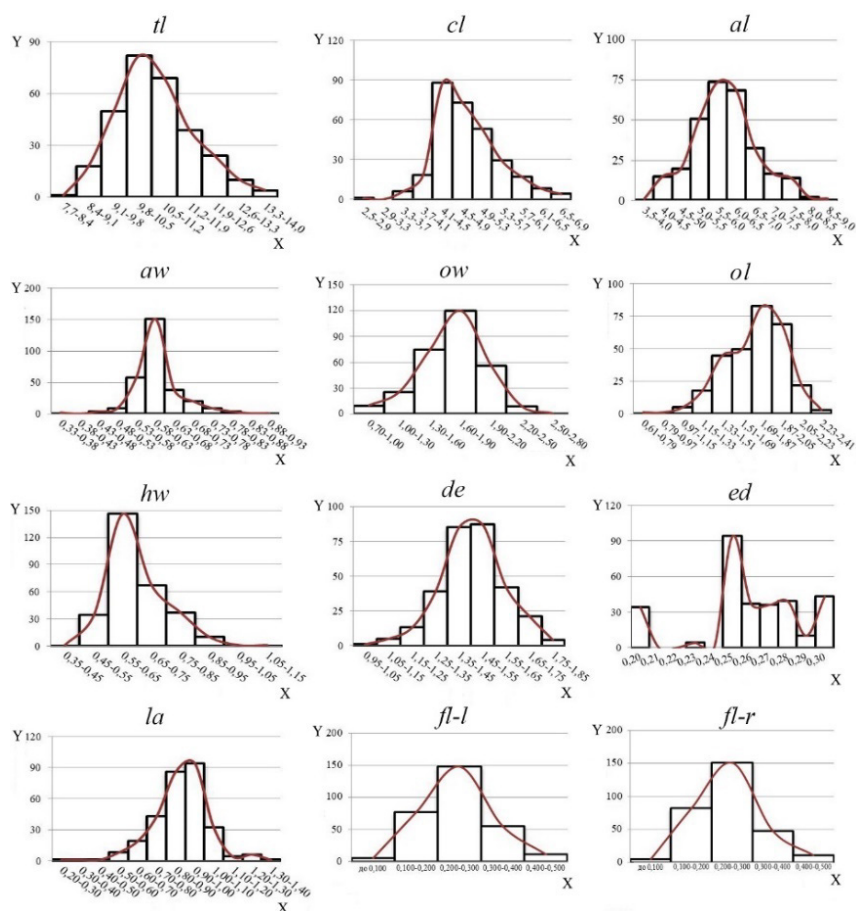


Рис. 3. Гистограммы частоты распределения половозрелых самок артемии по морфометрическим признакам в регрессивную фазу водности: по оси абсцисс – значения признаков, мм; по оси ординат – частота, экз.

[Fig. 3. Histograms of the frequency of distribution of sexually mature female *Artemia* according to morphometric characteristics in the regressive phase of water content: On the X-axis - characteristics value, mm; on the Y-axis - frequency, pcs]

Подобная ситуация наблюдается с диаметром глаза, но минимальные значения увеличились только на 0,02 мм. В то же время длина первой антенны уменьшилась на 0,05 мм в основном за счет понижения минимальных значений (в 2 раза). При этом медианы длины фуркальных ветвей остались без изменений, но значительно повысились минимальные значения (с 0,01–0,02 до 0,05 мм). Коэффициенты вариации всех признаков были больше в трансгрессивную фазу. Для коэффициентов асимметрии такой закономерности не отмечено.

Использование метода PCA позволило не только сократить размерность данных, но и выявить ведущие признаки, определяющие вариации других признаков, а также предположить количество и относительное влияние внешних факторов, контролирующих дисперсию изученных признаков.

Таблица 2 [Table 2]

Основные морфометрические признаки половозрелых самок артемии оз. Кулундинское для разных фаз водности
[Basic morphometric characteristics of sexually mature female *Artemia* of Lake Kulundinskoye for different phases of water content]

Признак [Characteristic]	Трансгрессивная фаза [Transgressive phase]				Регрессивная фаза [Regressive phase]			
	Медиана, мм [Median, mm]	Lim (min-max), мм [mm]	Cv	As	Медиана, мм [Median, mm]	Lim (min-max), мм [mm]	Cv	As
<i>tl</i>	10,00	6,70–14,20	14,33	0,02	10,20	8,10–13,80	9,49	-0,05
<i>cl</i>	4,50	3,00–7,00	13,60	-0,04	4,50	2,70–6,80	13,49	0,12
<i>al</i>	6,00	3,10–8,30	17,67	0,06	5,70	3,70–8,70	14,62	-0,03
<i>aw</i>	0,55	0,40–0,80	14,31	0,13	0,60	0,35–0,90	10,98	-0,53
<i>ow</i>	1,50	0,28–3,40	27,66	-0,12	1,65	0,70–2,60	19,92	0,06
<i>ol</i>	1,5	0,28–2,60	24,25	-0,04	1,60	0,70–2,30	16,17	-0,31
<i>hw</i>	0,60	0,40–0,93	17,95	0,11	0,60	0,40–1,10	15,98	0,14
<i>de</i>	1,40	0,90–2,00	13,68	0,12	1,45	1,00–1,80	8,73	-0,02
<i>ed</i>	0,25	0,18–0,30	14,70	-0,28	0,26	0,20–0,30	8,12	-0,16
<i>la</i>	0,90	0,50–1,40	17,09	0,13	0,85	0,25–1,35	14,58	-0,40
<i>fl-l</i>	0,23	0,01–0,50	55,18	-0,33	0,23	0,05–0,48	32,27	-0,11
<i>fl-r</i>	0,23	0,02–0,50	56,02	-0,35	0,23	0,05–0,48	32,49	-0,09

Примечание. Cv – коэффициент вариации, As – коэффициент асимметрии.

[Note. Cv - coefficient of variation, As - asymmetry coefficient.]

Как видно из табл. 3 главная компонента (РС) 1 в обе фазы водности объясняет подавляющую долю дисперсии переменных, но в фазу трансгрессии эта доля существенно больше. В период трансгрессии можно говорить практически об одном основном факторе, определяющем морфометрические характеристики артемии. Влияние остальных статистически значимых факторов незначительное. В фазу регрессии помимо значительного влияния РС 1 также ощутимое воздействие на признаки оказывает РС 2.

Наибольшая факторная нагрузка в обе фазы водности приходится на длину тела (*tl*), именно она в основном определяет изменения других размерных признаков артемии. Значительно ниже влияние на эти характеристики оказывает длина цефалоторакса (*cl*). Вклад ширины овисака (*ow*) более заметен в фазу трансгрессии, а *cl* – в период регрессии озер (табл. 3).

Корреляционный анализ исследованных признаков показал их большую связанность в фазу трансгрессии (табл. 4). Длина тела положительно и статистически значимо коррелировала с другими показателями ($r = 0,37-0,94$).

Таблица 3 [Table 3]

Факторные нагрузки и доля объяснённой дисперсии для трех статистически значимых главных компонент по всему перечню изученных в РСА признаков
[Factor loadings and the proportion of explained variance for three statistically significant principal components for the entire list of characteristics studied in PCA]

Признаки [Characteristics]	Трансгрессия [Transgression]			Регрессия [Regression]	
	PC 1	PC 2	PC 3	PC 1	PC 2
<i>tl</i>	0,79	0,06	-0,18	0,77	0,24
<i>cl</i>	0,27	0,67	-0,37	0,20	0,78
<i>al</i>	0,52	-0,59	0,19	0,58	-0,55
<i>aw</i>	0,02	0,02	0,04	0,02	0,01
<i>ow</i>	0,10	0,31	0,74	0,13	-0,10
<i>ol</i>	0,13	0,28	0,49	0,10	-0,09
<i>hw</i>	0,00	-0,02	-0,01	0,01	0,09
<i>de</i>	0,07	0,07	0,06	0,05	0,02
<i>ed</i>	0,01	0,02	0,01	0,00	0,01
<i>la</i>	0,05	0,06	0,05	0,03	0,02
<i>fl-l</i>	0,02	0,06	0,03	0,00	-0,05
<i>fl-r</i>	0,02	0,06	0,03	0,00	-0,05
% дисперсии [% dispersion]	86,73	6,08	4,59	68,09	23,88

Примечание. Жирным шрифтом выделены нагрузки > 0,6.
[Note. Loads > 0.6 are highlighted in bold]

Таблица 4 [Table 4]

Коэффициенты корреляции Спирмена морфометрических признаков артемии в фазу трансгрессии
[Spearman correlation coefficients of morphometric characteristics of *Artemia* during the transgression phase]

Показатели [Characteristics]	<i>tl</i>	<i>cl</i>	<i>al</i>	<i>aw</i>	<i>ow</i>	<i>ol</i>	<i>hw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>la</i>	<i>fl-l</i>
<i>cl</i>	0,82										
<i>al</i>	0,94	0,60									
<i>aw</i>	0,57	0,48	0,52								
<i>ow</i>	0,45	0,40	0,40	0,47							
<i>ol</i>	0,60	0,57	0,53	0,51	0,79						
<i>hw</i>	0,03	-0,05	0,04	0,02	-0,01	-0,02					
<i>de</i>	0,69	0,63	0,62	0,55	0,47	0,56	0,16				
<i>ed</i>	0,54	0,53	0,48	0,44	0,44	0,51	-0,19	0,59			
<i>la</i>	0,54	0,54	0,47	0,34	0,39	0,47	-0,20	0,55	0,58		
<i>fl-l</i>	0,37	0,41	0,30	0,33	0,31	0,35	-0,28	0,48	0,60	0,59	
<i>fl-r</i>	0,38	0,41	0,32	0,32	0,33	0,38	-0,30	0,49	0,60	0,60	0,96

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты – $p < 0,05$.
[Note. Statistically significant coefficients are highlighted in bold - $p < 0.05$.]

Таблица 5 [Table 5]

Коэффициенты корреляции Спирмена морфометрических признаков артемии в фазу регрессии
[Spearman correlation coefficients of morphometric characteristics of *Artemia* during the regression phase]

Показатели [Characteristics]	<i>tl</i>	<i>cl</i>	<i>al</i>	<i>aw</i>	<i>ow</i>	<i>ol</i>	<i>hw</i>	<i>de</i>	<i>ed</i>	<i>la</i>	<i>fl-l</i>
<i>cl</i>	0,61										
<i>al</i>	0,78	0,08									
<i>aw</i>	0,38	0,26	0,28								
<i>ow</i>	0,43	0,11	0,48	0,46							
<i>ol</i>	0,40	0,08	0,48	0,34	0,76						
<i>hw</i>	0,27	0,59	-0,11	0,28	0,06	0,03					
<i>de</i>	0,47	0,34	0,36	0,51	0,69	0,59	0,35				
<i>ed</i>	0,09	0,29	-0,11	0,42	0,38	0,40	0,41	0,50			
<i>la</i>	0,39	0,29	0,32	0,43	0,50	0,38	0,18	0,65	0,34		
<i>fl-l</i>	-0,11	-0,33	0,15	0,15	0,47	0,41	-0,24	0,27	0,25	0,17	
<i>fl-r</i>	-0,08	-0,30	0,16	0,17	0,48	0,43	-0,23	0,29	0,26	0,20	0,98

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты – $p < 0,05$.

[Note. Statistically significant coefficients are highlighted in bold - $p < 0,05$.]

Исключение составила ширина головы, коэффициенты корреляции которой с другими показателями незначимые или низкие ($r = 0,16-0,28$). При этом часть из них была отрицательной.

Иная ситуация наблюдалась в результатах корреляционного анализа показателей в фазу регрессии (см. табл. 5). Длина тела не имела статистически значимых корреляций с диаметром глаза и длинами фуркальных нитей, а коэффициенты корреляции длины тела с другими признаками – ниже ($r = 0,27-0,78$). Отсутствовали значимые коэффициенты некоторых других пар признаков. Например, длина цефалоторакса не коррелировала с размерами овисака и длиной абдомена. Таким образом, можно сделать вывод, что полученные корреляционные матрицы отличаются в разные фазы водности.

Обсуждение

Ранее было показано, что вариабельность биометрических параметров взрослых особей артемии, её цист и науплиусов в различных гипергалинных водоемах Кулундинской равнины достоверно зависит от физико-химических различий условий обитания изученных популяций [20, 21], прежде всего от уровня минерализации [22, 23]. Как видно из результатов настоящего исследования, подобные различия наблюдаются также внутри одной популяции в годы с разной водностью озера. Подобная значительная вариация морфометрических признаков отмечена в популяциях рачка артемии и ее цист в озерах Крыма [24, 25], Тюменской области [26] и Казахстана [27].

Кластерный анализ морфометрических характеристик артемии из озера Эбейты в разные годы (2002–2015) показал наличие двух неравнозначных кластеров [28]. Большой кластер объединил годы с минерализацией менее 200 г/л, меньший – с минерализацией более 200 г/л (кроме 2005 г.). По данным Е.Г. Бойко с соавт. [6], в уральских и западно-сибирских популяциях артемии с увеличением общей минерализации воды водоемов в маловодные годы все среднесезонные показатели рачков уменьшились, за исключением ширины абдомена. При этом изменчивость изученных признаков (C_v) наоборот повысилась. По нашим данным в оз. Кулундинское эти тенденции были противоположные, что, вероятно, обусловлено разным уровнем минерализации воды изученных водоемов. Таким образом, в оз. Кулундинское наиболее оптимальным периодом для развития артемии является фаза регрессии, поскольку оптимальный уровень минерализации для нее составляет 100–200 г/л [1].

Аналогичные данные были получены при изучении *A. salina* (Linnaeus, 1758) в различных озерах Туниса. В частности, выявлено, что физико-химические параметры вызывают различную степень вариации среди изученных популяций [29]. Коэффициент корреляции Пирсона показал высокие отрицательные значимые корреляции солёности с шириной 3-го брюшного сегмента, длиной фурки, числом щетинок на левой ветви фурки, числом щетинок на правой ветви фурки, шириной головы, диаметром сложных

глаз и максимальным расстоянием между ними. Кроме того, анализ главных компонент разделил различные изученные популяции на 2 группы в зависимости от солености воды.

Заключение

Проведенные исследования показали, что изменение водности оз. Кулундинское оказало существенное влияние на морфометрические характеристики партеногенетической популяции рачка *A. parthenogenetica*. Это влияние, по всей вероятности, обусловлено изменением комплекса физико-химических факторов водной среды в озере, в первую очередь, величиной минерализации воды. Отмечено, что реакция различных морфометрических характеристик на это изменение может сильно отличаться, но для всех изученных показателей выявлено увеличение их вариативности в трансгрессивную фазу водности.

Список источников

1. Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Бойко Е.Г. Артемия в озерах Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 2009. 304 с.
2. *Artemia* Biology / eds. R.A. Browne, P. Sorgeloos, C.N.A. Trotman. Boca Raton : CRC Press, 1991. 384 p.
3. Шнитников А.В. Внутривековые колебания уровня степных озер Западной Сибири и Северного Казахстана и их зависимость от климата // Тр. Лаб. озераведения АН СССР. 1950. Т. 1. 129 с.
4. Максимов А.А. Природные циклы: Повторяемость экологических процессов. Л. : Наука, 1989. 233 с.
5. Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь) / отв. ред. О.Ф. Васильев, Я. Вейн. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2015. 255 с.
6. Бойко Е.Г., Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И. Сравнительная морфометрическая характеристика рачков рода *Artemia* уральских и западно-сибирских популяций в годы с разной водностью // Агропродовольственная политика России. 2016. Т. 12, вып. 60. С. 63–70.
7. Naceur H.B., Jenhani A.B.R., Romdhane M.S. In situ study of adult *Artemia salina* morphometry and its relationship to the physicochemical water parameters in the saltwork of Sahline (Tunisia) // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2011. Vol. 40, № 4. PP. 44–51. doi: 10.2478/s13545-011-0040-5
8. Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев : Наук. думка, 1986. 424 с.
9. Веснина Л.В., Безматерных Д.М. Влияние факторов окружающей среды на динамику зоопланктона соленого озера Кулундинское (Западная Сибирь) // Экология. 2023. № 3. С. 235–242. doi: 10.31857/S0367059723030095
10. Гаевская Н.С. Изменчивость у *Artemia salina* // Тр. особой зоол. лаб. имп. АН. Сер. II, № 3. 1916. С. 1–45.
11. Amat F. Differentiation in *Artemia* strains from Spain // The brine shrimp *Artemia*. Vol. 1. Morphology, genetics, radiobiology, toxicology. Wetteren, 1980. PP. 19–39.
12. Barnes B.D., Wurtsbaugh W.A. The effects of salinity on plankton and benthic communities in the Great Salt Lake, Utah, USA: A microcosm experiment // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2015. Vol. 72, № 6. PP. 807–817. doi: 10.1139/cjfas-2014-0396
13. Shadrin N.V., Anufrieva E.V. Size polymorphism and fluctuating asymmetry of *Artemia* (Branchiopoda: Anostraca) populations from the Crimea // Journal of Siberian Federal University. Biology. 2017. Vol. 10, № 1. PP. 114–126.

14. Литвиненко Л.И., Бойко Е.Г. Морфологические исследования искусственно выращенных рачков артемии сибирских популяций // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 1. С. 11–22.
15. Соловов В.П., Подуровский М.А., Ясюченя Т.Л. Жаброног артемия и перспективы использования ресурсов. Барнаул : Алт. полиграф. комбинат, 2001. 144 с.
16. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб. : Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
17. Kress W., Erickson D. DNA barcodes: Methods and protocols // Methods in Molecular Biology. 2012. Vol. 858. PP. 3–8.
18. Asem A., Rastegar-Pouyani N., Rios-Escalante P.D.L. The genus *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Branchiopoda). I. True and false taxonomical descriptions // Lat. Am. J. Aquat. Res. 2010. Vol. 38, № 3. PP. 501–506. doi: 10.3856/vol38-issue3-fulltext-14
19. Gajardo G., Colihueque N., Parraguez M., Sorgeloos P. International study on *Artemia* LVIII. Morphologic differentiation and reproductive isolation of *Artemia* populations from South America // International Journal of Salt Lake Research. 1998. Vol. 7. PP. 133–151.
20. Веснина Л.В., Романова Н.С., Лассый М.В., Веснин Ю.А., Безматерных Д.М. Биологические характеристики ракообразных *Artemia* sp. из разнотипных гипергалинных водоемов Кулундинской равнины // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2024. № 1. С. 29–42. doi: 10.24143/2073-5529-2024-1-29-42
21. Артемия в гипергалинных водоемах России (география, биоразнообразие, экология, биология и практическое использование) : монография / под ред. Л.И. Литвиненко, М.А. Корентович, Е.Г. Бойко, А.И. Литвиненко, П.А. Зенкович. Тюмень : ГАУ Северного Зауралья, 2024. 372 с.
22. Abatzopoulos T.J., Amat F., Baxevas A.D., Belmonte G., Hontoria F., Maniatsi S., Moscatello S., Mura G., Shadrin N. Updating geographic distribution of *Artemia urmiana* Gunther, 1890 (Branchiopoda: Anostraca) in Europe // An Integrated and Interdisciplinary Approach Int. Rev. Hydrobiol. 2009. Vol. 94, № 5. PP. 560–579.
23. Triantaphyllidis G.V., Criel G.R.J., Abatzopoulos T.J., Sorgeloos P. International study on *Artemia* LIII. Morphological study of *Artemia* with emphasis to Old World strains. Bisexual populations // Hydrobiologia. 1997. Vol. 357. PP. 134–153.
24. Ануфриева Е.В., Шадрин Н.В. Жизнь в экстремальной среде. Животные в экосистемах гиперсоленых вод. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2023. 183 с.
25. Семик А.М., Саенко У.М., Замятина У.А. Изменчивость размеров цист артемии в заливе Сиваш // Материалы IX Всероссийской научной конференции. Симферополь, 2020. С. 115–121.
26. Разова Л.Ф. Оценка биологических и репродуктивных особенностей артемии сибирских популяций : дис. ... канд. биол. наук. Тюмень : Государственный аграрный университет Северного Зауралья, 2022. 172 с.
27. Шарапова Л.И., Шарипова О.А., Трошина Т.Т., Кенжебеков Б.К., Нуриева Ш.Б. Популяции артемии в современных условиях соляных озер юго-востока Казахстана // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. 2019. № 1. С. 72–82. doi: 10.24143/2073-5529-2019-1-72-82
28. Бойко Е.Г., Литвиненко Л.И., Воронцова П.И. Морфометрическая характеристика половозрелых самок артемии из озера Эбейты Омской области в разные вегетационные сезоны // АПК: инновационные технологии. 2022. Т. 2, вып. 57. С. 11–19. doi: 10.35524/2687-0436_2022_02_11
29. Naceur H.B., Jenhani A.B.R., Romdhane M.S. Impacts of salinity, temperature, and pH on the morphology of *Artemia salina* (Branchiopoda: Anostraca) from Tunisia // Zoological Studies. 2012. Vol. 51, № 4. PP. 453–462.

References

1. Litvinenko LI, Litvinenko AI, Boyko EG. *Artemiya v ozerakh Zapadnoy Sibiri* [*Artemia in the lakes of Western Siberia*]. Novosibirsk: Nauka; 2009. 304 p. In Russian
2. *Artemia* Biology. Browne RA, Sorgeloos P, Trotman CNA, editors. Boca Raton: CRC Press; 1991. 384 p.
3. Shnitnikov AV. Vnutrivenkovye kolebaniya urovnya stepnykh ozer Zapadnoy Sibiri i Severnogo Kazakhstana i ikh zavisimost' ot klimata [Intracentury fluctuations in the level of steppe lakes in Western Siberia and Northern Kazakhstan and their dependence on climate]. *Tr. Lab. ozerovedeniya AN SSSR*. 1950;1:1-129. In Russian
4. Maksimov AA. Prirodnye tsikly: Povtoryaemost' ekologicheskikh protsessov [Natural cycles: Repeatability of ecological processes]. Leningrad: Nauka; 1989. 233 p. In Russian
5. Obzor ekologicheskogo sostoyaniya ozera Chany (Zapadnaya Sibir') [Review of the ecological state of Lake Chany (Western Siberia)]. Vasil'ev OF, Veyn Ya, editors. Novosibirsk: Akademicheskoe izd-vo "Geo"; 2015. 255 p. In Russian
6. Boyko EG, Litvinenko LI, Litvinenko AI. Sravnitel'naya morfometricheskaya kharakteristika rachkov roda *Artemia* ural'skikh i zapadno-sibirskikh populyatsiy v gody s raznoy vodnost'yu [Comparative morphometric characteristics of crustaceans of the genus *Artemia* from the Ural and West Siberian populations in years with different water content]. *Agroprodovol'stvennaya politika Rossii*. 2016;12(60):63-70. In Russian
7. Naceur HB, Jenhani ABR, Romdhane MS. In situ study of adult *Artemia* salina morphometry and its relationship to the physicochemical water parameters in the saltwork of Sahline (Tunisia). *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2011;40(4):44-51. doi: 10.2478/s13545-011-0040-5
8. Aleev YuG. Ekomorfologiya [Ecomorphology]. Kiev: Naukova dumka; 1986. 424 p. In Russian
9. Vesnina LV, Bezmaternykh DM. Influence of environmental factors on the dynamics of zooplankton in Lake Kulunda (Western Siberia). *Russian Journal of Ecology*. 2023; 54(3):243-250. In Russian, English summary. doi: 10.1134/S1067413623030086
10. Gaevskaya NS. Izmenchivost' u *Artemia salina* [Variability in *Artemia salina*]. *Tr. osoboy zool. lab. Imp. AN*. 1916;2(3):1-45. In Russian
11. Amat F. Differentiation in *Artemia* strains from Spain. *The brine shrimp Artemia. Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology. Wetteren*. 1980;1:19-39.
12. Barnes BD, Wurtsbaugh WA. The effects of salinity on plankton and benthic communities in the Great Salt Lake, Utah, USA: A microcosm experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2015;72(6):807-817. doi: 10.1139/cjfas-2014-0396
13. Shadrin NV, Anufrieva EV. Size polymorphism and fluctuating asymmetry of *Artemia* (Branchiopoda: Anostraca) populations from the Crimea. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2017;10(1):114-126.
14. Litvinenko LI, Boyko EG. Morfologicheskie issledovaniya iskusstvenno vyrashchennykh rachkov artemii sibirskikh populyatsiy [Morphological studies of artificially grown of brine shrimp from Siberian populations]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2008;15(1): 11-22. In Russian
15. Solovov VP, Podurovskiy MA, Yasyuchenya TL. Zhabronog artemiya i perspektivy ispol'zovaniya resursov [Branchiopod *Artemia* and prospects for resource use]. Barnaul: Alt. poligraf. Kombinat; 2001. 144 p. In Russian
16. Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. SPb.: Gidrometeoizdat; 1992. 318 p. In Russian
17. Kress W, Erickson D. DNA barcodes: Methods and protocols. *Methods in Molecular Biology*. 2012;858:3-8.
18. Asem A, Rastegar-Pouyani N, Ríos-Escalante PDL. The genus *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Branchiopoda). I. True and false taxonomical descriptions. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 2010;38(3):501-506. doi: 10.3856/vol38-issue3-fulltext-14

19. Gajardo G, Colihueque N, Parraguez M, Sorgeloos P. International study on *Artemia* LVIII. Morphologic differentiation and reproductive isolation of *Artemia* populations from South America. *International Journal of Salt Lake Research*. 1998;7:133-151.
20. Vesnina LV, Romanova NS, Lassyy MV, Vesnin YuA, Bezmaternykh DM. Biologicheskie kharakteristiki rakoobraznykh *Artemia* sp. iz raznotipnykh gipergalinnnykh vodoemov Kulundinskoy ravniny [Biological characteristics of crustaceans *Artemia* sp. from different types of hyperhaline reservoirs of the Kulunda Plain]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo*. 2024;1: 29-42. In Russian. doi: 10.24143/2073-5529-2024-1-29-42
21. Artemiya v gipergalinnnykh vodoyemakh Rossii (geografiya, bioraznoobraziye, ekologiya, biologiya i prakticheskoye ispol'zovaniye): Monografiya [*Artemia* in hyperhaline reservoirs of Russia (geography, biodiversity, ecology, biology and practical use): monograph]. Litvinenko LI, Korentovich MA, Boyko YeG, Litvinenko AI, Zenkovich PA, editors. Tyumen': GAU Severnogo Zaural'ya Publ.; 2024. 372 p. In Russian
22. Abatzopoulos TJ, Amat F., Baxevanis AD, Belmonte G, Hontoria F, Maniatsi S, Moscatello S, Mura G, Shadrin N. Updating geographic distribution of *Artemia urmiana* Gunther, 1890 (Branchiopoda: Anostraca) in Europe. *An Integrated and Interdisciplinary Approach Int. Rev. Hydrobiol.* 2009;94(5):560-579.
23. Triantaphyllidis GV, Criel GRJ, Abatzopoulos TJ, Sorgeloos P. International study on *Artemia* LIII. Morphological study of *Artemia* with emphasis to Old World strains. Bisexual populations. *Hydrobiologia*. 1997;357:134-153.
24. Anufriyeva YeV, Shadrin NV. Zhizn' v ekstremal'noy srede. Zhivotnyye v ekosistemakh gipersolenykh vod [Life in an extreme environment. Animals in hypersaline water ecosystems]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK; 2023. 183 p. In Russian
25. Semik AM, Sayenko UM, Zamyatina UA. Izmenchivost' razmerov tsist artemii v zalive Sivash [Variability in the size of *Artemia* cysts in Sivash Bay]. Materialy IX Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii [Proc. of the IX All-Russian Scientific Conference]. Simferopol'; 2020. pp. 115-121. In Russian
26. Razova LF. *Otsenka biologicheskikh i reproduktivnykh osobennostey artemii sibirskikh populyatsiy* [Assessment of biological and reproductive characteristics of *Artemia* in Siberian populations] [CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Tyumen': Northern Trans-Ural State Agricultural University; 2022. 172 p. In Russian
27. Sharapova LI, Sharipova OA, Troshina TT, Kenzhebekov BK, Nuriyeva ShB. Populyatsii artemii v sovremennykh usloviyakh solyanykh ozer yugo-vostoka Kazakhstana [Populations of *Artemia* in modern conditions of salt lakes of south-east Kazakhstan]. *Vestnik AGTU. Ser. Rybnoye khozyaystvo*. 2019;1:72-82. In Russian. doi: 10.24143/2073-5529-2019-1-72-82
28. Boyko EG, Litvinenko LI, Vorontsova PI. Morfometricheskaya kharakteristika polovozrelykh samok artemii iz ozera Ebeyty Omskoy oblasti v raznye vegetatsionnye sezony [Morphometric characteristics of sexually mature female *Artemia* from Lake Ebeity, Omsk region in different growing seasons]. *APK: innovatsionnye tekhnologii*. 2022; 2(57):11-19. In Russian. doi: 10.35524/2687-0436_2022_02_11
29. Naceur HB, Jenhani ABR, Romdhane MS. Impacts of salinity, temperature, and pH on the morphology of *Artemia salina* (Branchiopoda: Anostraca) from Tunisia. *Zoological Studies*. 2012;51(4):453-462.

Информация об авторах:

Веснина Любовь Викторовна, д-р биол. наук, профессор, с. н. с. лаборатории водной экологии, Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (Барнаул, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1325-9030>

E-mail: artemia.vesnina@mail.ru

Безматерных Дмитрий Михайлович, д-р биол. наук, доцент, зам. директора по научной работе, Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (Барнаул, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7747-4939>

E-mail: bezmater@iwep.ru

Веснин Юрий Александрович, инженер лаборатории водной экологии, Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (Барнаул, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2792-8039>

E-mail: uav1978@mail.ru

Лассый Михаил Владимирович, лаборант лаборатории водной экологии, Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (Барнаул, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4042-5858>

E-mail: mihalassy@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Lyubov V. Vesnina, Dr. Sci. (Biol.), Professor, senior researcher of the Laboratory of Aquatic Ecology, Institute for Water and Environmental Problems SB RAS (Barnaul, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1325-9030>

E-mail: artemia.vesnina@mail.ru

Dmitry M. Bezmaternyh, Dr. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Deputy Director for Research, Institute for Water and Environmental Problems SB RAS (Barnaul, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7747-4939>

E-mail: bezmater@iwep.ru

Yuriy A. Vesnin, engineer of the Laboratory of Aquatic Ecology, Institute for Water and Environmental Problems SB RAS (Barnaul, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2792-8039>

E-mail: uav1978@mail.ru

Mikhail V. Lassyi, laboratory assistant of the Laboratory of Aquatic Ecology, Institute for Water and Environmental Problems SB RAS (Barnaul, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4042-5858>

E-mail: mihalassy@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 22.07.2024;
одобрена после рецензирования 01.11.2024; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 22.07.2024;
approved after reviewing 01.11.2024; accepted for publication 11.12.2025.*

Научная статья

УДК 595,422

doi: 10.17223/19988591/72/14

Эффективность методов борьбы с клещом *Varroa destructor* и некоторые перспективы селекции устойчивых к нему популяций медоносных пчел

Рустем Абузарович Ильясов¹, Алла Юрьевна Ильясова²,
Александр Викторович Королев³,
Дмитрий Викторович Богуславский⁴,
Венер Нуруллович Саттаров⁵

^{1, 2, 4} Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия

³ Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии –
МВА им. К.И. Скрябина, Москва, Россия

⁵ Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы,
Уфа, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0003-2445-4739>, apismell@hotmail.com

² <https://orcid.org/0000-0002-7505-6805>, ilyasova_ay@idbras.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-0072-7416>, 5274381@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-9601-640X>, boguslavsky@rambler.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-6331-4398>, wener5791@yandex.ru

Аннотация. Эктопаразитический клещ *Varroa destructor* представляет глобальную угрозу для медоносных пчел (*Apis mellifera*), вызывая варроатоз – заболевание, достигшее масштабов панзоотии. Клещ снижает рентабельность пчеловодства, вызывая массовую гибель семей, и выступает переносчиком вирусов, усугубляющих эпизоотическую ситуацию. В статье представлен сравнительный анализ эффективности химического (акарицид Бипин с действующим веществом амиртаз) и физического (термическая обработка 48°C в течение 15 мин) методов борьбы с *V. destructor* на пасеке в Ленинградской области (деревня Струнино, 2022 г.). В двух экспериментах оценивали количество осыпавшихся клещей и степень заклещеванности 10 пчелиных семей. В первом эксперименте применяли двукратную обработку Бипином с последующей термообработкой, во втором – термообработку с последующей двукратной обработкой Бипином. Результаты показали высокую эффективность Бипина при первичной обработке ($M = 1262,5$ осыпавшихся клещей, заклещеванность 5,48%), но с высокой вариабельностью ($CV = 1,66$). Термообработка была эффективна при первичном применении ($M = 479$ осыпавшихся клещей, заклещеванность 1,77%) и более стабильна ($CV = 0,76$). Статистически значимых различий между методами не выявлено ($p > 0,05$). Комбинированный подход с первичной обработкой Бипином и последующей термообработкой рекомендован для оптимального контроля за клещеванностью. Термообработка предпочтительна для органического пчеловодства из-за экологической безопасности. Отмечается необходимость мониторинга заклещеванности и селекции устойчивых к варроатозу пчел для успешного пчеловодства.

Ключевые слова: медоносная пчела, варроатоз, Бипин, термическая обработка, селекция пчел, устойчивость к клещу

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 24-16-00179.

Для цитирования: Ильясов Р.А., Ильясова А.Ю., Королев А.В., Богуславский Д.В., Саттаров В.Н. Эффективность методов борьбы с клещом *Varroa destructor* и некоторые перспективы селекции устойчивых к нему популяций медоносных пчел // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2025. № 72. С. 341–360. doi: 10.17223/19988591/72/14

Original article

doi: 10.17223/19988591/72/14

Effectiveness of *Varroa destructor* mite control methods and some prospects for breeding honey bee populations resistant to it

Rustem A. Ilyasov¹, Alla Y. Ilyasova², Alexander V. Korolev³,
Dmitry V. Boguslavsky⁴, Vener N. Sattarov⁵

^{1, 2, 4} Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russian Federation

³ Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology -
MBA named after K.I. Scriabin, Moscow, Russian Federation

⁵ Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla, Ufa, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0003-2445-4739>, apismell@hotmail.com

² <https://orcid.org/0000-0002-7505-6805>, ilyasova_ay@idbras.ru

³ <https://orcid.org/0000-0002-0072-7416>, 5274381@mail.ru

⁴ <https://orcid.org/0000-0001-9601-640X>, boguslavsky@rambler.ru

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-6331-4398>, wener5791@yandex.ru

Summary. To combat the mite *Varroa destructor*, identified by Anderson and Trueman (2000) as the most significant pathological threat to honey bees and the causative agent of the invasive disease varroaosis, various chemical, biological, and zootechnical control methods have been developed and proposed. However, no sufficiently effective protection methods currently exist against this mite. The widespread use of chemical control agents contributes to the accumulation of residual substances in bee products and becomes ineffective due to the development of acaricide resistance in mite populations. Additionally, chemical treatments reduce the selective pressure of natural selection, thereby hindering coevolutionary processes that establish stable parasite-host relationships. An alternative approach to reducing dependence on acaricides involves selectively increasing hereditary resistance or tolerance to the mite through breeding programs. Although this approach has achieved some success in practical breeding, it is labor-intensive and often depends on complex genetically determined behaviors that are difficult to phenotype. Research Objective: to conduct a comparative analysis of the effectiveness of physical (heat treatment) and chemical (acaricide "Bipin") methods for controlling *V. destructor*, considering their impact on the health of bee colonies and resistance to the mite. The study was conducted in the fall of 2022 at the apiaries of Denis Dmitriev and Alexander Moiseyev, located in the village of Strunino (59°30'03"N, 32°54'16"E) in Tikhvin district of Leningrad Oblast. For the physical method, worker bees were shaken from frames into a mesh container, weighed, and placed in a V.V. Yarankin thermal chamber (model YAV-79-09). Treatment involved exposure to hot air at 48°C for 15 min. After treatment, the bees were returned to their colonies, and the number of mites fallen to the bottom of the container was counted. For the chemical method, bees were treated with Bipin, con-

taining 12.5% amitraz, following the manufacturer's instructions. The working solution was applied along the hive "streets" at a rate of 10 ml per street. One week later, the number of mites fallen to the bottom of the hive was recorded. The degree of mite infestation, expressed as a percentage, was determined according to the guidelines for rapid diagnosis of varroaosis and assessment of mite infestation levels in apiary conditions, approved by the Main Veterinary Directorate of the Ministry of Agriculture of the USSR on January 16, 1984. In the first experiment, bee colonies were treated twice with Bipin (October 10 and 17, 2022) at weekly intervals. One week later (October 24, 2022), the same colonies underwent heat treatment. In the second experiment, the treatment order was reversed: colonies were first heat-treated, followed by two Bipin treatments. All counts and measurements were performed in triplicate. Chemical methods for controlling varroaosis using Bipin in the first experiment demonstrated high efficacy, particularly during the initial treatment ($M = 1262.50$ pcs, 5.48%), although there was considerable variability between colonies ($CV = 166\%$). Physical control methods employing heat treatment in the second experiment were also effective ($M = 479.00$ pcs, 1.77%) and exhibited greater consistency between colonies ($CV = 76\%$). Bipin treatment was more effective than heat treatment in the first experiment ($p < 0.05$), whereas heat treatment was more effective than Bipin in the second experiment ($p < 0.001$). However, the overall differences between Bipin and heat treatment were not statistically significant ($p > 0.05$), preventing a definitive conclusion regarding the superiority of either method. For practical application, a combined treatment approach is recommended: an initial Bipin treatment for rapid mite reduction, followed by heat treatment to maintain stable control of the residual mite population. For organic beekeeping, heat treatment alone is preferable, as it does not leave chemical residues. Effective varroaosis control in apiaries requires: initial treatment with Bipin for rapid mite infestation reduction; use of heat treatment as a primary or supplementary method for sustained control; monitoring mite infestation levels before and after treatments. When using Bipin, it is essential to adhere to recommended dosages (0.5 ml of 12.5% amitraz solution per 10 frames) and conduct treatments during periods of minimal bee activity (early spring or late autumn) to minimize stress. Compliance with regulations is necessary to reduce chemical residues in honey and wax. For heat treatment, equipment with precise temperature control (40–48°C) and exposure times (15–30 min) should be used. Treatments should be performed during the broodless period to maximize mite mortality while avoiding excessive heating to minimize adverse effects on adult bees and brood. Effective varroaosis management requires continuous monitoring and prevention, including regular diagnosis of mite infestation to determine optimal treatment timing, alternating chemical and physical methods to reduce the risk of mite resistance, and maintaining detailed treatment records. Additionally, efforts to develop *Varroa*-resistant honey bee populations exhibiting hygienic behavior through selective breeding are crucial. This approach will support sustainable beekeeping practices and contribute to preserving ecological balance and biodiversity.

The article contains 2 Tables, 47 References.

Keywords: honey bee, varroaosis, Bipin, heat treatment, bee selection, mite resistance

Fundings: the work was supported by the Russian Science Foundation grant 24-16-00179.

For citation: Ilyasov RA, Ilyasova AYU, Korolev AV, Boguslavsky DV, Sattarov VN. Effectiveness of *Varroa destructor* mite control methods and some prospects for breeding honey bee populations resistant to it. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;72:341–360. doi: 10.17223/19988591/72/14

Введение

Эктопаразитический клещ *Varroa destructor* (Anderson & Trueman, 2000), ранее ошибочно известный как *Varroa jacobsoni*, представляет собой одну из наиболее значимых угроз для медоносной (западной) пчелы (*Apis mellifera*) по всему миру, вызывая инвазионное заболевание – варроатоз [1, 2]. Это заболевание достигло мировых масштабов, охватив практически все регионы, где возможно обитание медоносных пчел, и представляет собой уникальный биологический процесс, связанный с адаптацией паразита к различным климатическим зонам [3]. Изначально этот вид клеща паразитировал на восковой (восточной) пчеле вида *Apis cerana*. С начала 1950-х годов, когда было установлено, что клещ паразитирует на новом для себя хозяине, он существенно повлиял на пчеловодческую отрасль, снижая её рентабельность и вызывая массовую гибель пчелиных семей [4, 5].

Морфологические и биологические особенности *V. destructor* обеспечивают его успешное паразитирование в пчелиной семье. Строение тела клеща позволяет ему быстро перемещаться по телу пчелы и прочно фиксироваться во время её полёта. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа обеспечивает питание гемолимфой и жировым телом как расплода, так и взрослых особей, не приводя, как правило, к их немедленной гибели [5–7]. Питание самок клеща на личинках в течение суток после запечатывания ячеек стимулирует их подготовку к яйцекладке, что способствует быстрому размножению паразита [8].

Основным источником заражения варроатозом являются уже инфицированные пчелиные семьи [9]. Распространение клеща происходит через залетающих рабочих пчел и трутней, перемещение рамок с расплодом, рои, пчелиные пакеты, маток, а также при контакте пчел на цветах [10]. Помимо прямого эктопаразитизма, *V. destructor* выступает переносчиком вирусов, включая острый паралич, мешотчатый расплод, нитевидный вирус и другие патогены, что усугубляет эпизоотическую ситуацию на пасеках [11–13]. Высокая клещевая и вирусная нагрузка сокращает продолжительность жизни пчел, что в конечном итоге приводит к гибели семей [14]. В последние десятилетия массовая гибель пчелиных семей, связанная с варроатозом, была зафиксирована в Европе, Северной Америке, Азии, а в России – с 2014–2015 гг. [9, 15].

В отсутствие клеща вирусы обычно существуют в пчелиной семье в латентной форме, но при высокой численности *V. destructor* они вызывают эпидемии, приводящие к гибели семьи в течение 2–3 лет [16]. В отличие от медоносной пчелы *A. mellifera*, восковая пчела (*Apis cerana*), являющаяся естественным хозяином клеща, не страдает от него благодаря длительной коэволюции, которая привела к формированию устойчивого равновесия паразит–хозяин [7, 17–20]. У медоносной пчелы *A. mellifera*, как нового хозяина, защитные механизмы выражены слабее, что приводит к экспоненциальному росту популяции клеща и гибели семьи [5, 7].

Для борьбы с варроатозом применяются акарициды, термическая обработка и зоотехнические методы, однако их эффективность ограничена из-за формирования устойчивости клещей к химическим препаратам и накоп-

ления остаточных веществ в продуктах пчеловодства [7, 10, 21–23]. Химические обработки также снижают давление естественного отбора, препятствуя процессам коэволюции, направленным на установление устойчивых отношений паразит–хозяин [24].

Альтернативой химическим методам является селекция пчел с повышенной наследственной устойчивостью или толерантностью к *V. destructor* [25, 26]. Исследования показывают, что такие признаки, как гигиеническое поведение (*Varroa Sensitive Hygiene*, VSH) и сокращённая продолжительность запечатывания ячеек, существенно снижают репродуктивный успех клеща [27, 28]. У восковой пчелы *A. cerana* и некоторых африканских подвидов медоносной пчелы *A. mellifera*, таких как *A. m. scutellata*, *A. m. intermissa*, *A. m. adansonii*, выявлены механизмы, ограничивающие рост популяции клеща, включая более короткий период запечатывания ячеек [29]. Дикие популяции пчел, например, во Франции, США и Южной Америке, показывают устойчивость к клещу и служат ценным генетическим ресурсом для селекции [30–32].

Молекулярно-генетические создают условия для геном-опосредованной селекции и разведения устойчивых линий пчел. Геномное секвенирование выявило гены, связанные с устойчивостью к *V. destructor*, включая *GMCOX18*, *Cyp18a11*, *Mblk-1*, *Phantom*, а также гены, регулирующие нейрогенез и поведение, такие как *Atlastin*, *Ataxin*, *AmNr1* и *Neurexin 1* [31, 33–41]. Анализ 44 000 однонуклеотидных замен (SNP) у *A. m. carnica* позволил выделить шесть однонуклеотидных замен (SNP), связанных с устойчивостью, и идентифицировать гены *AdoR*, *Cdk5alpha*, *Octbeta2R* и *Obp1* [42]. В 2020 г. был разработан чип высокой плотности с более чем 100 тыс. SNP для анализа хозяйственно-признаков, включая устойчивость к *V. destructor* [43]. Транскриптомные и протеомные исследования выявили 96 генов, коррелирующих с гигиеническим поведением, включая *Brn*, *Dscam* и *Syt*, которые участвуют в развитии нервной системы и обоняния [7, 44, 45].

Целью данного исследования является сравнительный анализ эффективности физических (термическая обработка) и химических (акарициды Бипин) методов борьбы с клещом *V. destructor* с учетом их влияния на здоровье пчелиных семей и устойчивость к клещу *Varroa*.

Материалы и методы

Объект исследования – клещ *Varroa destructor* (= *jacobsoni* auct.) Anderson et. Trueman, 2000). Работы проведены в осенний период 2022 г., на пасеках Дениса Дмитриева и Александра Моисеева, расположенных в деревне Струнино (59°30'03" с. ш., 32°54'16" в. д.) Тихвинского района Ленинградской области.

Для определения степени заклещёванности пчелиных семей применяли физические и химические методы. При физическом методе, рабочих пчел из рамок вытряхивали в сетчатый контейнер, взвешивали и помещали в термокамеру (термокамера В.В. Яранкина, модель ЯВ-79-09). Термообработка проводилась горячим воздухом при температуре 48°C в течение

15 мин. Затем пчел возвращали в семью и подсчитывали количество осыпавшихся клещей, упавших на дно контейнера. Все измерения проводились в трех повторностях.

При химическом методе пчел обрабатывали препаратом Бипин с действующим веществом амитраз 12,5% согласно инструкции. Рабочий раствор распределяли по улочкам в количестве 10 мл на улочку, а через неделю подсчитывали количество клещей, упавших на дно улья, которое предварительно отгораживали сеткой, для предотвращения выноса клещей из семьи. Степень поражения пчел клещами в процентах определяли по формуле: степень поражения = количество опавших клещей/количество пчел в пробе $\times 100\%$ (согласно методическим указаниям по экспресс-диагностике варроатоза и определению степени поражения пчелиных семей клещами варроа в условиях пасеки, утвержденных Главным управлением ветеринарии Министерства сельского хозяйства СССР 16 января 1984 г.). Количество пчел определяли, умножая вес пчел на их количество в 1 кг, в среднем считая около 10 тыс. пчел на 1 кг.

В первом эксперименте, проведенном в осенний период, 10 пчелиных семей обрабатывали против клеща препаратом Бипин двукратно (10 и 17 октября 2022 г.) с недельным интервалом. Через неделю (24 октября 2022 г.) эти же семьи обрабатывали в термокамере, согласно инструкции. Все подсчеты и измерения проводились в трех повторностях. Во втором эксперименте, проведенном в осенний период, обработку 10 семей пчел против клеща проводили в обратном порядке: сначала пчелы подвергались термообработке, а затем двукратной обработке препаратом Бипин. Все подсчеты и измерения проводились в трех повторностях.

Статистические показатели, такие как среднее значение (M), стандартное отклонение (SD), коэффициент вариации (CV), коэффициент корреляции (r), F-критерий Фишера (ANOVA) и t-критерий Стьюдента, были рассчитаны в программах MS Excel 2016 и Statistica v. 8.

Результаты исследования и обсуждение

Эффективный контроль *V. destructor* требует применения различных методов, включая химические и физические подходы. В данном анализе рассматриваются результаты двух экспериментов, представленных в табл. 1 и 2, для оценки эффективности химических методов (обработка Бипином) и физического метода (термообработка) в борьбе с варроатозом. Сравнение проводится на основе количества осыпавшихся клещей (шт.) и процента заклещеванности (%) с акцентом на достоверность результатов и статистическую значимость различий.

Первый эксперимент (табл. 1) был направлен на оценку эффективности химических методов борьбы с варроатозом, где первая обработка пчел была выполнена химическим агентом Бипин (амитраз, контактный акарицид). Первый эксперимент включал три последовательные обработки: (1) 1-я обработка Бипином: первичное применение акарицида для уничтожения активных клещей; (2) 2-я обработка Бипином: повторное применение для контроля остаточной популяции клещей; (3) термообработка: физический

метод температурной обработки пчел, применяемый после химических обработок, для выявления оставшихся клещей (табл. 1).

Коэффициент корреляции в первом эксперименте $r = 0,12$ ($p > 0,05$) указывает на слабую и незначимую связь между силой семьи и процентом заклещеванности (табл. 1). F-критерий Фишера $F = 12,67$ ($p < 0,001$) подтверждает значимые различия между обработками пчел Бипином и термообработкой. t-критерий Стьюдента между обработками пчел Бипином и термообработкой $t = 2,16$ ($p < 0,05$) указывает на значимое превосходство Бипина (1-я + 2-я обработки) над термообработкой по количеству осыпавшихся клещей. Основной вклад вносит 1-я обработка ($M = 1262,5$ шт. осыпавшихся клещей), что подтверждает высокую эффективность амитраза в условиях варроатоза. Высокий уровень коэффициента вариабельности $CV = 1,92$ для Бипина указывает на нестабильность результатов, особенно в семьях с экстремальной заклещеванностью (табл. 1).

1-я обработка Бипином в первом эксперименте оказалась наиболее эффективной, вызывая осыпание в среднем $M = 1262,5$ клещей (5,48%), что составляет основную долю (84,78% всех клещей) общего количества клещей (1489,1 шт. осыпавшихся клещей). Это связано с механизмом действия амитраза, который эффективно воздействует на активных клещей, находящихся на поверхности пчел (табл. 1).

Высокая вариабельность $CV = 1,66$ обусловлена значительными различиями между семьями, особенно в семье пчел номер 1 (4806 осыпавшихся клещей, 19,62%) и семье пчел номер 82 (5799 осыпавшихся клещей, 29%). 2-я обработка Бипином менее эффективна (11,37% всех клещей) ($M = 169,3$ шт., 0,7%), что может указывать на сокращение популяции клещей после первой обработки семей пчел. Однако в некоторых семьях пчел, например в семье номер 82 (800 осыпавшихся клещей, 4,00%), вторая обработка Бипином все еще выявляет значительное количество клещей. Термообработка показывает минимальную эффективность (3,85% всех клещей, $M = 57,3$ шт., 0,19%), что, вероятно, связано с ее применением после двух химических обработок, когда большинство клещей (96,15% всех клещей) уже было уничтожено. Высокая вариабельность при обработке Бипином ($CV = 1,68$) отражает неоднородность силы и начальной заклещеванности семей, что подтверждается выбросами в семьях пчел номер 1 и номер 82. Различия между общим количеством клещей и процентом заклещеванности в первом эксперименте статистически незначимы ($p > 0,05$) (табл. 1).

Второй эксперимент (табл. 2) начинается с физических методов борьбы с варроатозом, где термообработка была основной процедурой, а обработки Бипином использовались как дополнительный контроль оставшихся клещей. Последовательность применения методов против варроатоза во втором эксперименте была следующей: (1) термообработка: первичное воздействие высокой температуры для уничтожения клещей; (2) 1-я обработка Бипином: химическая обработка для оценки остаточной заклещеванности; (3) 2-я обработка Бипином: повторное применение для контроля остаточной популяции клещей (табл. 2).

Таблица 1 [Table 1]

Результаты первого эксперимента по оценке эффективности химических методов борьбы с варроатозом
[Results of the first experiment on assessing the effectiveness of chemical methods in combating varroosis]

Семья [Colony]	Сила семей, кг ± SD [Family strength, kg ± SD]	Количество осыпавшихся клещей, шт. ± SD (средняя оценка заселёванности, % ± SD) [Number of fallen mites, pcs. ± SD (average mite infestation value, % ± SD)]				
		Химические методы борьбы [Chemical control methods]		Физические методы борьбы [Physical methods of struggle]		Общее количество клещей [Total number of ticks]
		1-я обработка Бипином [1st treatment with Bipiin]	2-я обработка Бипином [2nd treatment with Bipiin]	Термообработка [Heat treatment]		
1	2,45 ± 0,02	4806 ± 3 (19,62 ± 0,03)	130 ± 1 (0,53 ± 0,01)	112 ± 1 (0,46 ± 0,01)		5048 ± 5 (20,61 ± 0,05)
7	3,40 ± 0,03	120 ± 1 (0,35 ± 0,01)	9 ± 0 (0,03 ± 0,00)	11 ± 1 (0,03 ± 0,01)		140 ± 2 (0,41 ± 0,02)
12	2,90 ± 0,03	42 ± 1 (0,14 ± 0,01)	14 ± 1 (0,05 ± 0,01)	8 ± 1 (0,03 ± 0,01)		64 ± 3 (0,22 ± 0,03)
14	2,55 ± 0,02	125 ± 1 (0,49 ± 0,01)	171 ± 2 (0,67 ± 0,02)	50 ± 1 (0,19 ± 0,01)		346 ± 4 (1,35 ± 0,04)
15	2,00 ± 0,02	46 ± 1 (0,23 ± 0,01)	2 ± 0 (0,01 ± 0,00)	3 ± 1 (0,02 ± 0,01)		51 ± 2 (0,26 ± 0,02)
23	2,90 ± 0,03	454 ± 1 (1,57 ± 0,01)	21 ± 1 (0,07 ± 0,01)	32 ± 1 (0,11 ± 0,01)		507 ± 3 (1,75 ± 0,03)
44	3,65 ± 0,04	1030 ± 2 (2,82 ± 0,02)	452 ± 1 (1,24 ± 0,01)	282 ± 1 (0,77 ± 0,01)		1764 ± 4 (4,83 ± 0,04)
61	1,75 ± 0,01	35 ± 1 (0,20 ± 0,01)	3 ± 0 (0,02 ± 0,00)	3 ± 0 (0,02 ± 0,00)		41 ± 1 (0,24 ± 0,01)
82	2,00 ± 0,03	5799 ± 4 (29,00 ± 0,04)	800 ± 3 (4,00 ± 0,03)	40 ± 1 (0,20 ± 0,01)		6639 ± 8 (33,20 ± 0,08)
90	2,80 ± 0,01	168 ± 1 (0,60 ± 0,01)	91 ± 1 (0,33 ± 0,01)	32 ± 1 (0,11 ± 0,01)		291 ± 3 (1,04 ± 0,03)
Среднее (M) [Mean (M)]		1262,50 (5,48)	169,30 (0,70)	57,30 (0,19)		1489,10 (6,39)
Стандартное отклонение (SD) [Standard deviation (SD)]		2090,47 (9,09)	249,93 (1,23)	80,95 (0,23)		2506,41 (11,30)
Коэффициент вариации (CV) [Coefficient of variation (CV)]		1,66 (1,66)	1,48 (1,19)	1,41 (1,19)		1,68 (1,77)

Коэффициент корреляции (<i>r</i>) [Correlation coefficient (<i>r</i>)]	0,12 (<i>p</i> > 0,05)
F-критерий Фишера (<i>F'</i>) [F-test (<i>F'</i>)]	12,67 (<i>α</i> < 0,001)
t-критерий Стьюдента (<i>t</i>) между Бипином и термообработкой [t-test (<i>t</i>) between bipin and heat treatment]	2,16 (<i>p</i> < 0,05)

Таблица 2 [Table 2]

Результаты второго эксперимента по оценке эффективности физических методов борьбы с варроатозом
[Results of the second experiment on assessing the effectiveness of physical methods in combating varroosis]

Семья [Colony]	Сила семей, кг ± SD [Family strength, kg ± SD]	Количество осыпавшихся клещей, шт. ± SD (средняя оценка заклещеванности, % ± SD) [Number of fallen mites, pcs. ± SD (average mite infestation value, % ± SD)]			
		Физические методы борьбы [Physical methods of struggle]		Химические методы борьбы [Chemical control methods]	
		Термообработка [Heat treatment]	1-я обработка Бипином [1st treatment with Bipin]	2-я обработка Бипином [2nd treatment with Bipin]	Общее количество клещей [Total number of ticks]
5	1,90 ± 0,02	72 ± 1 (0,38 ± 0,01)	8 ± 1 (0,04 ± 0,01)	0 ± 0 (0,00 ± 0,00)	80 ± 2 (0,42 ± 0,02)
9	2,20 ± 0,01	52 ± 1 (0,24 ± 0,01)	0 ± 0 (0,00 ± 0,00)	0 ± 0 (0,00 ± 0,00)	52 ± 1 (0,24 ± 0,01)
10	2,20 ± 0,03	300 ± 3 (1,36 ± 0,03)	0 ± 0 (0,00 ± 0,00)	0 ± 0 (0,00 ± 0,00)	300 ± 3 (1,36 ± 0,03)
16	2,90 ± 0,03	526 ± 1 (1,81 ± 0,01)	3 ± 1 (0,01 ± 0,01)	2 ± 0 (0,01 ± 0,00)	531 ± 2 (1,83 ± 0,02)

27	2,20 ± 0,01	906 ± 2 (4,12 ± 0,02)	9 ± 1 (0,04 ± 0,01)	1 ± 0 (0,00 ± 0,00)	916 ± 3 (4,16 ± 0,03)
32	3,10 ± 0,02	1120 ± 3 (3,61 ± 0,03)	10 ± 1 (0,03 ± 0,01)	9 ± 1 (0,03 ± 0,01)	1139 ± 5 (3,67 ± 0,05)
41	3,30 ± 0,03	730 ± 2 (2,21 ± 0,02)	41 ± 1 (0,12 ± 0,01)	7 ± 0 (0,02 ± 0,00)	778 ± 3 (2,36 ± 0,03)
77	2,60 ± 0,02	247 ± 2 (0,95 ± 0,02)	22 ± 1 (0,08 ± 0,01)	2 ± 0 (0,01 ± 0,00)	271 ± 3 (1,04 ± 0,03)
92	2,90 ± 0,02	210 ± 2 (0,72 ± 0,02)	6 ± 1 (0,02 ± 0,01)	3 ± 0 (0,01 ± 0,00)	219 ± 3 (0,75 ± 0,03)
105	2,70 ± 0,02	627 ± 2 (2,32 ± 0,02)	30 ± 1 (0,11 ± 0,01)	2 ± 0 (0,01 ± 0,00)	659 ± 3 (2,44 ± 0,03)
Среднее (<i>M</i>) [Mean (<i>M</i>)]		479,00 (1,77)	12,90 (0,05)	2,60 (0,01)	494,50 (1,83)
Стандартное отклонение (<i>SD</i>) [Standard deviation (<i>SD</i>)]		362,97 (1,34)	13,69 (0,04)	3,06 (0,01)	370,93 (1,32)
Коэффициент вариации (<i>CV</i>) [Coefficient of variation (<i>CV</i>)]		0,76 (0,76)	1,06 (0,98)	1,18 (1,09)	0,75 (0,72)
Коэффициент корреляции (<i>r</i>) [Correlation coefficient (<i>r</i>)]		0,35 (<i>p</i> > 0,05)			
F-критерий Фишера (<i>F</i>) [F-test (<i>F</i>)]		16,84 (<i>α</i> < 0,001)			
t-критерий Стьюдента (<i>t</i>) между Бипином и термообработкой [t-test (<i>t</i>) between Bipin and heat treatment]		4,11 (<i>p</i> < 0,001)			

Коэффициент корреляции во втором эксперименте $r=0,35$ ($p>0,05$) указывает на слабую и незначимую связь между силой семьи и процентом заклещеванности (см. табл. 2). F-критерий Фишера $F=16,84$ ($p<0,001$) подтверждает значимые различия между обработками пчел Бипином и термообработкой. t-критерий Стьюдента между обработками пчел Бипином и термообработкой $t=4,11$ ($p<0,001$) указывает на значимое превосходство термообработки над обработкой Бипином (1-я + 2-я обработки) во втором эксперименте. Это связано с первичным применением термообработки, которая уничтожает большую часть клещей, оставляя минимальную популяцию для последующих химических обработок (см. табл. 2).

Термообработка оказалась наиболее эффективной при борьбе с варроатозом во втором эксперименте, вызывая осыпание в среднем 479 клещей (1,77%), что составляет почти все общее количество (96,87% всех клещей) клещей (494,5 шт. осыпавшихся клещей). Это связано с тем, что высокая температура (обычно 40–48°C) нарушает жизненный цикл клещей, вызывая их гибель или осыпание (см. табл. 2).

Меньшая вариабельность ($CV=0,76$) при термообработке указывает на более стабильные результаты по сравнению с первым экспериментом и указывает на однородность силы и начальной заклещеванности семей.

Последующие 1-я и 2-я обработки Бипином показали минимальную эффективность (3,13% всех клещей) ($M=12,90$ и 2,60 шт. осыпавшихся клещей; 0,05% и 0,01% соответственно), что, вероятно, связано с первоначальным применением термообработки, которая уничтожила большую часть клещей (96,87% всех клещей). Семья пчел 27 (906 клещей, 4,12%) и семья пчел 32 (1120 клещей, 3,61%) показали наибольшую эффективность термообработки при варроатозе, что может быть связано с высокой начальной заклещеванностью. Различия между общим количеством клещей и процентом заклещеванности во втором эксперименте статистически незначимы ($p>0,05$) (см. табл. 2).

Сравнение эффективности первичной обработки пчел Бипином в первом эксперименте (см. табл. 1) ($M=1262,5$ шт., 5,48%) с эффективностью первичной термообработки пчел во втором эксперименте (см. табл. 2) ($M=479$ шт., 1,77%) не выявило статистически значимых различий как по числу осыпавшихся клещей ($t=0,72$, $p>0,05$), так и по проценту заклещеванности ($t=0,89$, $p>0,05$). Это может быть связано с высокой вариабельностью данных ($CV=1,92$ для обработки Бипином; $CV=0,76$ для термообработки), которая снижает статистическую мощность теста. Сравнение общего количества осыпавшихся клещей в первом эксперименте $M=1489,1$ шт., 6,39% (см. табл. 1) и втором эксперименте $M=494,5$ шт., 1,83% (см. табл. 2) не показало статистически значимых различий как по числу осыпавшихся клещей ($t=0,72$, $p>0,05$), так и по проценту заклещеванности ($t=1,27$, $p>0,05$).

Эффективность методов борьбы с варроатозом (физических и химических) зависит от того, на какую фазу жизни клещей они воздействуют. Жизненный цикл клеща включает форетическую фазу (фаза питания и расселения на пчелах) и репродуктивную фазу (фаза размножения на расплоде).

Бипин наиболее эффективен против клещей в форетической фазе на поверхности пчел, но плохо воздействует на клещей в репродуктивной фазе на запечатанном расплоде, что объясняет необходимость повторной обработки через 7–10 дней, когда новые клещи выходят из запечатанного расплода. Преимущества Бипина включают высокую эффективность при первой обработке, особенно в семьях с высокой заклещеванностью. Однако его использование связано с риском развития резистентности клещей к амитразу, а также потенциальным негативным воздействием на пчел, например, стресс или токсичность. Высокая вариабельность результатов требует тщательного контроля дозировки и условий применения Бипина. Амитраз, действующее вещество Бипина, может вызывать стресс у пчел, особенно при многократном применении. Остатки амитраза в воске и меде представляют потенциальный риск для качества продукции пчеловодства. Кроме того, неправильное применение, например превышение дозировки, может привести к гибели пчел. Длительное использование Бипина может способствовать развитию резистентности у клещей *V. destructor*, что уже наблюдается в некоторых регионах России. Обработка пчел при варроатозе Бипином более эффективна в условиях высокой заклещеванности по сравнению с термообработкой и подходит для интенсивного пчеловодства, где требуется быстрое снижение популяции клещей.

Метод термообработки пчел от варроатоза экологически безопасен, не вызывает резистентности и показывает достаточно стабильные результаты ($CV=0,76$). Однако он требует специализированного оборудования и может быть стрессовым для пчел, особенно при неправильной настройке температуры. Эффективность термообработки выше, когда она применяется первой, что делает её подходящей для начального контроля заклещеванности. Высокая температура (40–48°C в течение 15 мин) воздействует на клещей как на пчелах, так и частично в расплоде, в зависимости от глубины проникновения тепла. Это делает термообработку более универсальным методом борьбы с варроатозом, но её эффективность зависит от точной настройки температуры и длительности воздействия. Высокая температура может быть стрессовой для пчел и расплода, особенно если температура превышает допустимые пределы (48°C в течение 15 мин). Однако при правильной настройке термообработка очень эффективна при варроатозе, не оставляет химических остатков в продуктах пчеловодства и считается более безопасной для окружающей среды. Термообработка не вносит химических веществ в улей, что делает её предпочтительной для органического пчеловодства. Термообработка эффективна и стабильна при первичном применении при варроатозе. Подходит для экологически ориентированного пчеловодства и может быть использована в качестве основного метода борьбы с варроатозом в семьях со средней или низкой заклещеванностью. Термообработка, как физический метод, исключает риски химического загрязнения, что делает её более устойчивым решением в долгосрочной перспективе.

Несмотря на высокую эффективность термической обработки от варроатоза, небольшое количество клещей выживало. Последующая однократ-

ная обработка Бипином приводила к дополнительной гибели клещей (3,13% всех клещей), что указывает на необходимость комплексного подхода в борьбе с варроатозом, особенно для сильных семей. Для достижения максимальной эффективности рекомендуется комбинировать термическую и химическую обработки, учитывая при этом рекомендации по разделению сильных пчелиных семей и возможность присутствия клещей на сотах. Необходимо комбинировать обработки от варроатоза следующим образом: (1) первичная обработка Бипином; использовать 1-ю обработку Бипином для быстрого уничтожения клещей в форетической фазе, особенно в семьях с высокой заклещеванностью; (2) последующая термообработка; применять термообработку через 7–10 дней для уничтожения клещей, выходящих из расплода, и повышения стабильности результатов; (3) контрольная обработка Бипином. Вторая обработка Бипином может быть использована для дополнительного контроля остаточной популяции клещей. Такой подход обеспечивает надежное снижение численности *V. destructor* и минимизирует его негативное влияние на пчелиные семьи.

Заключение

Химические методы с применением Бипина эффективны при первичной обработке ($M=1262,5$ шт., 5,48%, $CV=166\%$), но имеют высокую вариабельность между семьями. Физические методы с термообработкой также эффективны ($M=479$ шт., 1,77%, $CV=76\%$), но более стабильны между семьями. Однако различия между обработкой Бипином и термообработкой не являются значимыми ($p > 0,05$), что не позволяет однозначно определить превосходство какого-либо одного метода при борьбе с варроатозом.

Рекомендуется комбинированный подход: первичная обработка Бипином для быстрого снижения заклещеванности и термообработка для стабильного контроля. В органическом пчеловодстве предпочтительна только термообработка. Для результативной борьбы с варроатозом необходим постоянный мониторинг и профилактика семей, регулярная диагностика заклещеванности (например, с помощью липких ловушек или спиртового смыва) для определения необходимости обработок. Чередовать химические и физические методы для снижения риска развития резистентности клещей к амитразу. Вести записи о результатах обработок для анализа эффективности и оптимизации применяемых методов. Также необходимо проводить селекционно-племенные работы над созданием устойчивых к клещу линий и популяций медоносных пчел с гигиеническим поведением, что будет способствовать развитию устойчивого пчеловодства и сохранению экологического баланса и биоразнообразия.

Список источников

1. Van Engelsdorp D., Underwood R.M., Cox-Foster D.L. Short-term fumigation of honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies with formic and acetic acids for the control of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae) // Journal of Economic Entomology. 2008. Vol. 101, № 2. PP. 256–264. doi: 10.1093/jee/101.2.256

2. Dietemann V., Pflugfelder J., Anderson D., Charrière J.D., Chejanovsky N., Dainat B., de Miranda J., Delaplane K., Dillier F., Fuch S., et al. *Varroa destructor*: research avenues towards sustainable control // Journal of Apicultural Research. 2012. Vol. 51, № 1. PP. 125–132. doi: 10.3896/IBRA.1.51.1.15
3. Le Conte Y., Ellis M., Ritter W. *Varroa* mites and honey bee health: can *Varroa* explain part of the colony losses? // Apidologie. 2010. № 41. PP. 353–363. doi: 10.1051/apido/2010017
4. Carreck N., Neumann P. Honey bee colony losses // Journal of Apicultural Research. 2010. Vol. 49, № 1. PP. 1–6. doi: 10.3896/IBRA.1.49.1.01
5. De la Mora A., Goodwin P.H., Morfin N., Petukhova T., Guzman-Novoa E. Diversity of potential resistance mechanisms in honey bees (*Apis mellifera*) selected for low population growth of the parasitic mite, *Varroa destructor* // Insects. 2025. Vol. 16, № 4. 385. doi: 10.3390/insects16040385
6. Ramsey S.D., Ochoa R., Bauchan G., Gulbranson C., Mowery J.D., Cohen A., Lim D., Joklik J., Cicero J.M., Ellis J.D. et al. *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2019. Vol. 116, № 5. PP. 1792–1801. doi: 10.1073/pnas.1818371116
7. Mondet F., Beaufort A., McAfee A., Locke B., Alaux C., Blanchard S., Danka B., Le Conte Y. Honey bee survival mechanisms against the parasite *Varroa destructor*: a systematic review of phenotypic and genomic research efforts // International Journal for Parasitology. 2020. Vol. 50, № 6–7. PP. 433–447. doi: 10.1016/j.ijpara.2020.03.005
8. Королев А.В. Гибель пчелиных семей в летне-осенний период 2014 г. // Пчеловодство. 2015. № 3. С. 3–5.
9. Королев А.В., Балакирев Н.А., Масленникова В.И. Анализ причин гибели пчелиных семей в мире // Современные проблемы пчеловодства и пути их решения: материалы междунар. научно-практ. конф. Москва, 2016. С. 248–252.
10. Martin S.J., Highfield A.C., Brettell L., Villalobos E.M., Budge G.E., Powell M., Nikaido S., Schroeder D.C. Global honey bee viral landscape altered by a parasitic mite // Science. 2012. Vol. 336, № 6086, PP. 1304–1306. doi: 10.1126/science.1220941
11. Mondet F., Le Conte Y. Parasites in bee health and veterinarians. Paris : The Office International des Epizooties (OIE), 2014. PP. 131–141.
12. Wilfert L., Long G., Leggett H.C., Schmid-Hempel P., Butlin R., Martin S.J.M., Boots M. Deformed wing virus is a recent global epidemic in honeybees driven by *Varroa* mites // Science. 2016. Vol. 351, № 6273. PP. 594–597. doi: 10.1126/science.aac9976
13. Спрыгин А.В., Бабин Ю.Ю., Ханбекова Е.М., Рубцова Л.Е. Угрозы распространения вирусных инфекций у пчел (*Apis mellifera* L.) и роль клеща *Varroa destructor* в развитии патологий // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51, № 2. С. 156–171. doi: 10.15389/agrobiology.2016.2.156rus
14. Ball B.V. The association of *Varroa jacobsoni* with virus diseases of honey bees // Meeting of the EU Experts' Group. Wageningen, 1983. PP. 21–23.
15. Amdam G.V., Hartfelder K., Norberg K., Hagen A., Omholt S.W. Altered physiology in worker honey bees infested with the mite *Varroa destructor*: A factor in colony loss during overwintering // Journal of Economic Entomology. 2004. Vol. 97, № 3. PP. 741–747. doi: 10.1093/jee/97.3.741
16. Peng Y.S., Fang Y., Xu S., Ge L. The resistance mechanism of the Asian honey bee, *Apis cerana* Fabr., to an ectoparasitic mite, *Varroa jacobsoni* Oudemans // Journal of Invertebrate Pathology. 1987. Vol. 49, № 1. PP. 54–60. doi: 10.1016/0022-2011(87)90125-X
17. Boecking O., Rath W., Drescher W. Behavioral strategies of *Apis mellifera* and *Apis cerana* against *Varroa jacobsoni* // International Journal of Acarology. 1993. Vol. 19, № 2. PP. 173–177. doi: 10.1080/01647959308683977

18. Page P., Lin Z., Buawangpong N., Zheng H., Hu F., Neumann P., Chantawannakul P., Dietemann V. Social apoptosis in honey bee superorganisms // Scientific Reports. 2018. № 6. 27210. doi: 10.1038/srep27210
19. Lin Z., Qin Y., Page P., Wang S., Li L., Wen Z., Hu F., Neumann P., Zheng H., Dietemann V. Reproduction of parasitic mites *Varroa destructor* in original and new honeybee hosts // Ecology and Evolution. 2018. Vol. 8, № 4. PP. 2135–2145. doi: 10.1002/ece3.3802
20. Oldroyd B.P. Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of western honeybees // Trends in Ecology & Evolution. 1999. Vol. 14, № 8. PP. 312–315. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01613-4
21. Milani N. The resistance of *Varroa jacobsoni* Oud. to acaricides // Apidologie. 1999. Vol. 30, № 2–3. PP. 229–234. doi: 10.1051/apido:19990211
22. Rosenkranz P., Aumeier P., Ziegelmann B. Biology and control of *Varroa destructor* // Journal of Invertebrate Pathology. 2010. № 103. PP. 96–119. doi: 10.1016/j.jip.2009.07.016
23. Beaurepaire A.L., Krieger K.J., Moritz R.F.A. Seasonal cycle of inbreeding and recombination of the parasitic mite *Varroa destructor* in honeybee colonies and its implications for the selection of acaricide resistance // Infectious Genetics and Evolution. 2017. № 50. PP. 49–54. doi: 10.1016/j.meegid.2017.02.011
24. Neumann P., Blacqui re T. The Darwin cure for apiculture? Natural selection and managed honeybee health // Evolutionary Applications. 2016. Vol. 10, № 3. PP. 226–230. doi: 10.1111/eva.12448
25. B chler R., Berg S., Le Conte Y. Breeding for resistance to *Varroa destructor* in Europe // Apidologie. 2010. № 41. PP. 393–408. doi: 10.1051/apido/2010011
26. Rinderer T.E., Harris J.W., Hunt G.J., de Guzman L.I. Breeding for resistance to *Varroa destructor* in North America // Apidologie. 2010. Vol. 41, № 3. PP. 409–424. doi: 10.1051/apido/2010015
27. Dekkers J.C.M., Hospital F. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations // Nature Reviews Genetics. 2002. № 3. PP. 22–32. doi: 10.1038/nrg701
28. Beaurepaire A., Sann C., Arredondo D., Mondet F., Le Y., Conte Y. Behavioral Genetics of the Interactions between *Apis mellifera* and *Varroa destructor* // Insects. 2019. Vol. 10, № 9. 299. doi: 10.3390/insects10090299
29. Morfin N., Anguiano-Baez R., Guzman-Novoa E. Honey bee (*Apis mellifera*) immunity // Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice. 2021. Vol. 37, № 3. PP. 521–533. doi: 10.1016/j.cvfa.2021.06.007
30. Oddie M.a.Y., Dahle B., Neumann P., 2017. Norwegian honey bees surviving *Varroa destructor* mite infestations by means of natural selection // PeerJ. 2017. e3956. doi: 10.7717/peerj.3956
31. Le Conte Y., Meixner M.D., Brandt A., Carreck N.L., Costa C., Mondet F., B chler R. Geographical distribution and selection of European honey bees resistant to *Varroa destructor* // Insects. 2020. Vol. 11, № 12. 873. doi: 10.3390/insects11120873
32. Le Conte Y., De Vaublanc G., Crauser D., Jeanne F., Rousselle J.-C., B card J.-M. Honey bee colonies that have survived *Varroa destructor* // Apidologie. 2007. Vol. 38, № 6. PP. 566–572. doi: 10.1051/apido:2007040
33. Kefuss J., Vanpoucke J., Bolt M., Kefuss C. Selection for resistance to *Varroa destructor* under commercial beekeeping conditions // Journal of Apicultural Research. 2015. 54 (5). PP. 563–576. doi: 10.1080/00218839.2016.1160709
34. De La Mora A., Emsen B., Morfin N., Borges D., Eccles L., Kelly P.G., Goodwin P.H., Guzman-Novoa E. Selective breeding for low and high *Varroa destructor* growth in honey bee (*Apis mellifera*) colonies: Initial results of two generations // Insects. 2020. Vol. 11, № 12. 864. doi: 10.3390/insects11120864

35. Fries I., Hansen H., Imdorf A., Rosenkranz P. Swarming in honey bees (*Apis mellifera*) and *Varroa destructor* population development in Sweden // *Apidologie*. 2003. № 34. PP. 389–397. doi: 10.1051/apido:2003032
36. Locke B. Natural *Varroa* mite-surviving *Apis mellifera* honeybee populations // *Apidologie*. 2016. PP. 1–16. doi: 10.1007/s13592-015-0412-8
37. Wagoner K., Spivak M., Hefetz A., Reams T., Rueppell O. Stock-specific chemical brood signals are induced by *Varroa* and deformed wing virus, and elicit hygienic response in the honey bee // *Scientific Reports*. 2019. 8753. doi: 10.1038/s41598-019-45008-2
38. Harpur B.A., Guarna M.M., Huxter E., Higo H., Moon K.-M., Hoover S.E., Ibrahim A., Melathopoulos A.P., Desai S., Currie R.W., Pernal S.F., Foster L.J., Zayed A. Integrative genomics reveals the genetics and evolution of the honey bee's social immune system // *Genome Biology and Evolution*. 2019. Vol. 11, № 3. PP. 937–948. doi: 10.1093/gbe/evz018
39. Kim J.S., Kim M.J., Kim H.-K., Vung N.N., Kim I. Development of single nucleotide polymorphism markers specific to *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) line displaying high hygienic behavior against *Varroa destructor*, an ectoparasitic mite // *Journal of Asia-Pacific Entomology*. 2019. Vol. 22, № 4. PP. 1031–1039. doi: 10.1016/j.aspen.2019.08.005
40. Conlon B.H., Aurori A., Giurgiu A.-I., Kefuss J., Dezmirean D.S., Moritz R.F.A., Routu J. A gene for resistance to the *Varroa* mite (Acari) in honey bee (*Apis mellifera*) pupae // *Molecular Ecology*. 2019. Vol. 28, № 12. PP. 2958–2966. doi: 10.1111/mec.15080
41. Arechavaleta-Velasco M.E., Alcalá-Escamilla K., Robles-Rios C., Tsuruda J.M., Hunt G.J. Fine-scale linkage mapping reveals a small set of candidate genes influencing honey bee grooming behavior in response to *Varroa* mites // *PLoS One*. 2012. Vol. 7, № 11. e47269. doi: 10.1371/journal.pone.0047269
42. Spötter A., Gupta P., Mayer M., Reinsch N., Bienefeld K. Genome-wide association study of a *Varroa*-specific defense behavior in honeybees (*Apis mellifera*) // *Journal of Heredity*. 2016. Vol. 107, № 3. PP. 220–227. doi: 10.1093/jhered/esw005
43. Jones J.C., Du Z.G., Bernstein R., Meyer M., Hoppe A., Schilling E., Ableitner M., Jüling K., Dick R., Strauss A.S., Bienefeld K. Tool for genomic selection and breeding to evolutionary adaptation: Development of a 100 K single nucleotide polymorphism array for the honey bee // *Ecology and Evolution*. 2020. Vol. 10, № 13. PP. 6246–6256. doi: 10.1002/ece3.6357
44. Mondet F., Alaux C., Severac D., Rohmer M., Mercer A.R., Le Conte Y. Antennae hold a key to *Varroa*-sensitive hygiene behaviour in honey bees // *Scientific Reports*. 2015. Vol. 5. 10454. doi: 10.1038/srep10454
45. Hu H., Bienefeld K., Wegener J., Zautke F., Hao Y., Feng M., Han B., Fang Y., Wubie A.J., Li J. Proteome analysis of the hemolymph, mushroom body, and antenna provides novel insight into honeybee resistance against *Varroa* infestation // *Journal of Proteome Research*. 2016. Vol. 15, № 8. PP. 2841–2854. doi: 10.1021/acs.jproteome.6b00423

References

1. Van Engelsdorp D., Underwood R.M., Cox-Foster D.L. Short-term fumigation of honey bee (Hymenoptera: Apidae) colonies with formic and acetic acids for the control of *Varroa destructor* (Acari: Varroidae). *Journal of Economic Entomology*. 2008;101(2):256–264. doi: 10.1093/jee/101.2.256
2. Dietemann V., Pflugfelder J., Anderson D., Charrière J.D., Chejanovsky N., Dainat B., de Miranda J., Delaplane K., Dillier F., Fuch S., et al. *Varroa destructor*: Research avenues towards sustainable control. *Journal of Apicultural Research*. 2012;51(1):125–132. doi: 10.3896/IBRA.1.51.1.15

3. Le Conte Y, Ellis M, Ritter W. *Varroa* mites and honey bee health: Can *Varroa* explain part of the colony losses? *Apidologie*. 2010;41:353-363. doi: 10.1051/apido/2010017
4. Carreck N, Neumann P. Honey bee colony losses. *Journal of Apicultural Research*. 2010;49(1):1-6. doi: 10.3896/IBRA.1.49.1.01
5. De la Mora A, Goodwin PH, Morfin N, Petukhova T, Guzman-Novoa E. Diversity of potential resistance mechanisms in honey bees (*Apis mellifera*) selected for low population growth of the parasitic mite, *Varroa destructor*. *Insects*. 2025;16(4):385. doi: 10.3390/insects16040385
6. Ramsey SD, Ochoa R, Bauchan G, Gulbranson C, Mowery JD, Cohen A, Lim D, Joklik J, Cicero JM, Ellis JD et al. *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2019;116(5):1792-1801. doi: 10.1073/pnas.1818371116
7. Mondet F, Beaufort A, McAfee A, Locke B, Alaux C, Blanchard S, Danka B, Le Conte Y. Honey bee survival mechanisms against the parasite *Varroa destructor*: A systematic review of phenotypic and genomic research efforts. *International Journal of Parasitology*. 2020;50(6-7):433-447. doi: 10.1016/j.ijpara.2020.03.005
8. Korolev AV. Gibel' pchelinyh semej v letne-osennij period 2014 g. [Death of bee colonies in the summer-autumn period of 2014]. *Pchelovodstvo = Russian Journal of Beekeeping*. 2015;3:3-5. In Russian
9. Korolev AV, Balakirev NA, Maslennikova VI. Analiz prichin gibeli pchelinyh semej v mire [Analysis of the causes of bee colony deaths worldwide]. In: *Sovremennye problemy pchelovodstva i puti ih reshenija*. Materialy Mezhdun. nauchno-prakt. konf. Moscow; 2016. pp. 248-252. In Russian
10. Martin SJ, Highfield AC, Brettell L, Villalobos EM, Budge GE, Powell M, Nikaido S, Schroeder DC. Global honey bee viral landscape altered by a parasitic mite. *Science*. 2012;336(6086):1304-1306. doi: 10.1126/science.1220941
11. Mondet F, Le Conte Y. Parasites in bee health and veterinarians. Paris: The Office International des Epizooties (OIE); 2014. pp. 131-141.
12. Wilfert L, Long G, Leggett HC, Schmid-Hempel P, Butlin R, Martin SJM, Boots M. Deformed wing virus is a recent global epidemic in honeybees driven by *Varroa* mites. *Science*. 2016;351(6273):594-597. doi: 10.1126/science.aac9976
13. Sprygin AV, Babin JuJu, Hanbekova EM, Rubcova LE. Ugrozy rasprostraneniya virusnyh infekcij u pchel (*Apis mellifera* L.) i rol' kleshha *Varroa destructor* v razvitanii patologij [Threats of the spread of viral infections in bees (*Apis mellifera* L.) and the role of the *Varroa destructor* mite in the development of pathologies]. *Sel'skhozjajstvennaja biologija = Agricultural Biology*. 2016;51(2):156-171. In Russian
14. Ball BV. The association of *Varroa jacobsoni* with virus diseases of honey bees. In: *Meeting of the EU Experts' Group*. Wageningen; 1983. pp. 21-23.
15. Amdam GV, Hartfelder K, Norberg K, Hagen A, Omholt SW. Altered physiology in worker honey bees infested with the mite *Varroa destructor*: A factor in colony loss during overwintering. *Journal of Economic Entomology*. 2004;97(3):741-747. doi: 10.1093/jee/97.3.741
16. Peng YS, Fang Y, Xu S, Ge L. The resistance mechanism of the Asian honey bee, *Apis cerana* Fabr., to an ectoparasitic mite, *Varroa jacobsoni* Oudemans. *Journal of Invertebrate Pathology*. 1987;49(1):54-60. doi: 10.1016/0022-2011(87)90125-X
17. Boecking O, Rath W, Drescher W. Behavioral strategies of *Apis mellifera* and *Apis cerana* against *Varroa jacobsoni*. *International Journal of Acarology*. 1993;19(2):173-177. doi: 10.1080/01647959308683977
18. Page P, Lin Z, Buawangpong N, Zheng H, Hu F, Neumann P, Chantawannakul P, Dietemann V. Social apoptosis in honey bee superorganisms. *Scientific Reports*. 2018;6:27210. doi: 10.1038/srep27210

19. Lin Z, Qin Y, Page P, Wang S, Li L, Wen Z, Hu F, Neumann P, Zheng H, Dietemann V. Reproduction of parasitic mites *Varroa destructor* in original and new honeybee hosts. *Ecology and Evolution*. 2018;8(4):2135-2145. doi: 10.1002/ece3.3802
20. Oldroyd BP. Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of western honeybees. *Trends in Ecology & Evolution*. 1999;14(8):312-315. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01613-4
21. Milani N. The resistance of *Varroa jacobsoni* Oud. to acaricides. *Apidologie*. 1999;30(2-3):229-234. doi: 10.1051/apido:19990211
22. Rosenkranz P, Aumeier P, Ziegelmann B. Biology and control of *Varroa destructor*. *Journal of Invertebrate Pathology*. 2010;103:96-119. doi: 10.1016/j.jip.2009.07.016
23. Beaufrepaire AL, Krieger KJ, Moritz RFA. Seasonal cycle of inbreeding and recombination of the parasitic mite *Varroa destructor* in honeybee colonies and its implications for the selection of acaricide resistance. *Infectious Genetics and Evolution*. 2017;50:49-54. doi: 10.1016/j.meegid.2017.02.011
24. Neumann P, Blacquière T. The Darwin cure for apiculture? Natural selection and managed honeybee health. *Evolutionary Applications*. 2016;10(3):226-230. doi: 10.1111/eva.12448
25. Büchler R, Berg S, Le Conte Y. Breeding for resistance to *Varroa destructor* in Europe. *Apidologie*. 2010;41:393-408. doi: 10.1051/apido/2010011
26. Rinderer TE, Harris JW, Hunt GJ, de Guzman LI. Breeding for resistance to *Varroa destructor* in North America. *Apidologie*. 2010;41(3):409-424. doi: 10.1051/apido/2010015
27. Dekkers JCM, Hospital F. The use of molecular genetics in the improvement of agricultural populations. *Nature Reviews Genetics*. 2002;3:22-32. doi: 10.1038/nrg701
28. Beaufrepaire A, Sann C, Arredondo D, Mondet F, Le Y, Conte Y. Behavioral genetics of the interactions between *Apis mellifera* and *Varroa destructor*. *Insects*. 2019;10(9):299. doi: 10.3390/insects10090299
29. Morfin N, Anguiano-Baez R, Guzman-Novoa E. Honey bee (*Apis mellifera*) immunity. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice*. 2021;37(3):521-533. doi: 10.1016/j.cvfa.2021.06.007
30. Oddie MAY, Dahle B, Neumann P. Norwegian honey bees surviving *Varroa destructor* mite infestations by means of natural selection. *PeerJ*. 2017. e3956. doi: 10.7717/peerj.3956
31. Le Conte Y, Meixner MD, Brandt A, Carreck NL, Costa C, Mondet F, Büchler R. Geographical distribution and selection of European honey bees resistant to *Varroa destructor*. *Insects*. 2020;11(12):873. doi: 10.3390/insects11120873
32. Le Conte Y, De Vaublanc G, Crauser D, Jeanne F, Rousselle J-C, Bécard J-M. Honey bee colonies that have survived *Varroa destructor*. *Apidologie*. 2007;38(6):566-572. doi: 10.1051/apido:2007040
33. Kefuss J, Vanpoucke J, Bolt M, Kefuss C. Selection for resistance to *Varroa destructor* under commercial beekeeping conditions. *Journal of Apicultural Research*. 2015;54(5):563-576. doi: 10.1080/00218839.2016.1160709
34. De La Mora A, Emsen B, Morfin N, Borges D, Eccles L, Kelly PG, Goodwin PH, Guzman-Novoa E. Selective breeding for low and high *Varroa destructor* growth in honey bee (*Apis mellifera*) colonies: Initial results of two generations. *Insects*. 2020;11(12):864. doi: 10.3390/insects11120864
35. Fries I, Hansen H, Imdorf A, Rosenkranz P. Swarming in honey bees (*Apis mellifera*) and *Varroa destructor* population development in Sweden. *Apidologie*. 2003;34:389-397. doi: 10.1051/apido:2003032
36. Locke B. Natural *Varroa* mite-surviving *Apis mellifera* honeybee populations. *Apidologie*. 2016;1-16. doi: 10.1007/s13592-015-0412-8

37. Wagoner K, Spivak M, Hefetz A, Reams T, Rueppell O. Stock-specific chemical brood signals are induced by *Varroa* and deformed wing virus, and elicit hygienic response in the honey bee. *Scientific Reports*. 2019;8:753. doi: 10.1038/s41598-019-45008-2
38. Harpur BA, Guarna MM, Huxter E, Higo H, Moon K-M, Hoover SE, Ibrahim A, Melathopoulos AP, Desai S, Currie RW, Pernal SF, Foster LJ, Zayed A. Integrative genomics reveals the genetics and evolution of the honey bee's social immune system. *Genome Biology and Evolution*. 2019;11(3):937-948. doi: 10.1093/gbe/evz018
39. Kim JS, Kim MJ, Kim H-K, Vung NN, Kim I. Development of single nucleotide polymorphism markers specific to *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) line displaying high hygienic behavior against *Varroa destructor*, an ectoparasitic mite. *Journal of Asia-Pacific Entomology*. 2019;22(4):1031-1039. doi: 10.1016/j.aspen.2019.08.005
40. Conlon BH, Aurori A, Giurgiu A-I, Kefuss J, Dezmirean DS, Moritz RFA, Routtu J. A gene for resistance to the *Varroa* mite (Acari) in honey bee (*Apis mellifera*) pupae. *Molecular Ecology*. 2019;28(12):2958-2966. doi: 10.1111/mec.15080
41. Arechavaleta-Velasco ME, Alcalá-Escamilla K, Robles-Rios C, Tsuruda JM, Hunt GJ. Fine-scale linkage mapping reveals a small set of candidate genes influencing honey bee grooming behavior in response to *Varroa* mites. *PLoS One*. 2012;7(11):e47269. doi: 10.1371/journal.pone.0047269
42. Spötter A, Gupta P, Mayer M, Reinsch N, Bienefeld K. Genome-wide association study of a *Varroa*-specific defense behavior in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Heredity*. 2016;107(3):220-227. doi: 10.1093/jhered/esw005
43. Jones JC, Du ZG, Bernstein R, Meyer M, Hoppe A, Schilling E, Ableitner M, Jüling K, Dick R, Strauss AS, Bienefeld K. Tool for genomic selection and breeding to evolutionary adaptation: Development of a 100 K single nucleotide polymorphism array for the honey bee. *Ecology and Evolution*. 2020;10(13):6246-6256. doi: 10.1002/ece3.6357
44. Mondet F, Alaux C, Severac D, Rohmer M, Mercer AR, Le Conte Y. Antennae hold a key to *Varroa*-sensitive hygiene behaviour in honey bees. *Scientific Reports* 2015;5(1): 10454. doi: 10.1038/srep10454
45. Hu H, Bienefeld K, Wegener J, Zautke F, Hao Y, Feng M, Han B, Fang Y, Wubie AJ, Li J. Proteome analysis of the hemolymph, mushroom body, and antenna provides novel insight into honeybee resistance against *Varroa* infestation. *Journal of Proteome Research*. 2016;15(8):2841-2854. doi: 10.1021/acs.jproteome.6b00423

Информация об авторах:

Ильясов Рустем Абузарович, д-р биол. наук, в. н. с. лаборатории нейробиологии развития, Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2445-4739>

E-mail: apismell@hotmail.com

Ильясова Алла Юрьевна, н. с. лаборатории нейробиологии развития, Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7505-6805>

E-mail: ilyasova_ay@idbras.ru

Королев Александр Викторович, канд. с.-х. наук, доцент кафедры частной зоотехнии, Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА им. К.И. Скрябина (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0072-741>

E-mail: 5274381@mail.ru

Богуславский Дмитрий Викторович, канд. биол. наук, с. н. с. лаборатории нейробиологии развития, Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (Москва, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9601-640X>

E-mail: boguslavsky@rambler.ru

Саттаров Венер Нуруллович, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой экологии, географии и природопользования, Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы (Уфа, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6331-4398>

E-mail: wener5791@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Rustem A. Ilyasov, Dr. Sci. (Biol.), leading researcher at the Laboratory of Developmental Neurobiology, Institute of Developmental Biology named after N.K. Koltsov RAS (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2445-4739>

E-mail: apismell@hotmail.com

Alla Y. Ilyasova, researcher at the Laboratory of Developmental Neurobiology, Institute of Developmental Biology named after N.K. Koltsov RAS (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7505-6805>

E-mail: ilyasova_ay@idbras.ru

Alexander V. Korolev, Cand. Sci. (Agric.), Assoc. Prof. of the Department of Private Animal Science, Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology - MBA named after K.I. Scriabin (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0072-741>

E-mail: 5274381@mail.ru

Dmitry V. Boguslavsky, Cand. Sci. (Biol.), senior researcher at the Laboratory of Developmental Neurobiology, Institute of Developmental Biology named after N.K. Koltsov RAS (Moscow, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9601-640X>

E-mail: boguslavsky@rambler.ru

Vener N. Sattarov, Dr. Sci. (Biol.), professor, Department of Ecology, Head of the Department of the Geography and Environmental Management, Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla (Ufa, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6331-4398>

E-mail: wener5791@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 13.08.2024;
одобрена после рецензирования 17.04.2025; принята к публикации 11.12.2025.*

*The article was submitted 13.08.2024;
approved after reviewing 17.04.2025; accepted for publication 11.12.2025.*