

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2014

№ 2 (26)

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

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



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

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

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

Воробьев Д.С. (Томский государственный университет, Томск); **Дюкарев А.Г.** (Институт мониторинга и климатических систем СО РАН, Томск); **Зверев А.А.** (Томский государственный университет, Томск); **Кривец С.А.** (Институт мониторинга и климатических систем СО РАН, Томск); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск); **Штерншиш М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Ананьева Н.Б., Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия); *Афтанас Л.И.*, НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН (Новосибирск, Россия); *Бобровский М.В.*, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Пушино, Россия); *Васильева Е.Д.*, Зоомузей МГУ (Москва, Россия); *Дюбуа А.*, Национальный музей естественной истории (Париж, Франция); *Зеллер Б.*, Национальный институт агрономических исследований (Нанси, Франция); *Кингма Г.*, Маастрихтский университет (Маастрихт, Нидерланды); *Кузнецов Вл.В.*, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (Москва, Россия); *Кушк П.*, Центр исследования окружающей среды им. Гельмгольца (Лейпциг, Германия); *Лупашин В.В.*, Университет Арканзаса Медицинских наук (Арканзас, США); *Покровский О.С.*, Национальный центр научных исследований (Тулуза, Франция); *Смирнова О.В.*, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (Москва, Россия); *Соколова Ю.Я.*, Университет Луизианы (Батон Руж, Луизиана, США); *Хебда Р.*, Королевский музей Британской Колумбии (Виктория, Британская Колумбия, Канада); *Чжанг Д.*, Синц-зяньский Институт экологии и географии КАН (Урумчи, Китай); *Шарахов И.В.*, Политехнический университет Вирджинии (Вирджиния, США)

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 2 (26)

EDITORIAL COUNCIL

Sergey P. Kulizhskiy – Editor-in-Chief (Tomsk State University, Tomsk, Russia)

Elena E. Akimova – executive secretary (Tomsk State University, Tomsk, Russia)

Vorobiev D.S. (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Dukarev A.G.** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Zverev A.A.** (Tomsk State University, Tomsk, Russia), **Krivets S.A.** (Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS, Tomsk, Russia), **Sazonov A.E.** (Siberian State Medical University, Tomsk, Russia), **Stepanov V.A.** (The Research Institute of Medical Genetics SB RAMS, Tomsk, Russia), **Shternshis M.V.** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

EDITORIAL BOARD

Ananjeva N.B. Zoological Institute, RAS (St. Petersburg, Russia); *Aftanas L.I.* State Research Institute of Physiology, SB RAMS (Novosibirsk, Russia); *Bobrovsky M.V.* Institute of Physical Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS (Pyschino, Russia); *Vasil'eva E.D.* Zoological Museum, Moscow State University (Moscow, Russia); *Dubois A.* National Museum of Natural History in Paris (Paris, France); *Zeller B.* The French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); *Kingma H.* Maastricht University (Maastricht area, Netherlands); *Kuznetsov V.I.* Timiryazev Institute of Plant Physiology, RAS (Moscow, Russia); *Kuschk P.* Helmholtz Centre for Environmental Research - UFZ (Leipzig, Germany); *Lupashin V.V.* University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); *Pokrovsky O.S.* National Centre for Scientific Research (Toulouse, France); *Smirnova O.V.* Center of Ecology and Productivity of Forests, RAS (Moscow, Russia); *Sokolova Y.Y.* Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); *Hebda R.J.* Royal British Columbia Museum (Victoria, BC, Canada); *Zhang D.* Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS (Urumqi, China); *Sharakhov I.V.* Virginia Polytechnic Institute and State University (Blacksburg, Virginia, USA)

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

- Гаврилов Д.А., Гольева А.А.** Микробиоморфное исследование почв со вторым гумусовым горизонтом южно-таежной подзоны Западной Сибири ... 5
- Латышева Л.А.** Влияние антропогенной трансформации лесной растительности на динамику содержания и состава гумуса в буроземах островных территорий юга Приморья 23

БОТАНИКА

- Каримова О.А.** Семенная продуктивность *Althaea officinalis* L. в природных ценопопуляциях Республики Башкортостан 33
- Крещенок И.А., Нестерова С.В., Гуреева И.И., Кузнецов А.А.** Креноконсервация хлорофиллсодержащих спор папоротников Восточной Азии 42
- Кучеров И.Б., Зверев А.А.** Широкая географическая структура ценофлор светлохвойных лесов севера Европейской России: анализ с учетом доминирования видов 53
- Таран Г.С.** Осокорники поймы Оби на севере Томской области (Западная Сибирь, Россия) 74

ЗООЛОГИЯ

- Конусова О.Л., Михайлова С.И., Прокопьев А.С., Акинина А.А., Литвинов А.А.** Шмели (Hymenoptera, Apidae) – посетители недотроги железконосной *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae) на территории г. Томска 90
- Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д.** Птицы юго-восточной части Васюганского болота (Томская область) 108

ЭКОЛОГИЯ

- Кривец С.А., Бисирова Э.М., Чернова Н.А., Пац Е.Н., Керчев И.А.** Комплексная характеристика биологического разнообразия кедровых лесов на южном пределе их распространения в Западной Сибири 130
- Крылова Е.Г.** Прорастание семян и развитие проростков прибрежно-водных растений под действием сульфата цинка 151
- Орехова Н.А.** Биохимический анализ печени лесных мышей (*Apodemus uralensis*), отловленных в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа 161

CONTENTS

AGROCHEMISTRY AND SOIL SCIENCE

- Gavrilov D.A., Golyeva A.A.** Microbiomorph research of soils with the second humus horizon of the West Siberian southern taiga subzone (Russia) 5
- Latysheva L.A.** Influence of forest vegetation anthropogenic transformation on dynamics of humus content and composition in burozems of the island territory in the southern part of Primorskii Krai (Russia) 23

BOTANY

- Karimova O.A.** *Althaea officinalis* L. seed productivity in natural coenopopulations of the Republic of Bashkortostan (Russia) 33
- Kreshchenok I.A., Nesterova S.V., Gureeva I.I., Kuznetsov A.A.** Cryopreservation of chlorophyllous spores of East Asian ferns 42
- Kucherov I.B., Zverev A.A.** Spectra of latitudinal chorological elements of the floras of light-coniferous forest syntaxa in the north of European Russia: an analysis implying species dominance 53
- Taran G.S.** Black poplar forests of the Ob River floodplain on the north of the Tomsk oblast (Western Siberia, Russia) 74

ZOOLOGY

- Konusova O.L., Mikhailova S.I., Prokopyev A.S., Akinina A.A., Litvinov A.A.** Bumblebees (Hymenoptera, Apidae) as visitors of *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae) in the city of Tomsk (Western Siberia, Russia) 90
- Milovidov S.P., Nechoroshev O.G., Kuranov B.D.** Ornithocomplex of the South-Eastern part of the Vasyugan swamp (Tomsk Oblast, Russia) 108

ECOLOGY

- Krivets S.A., Bisirova E.M., Chernova N.A., Pats E.N., Kerchev I.A.** A complex description of Siberian stone pine forests biodiversity at the southern border of their outreach in West Siberia (Russia) 130
- Krylova E.G.** Coastal and water plants seed germination and seedling development under the influence of zinc sulphate 151
- Orekhova N.A.** Biochemical analysis of liver in small wood mouse (*Apodemus uralensis*), trapped within the East-Urals radioactive trace 161

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 911.2:631.4

Д.А. Гаврилов¹, А.А. Гольева²

¹ Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

² Институт географии РАН, г. Москва, Россия

Микробиоморфное исследование почв со вторым гумусовым горизонтом южно-таежной подзоны Западной Сибири

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 13-05-90708 мол_рф_нр).

В результате исследования нами установлено, что вторые гумусовые горизонты представляют собой реликты лугово-болотного почвообразования, педолитореликты (аллювиальная почва), а также литореликты (сапрпель). Генезис вторых гумусовых горизонтов связан с улучшением дренируемости территории вследствие углубления речной сети. Образование на глубине вторых гумусовых горизонтов есть результат регионального этапа седиментации и погребения. По данным микробиоморфного анализа в растительном покрове не выявлено изменений, выходящих за рамки зональных характеристик южно-таежной подзоны.

Ключевые слова: второй гумусовый горизонт; микробиоморфный анализ; фитолиты; спикеры губок; лугово-болотное почвообразование; погребенные почвы.

Введение

Подзона южной тайги Западной Сибири характеризуется повсеместным распространением текстурно-дифференцированных почв, в профиле которых имеются морфоны или целый темноцветный (второй) гумусовый горизонт. Изучение генезиса второго гумусового горизонта (ВГГ) продолжается более 100 лет, однако исследователи до сих пор придерживаются противоречащих друг другу гипотез. Согласно одной гумусовый горизонт является продуктом современного педогенеза (иллювиальное происхождение [1, 2]); согласно другой – реликтом среднеголоценового дернового почвообразования (реликтовое происхождение [3, 4]).

Сегодня гипотеза реликтового происхождения ВГГ является наиболее аргументированной. Большинство ее сторонников считают, что ВГГ – это остаток органо-аккумулятивного горизонта среднеголоценовых темноцвет-

ных почв, который образован в результате смещения природных зон к югу и влияния процесса подзолообразования на органо-аккумулятивный профиль среднеголоценовых почв. Особой среди приверженцев климатогенной гипотезы генезиса ВГГ считают позицию И.А. Соколова [5], который предположил иной механизм образования ВГГ – погребение среднеголоценовых почв под плащеобразными субаэральными осадками.

Исследователи высказывали различные гипотезы о типах почв, послуживших прототипом ВГГ. В качестве исходных древних почв называли почвы степной и лесостепной зон автоморфных, полугидроморфных и гидроморфных условий почвообразования – серые лесные, черноземы, черноземно-луговые, лугово-черноземные, луговые почвы с признаками осолонцевания и осолодения [4, 6–9] или лугово-болотные и болотные [10–12].

Таким образом, исследователи так и не пришли к общему мнению о прототипах почв, условиях и механизме их формирования.

С появлением новых палеоэкологических методов исследования (прежде всего микробиоморфного) открылась возможность вернуться к дискуссии о генезисе ВГГ Западной Сибири. Именно микробиоморфный метод нашел широкое применение в исследовании генезиса почв и отложений как в нашей стране, так и за рубежом [13–21].

Данная работа посвящена выявлению региональных особенностей формирования вторых гумусовых горизонтов почв южно-таежной подзоны Западной Сибири по данным микробиоморфного анализа.

Материалы и методики исследования

Объекты исследования расположены в южно-таежной подзоне Западной Сибири на Васюганской наклонной равнине вблизи Плотниковского стационара Института почвоведения и агрохимии СО РАН (п. Плотниково Бакчарского района Томской области). Серия заложенных разрезов охватывает основное разнообразие почв со вторым гумусовым горизонтом (AU[hh]), которые расположены в разных геоморфологических позициях относительно русла реки Икса.

Рельеф изучаемой территории пологоувалистый, со слабым уклоном от водораздела к руслу реки. Почвообразующие породы представлены покровными карбонатными лёссовидными отложениями суглинистого и глинистого гранулометрического состава.

На участке, расположенном на 10 м выше меженного уреза воды, на относительно близком расстоянии друг от друга были заложены разрезы, вскрывающие толщи органо-аккумулятивной серогумусовой [AW (0–1 см) – AY (1–28 см) – AU[hh] (28–44 см) – B (44–60 см)] [22] и дерново-подзолистой [O (0–3 см) – AY (3–10 см) – EL (10–20 см) – AU[hh] (20–43 см) – AU[hh]BT (43–55 см) – BT1 (55–70 см) – BT2 (70–100 см) – CCA (100–150 см)] почв со вторым гумусовым горизонтом. Рельеф изучаемого участка выровненный,

с выраженными микрозападинами. Органо-аккумулятивная серогумусовая почва находится в микропонижении, в смешанном осиново-березово-еловом лесу, а дерново-подзолистая – на повышении, в елово-кедровом.

На высоте четырех метров относительно уреза воды у края низинного болота была исследована гумусово-квазиглеевая почва [O (0–4 см) – AU (4–30 см) – AUQ (30–40 см) – Q (40–50 см)], имеющая в Классификации почв СССР (1977) название «дерново-глеевая». Данный разрез был вскрыт с целью проверки гипотезы сторонников климатогенной теории генезиса ВГГ [9], согласно которой дерново-глеевая почва является наиболее сохранившимся аналогом среднеголоценовой черноземно-луговой почвы в условиях усиления процесса заболачивания в позднеголоценовый период.

На берегу реки Икса на три метра выше меженного уреза воды был изучен профиль почвы, который, как и в предыдущих разрезах, имеет в своем строении ВГГ. На данный момент почва функционирует в полугидроморфных условиях под пологом осиново-кедрово-соснового разнотравного леса, но в профиле имеются признаки аллювиального этапа её развития. Почва диагностируется как аллювиальная гумусовая [O (0–8 см) – AY (8–18 см) – C[~] (18–44 см) – [AU] (44–60 см) – I C (60–70 см) – II C (70–90 см) – III C (90–100 см)].

Исследование объектов происходило в два этапа: полевое обследование с отбором образцов и их камеральная обработка с выделением и изучением микробиоморфной фракции [19].

Образцы для микробиоморфного анализа согласно задачам исследования отобраны в каждом пятом сантиметре с соблюдением генетических границ горизонтов: в органо-аккумулятивной серогумусовой и гумусово-квазиглеевой почвах – с поверхности, а в дерново-подзолистой и аллювиальной гумусовой почвах – с верхней границы ВГГ, так как она хорошо морфологически выражена. Всего отобрано 26 образцов.

Выделение микробиоморфной фракции проведено по общепринятой методике [14, 15] с последующим ее изучением под оптическим и электронным микроскопами (Jedl Jsm-6610 LV).

Микробиоморфный метод основан на изучении кремнеземистых и органогенных микроостатков биоты (фитолиты, диатомовые водоросли, спикулы губок, пыльца, споры, раковинные амебы, древесный и растительный детрит, остатки корней, микроскопические углистые частицы, грибные гифы). Комплексное исследование всего разнообразия микробиоморф и профильное их распределение позволяют диагностировать условия почвообразования, генезис некоторых почвообразующих пород (аллювий), выявить наличие наносов и эрозионных смывов, тип увлажнения почвы, реконструировать локальные и региональные группировки флоры [15].

Результаты исследования и обсуждение

Сторонниками климатогенного генезиса ВГГ построена схема позднеголоценовой эволюции (деградации) темноцветных почв, которая основывает-

ся на степени трансформации процессом оподзоливания органо-аккумулятивного горизонта исходных почв в основных компонентах современного почвенного покрова южной тайги в условиях уменьшения теплообеспеченности и повышения увлажненности климата. Общая схема выглядит следующим образом: среднеголоценовые темноцветные почвы → дерново-глеевые → дерново-подзолистые остаточно-гумусовые → болотные почвы [3, 4, 9]. Как видно из этой схемы, слабо затронутый процессом оподзоливания гумусово-аккумулятивный горизонт дерново-глеевой почвы рассматривается как наиболее сохранившаяся часть среднеголоценовой почвы, поэтому нами были изучены органо-аккумулятивная серогумусовая и гумусово-квасиглеевая почвы, которые в Классификации почв 1977 г. рассматривались в ряду разнообразных по свойствам и генезису типов дерново-глеевых почв [22].

Органо-аккумулятивная серогумусовая почва со вторым гумусовым горизонтом. Органо-аккумулятивная серогумусовая почва характеризуется сложным строением органопрофиля, в нижней части которого имеется реликтовый гумусовый горизонт. Более ранними исследователями вся гумусовая толща рассматривалась как единый горизонт, поэтому в схеме эволюции реликтового гумусового горизонта органо-аккумулятивная серогумусовая почва не представлена.

Согласно микробиоморфному анализу, горизонт АУ на глубине 6–7 см содержит максимальное количество аморфной органики и детрита во всем разрезе (см. таблицу). В фитолитном спектре присутствуют фитоциты луговых и лесных злаков с преобладанием первых (рис. 1). Есть фитоциты хвойных (см. рис. 3, G), но их мало. Состав фитолитного спектра отражает формирование горизонта в условиях лиственного леса, в древостое которого присутствовали хвойные породы деревьев. В рассматриваемом горизонте на глубине 12–13 см количество микробиоморф в три раза больше, чем в вышележащей части горизонта. Детрита и органики мало. Состав фитоцитов характеризуется тем же набором, что и фитолитный спектр вышележащей толщи. Но обнаруженные целая и корродированная спикеры губок позволяют утверждать, что почва хотя и функционировала в таких же условиях, как на этапе, отраженном в фитолитном спектре верхней части горизонта АУ, но при большей увлажненности.

В нижней части серогумусового горизонта на глубине 18–19 см содержится максимальное количество микробиоморф в разрезе, особо многочисленны диатомовые водоросли и спикеры губок (см. рис. 1). В остальном фитолитный состав аналогичен характеристикам спектра вышележащей части горизонта АУ. Состав микробиоморфной фракции отражает переувлажненные условия функционирования почвы в прошлом, причем увлажнение почвенного профиля осуществлялось за счет застойных вод. На глубине 27–28 см также отмечается большое количество биогенного кремнезема, в котором увеличивается доля диатомовых водорослей. Фитолитный спектр близок по составу к

спектрам вышележащей толщи, но встречен единичный некорродированный фитолит степных злаков (см. рис. 3, *H*). Условия почвообразования также реконструируются как гидроморфные. Наличие фитолитов аридных трав может объяснить привносом их с территории водосбора, где в автоморфных условиях могли произрастать степные злаки.

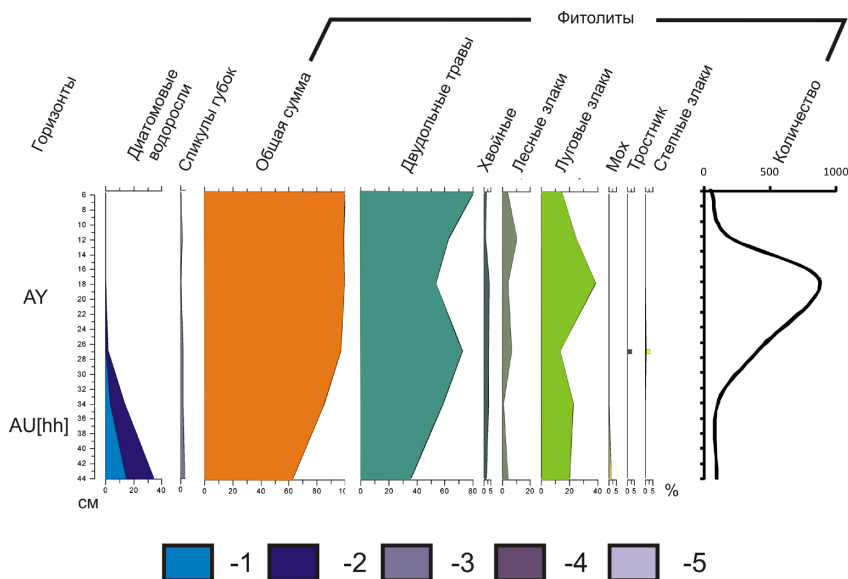


Рис. 1. Микробиоморфный профиль органо-аккумулятивной серогумусовой почвы:

- 1 – диатомовые водоросли целые; 2 – диатомовые водоросли, осколки;
3 – спикулы губок корродированные; 4 – спикулы губок целые;
5 – спикулы губок реликтовые

Fig. 1. Microbiomorphic profile of organo-accumulative gray humic soil:

- 1 – whole diatomic algae; 2 – fragments of diatomic algae;
3 – corroded sponge spicules; 4 – whole sponge spicules; 5 – relic sponge spicules

Во втором гумусовом горизонте на глубине 34–35 см состав микробиоморфной фракции характеризуется наличием большого количества диатомовых водорослей, детрита хвойных и единичной пыльцы (см. рис. 1). В фитолитном спектре преобладают фитолиты луговых трав. Количество диатомовых водорослей позволяет говорить о том, что в данном месте существовал водоем с застойными водами и второй гумусовый горизонт является, скорее всего, сапропелем.

В горизонте В (44–45 см) состав микробиоморфной фракции аналогичен таковому в предыдущем горизонте, но количество диатомовых водорослей (рис. 3, *A*) существенно выше, причем преобладающей группой являются диатомовые с целым скелетом.

Сравнительное полуколичественное содержание микробиоморф /
Comparative semi-quantitative content of microbiomorphs

Горизонты / Horizons	Глубина, см / Depth, cm	Детрит / Detritus	Аморфная органика / Amorphous organics	Диатомовые водоросли / Спикулы губки / Diatomic algae / Sponge spicules	Фитолиты / Phytoliths	Цвет фракции / Fraction colour	Другие частицы / Other particles
Органо-аккумулятивная серогумусовая со вторым гумусовым горизонтом / Organo-accumulative gray humic soil with the second humus horizon							
AY	6–7	++	++	–	++	Бурый / Brown	Детрит мелкий / Small detritus
	12–13	+	+	–//+	+++		
	18–19	+	+	–//+	+++		
	27–28	+	+	+//+	+++		
AU[hh]	34–35	+	+	++//+	+++	Грязно- бурый / Soot- coloured	Детрит хвойных, пыльца / Detritus of conifers, pollen
B	44–45	+	Ед.	++++//+	++		Детрит крупный, гифы / Coarse detritus, hyphae
Дерново-подзолистая почва со вторым гумусовым горизонтом / Soddy-podzolic soil with the second humus horizon							
AU[hh]	21–22	+	+	Ед./Ед.	+++	Бурый / Brown	Детрит мелкий / Small detritus
	26–27	+	++	–//Ед.	+++		
	31–32	+	+	–//+++	+++		
	36–37	+	+	–//+++	+		
	43–44	-	-	Ед./+	+		
AU[hh]	47–48	+	+	–//+++	+		
BT	52–53	+	+	–//+++	+		
BT	57–58	Ед.	-	–//+	+		
Гумусово-квасиглеевая / Humic-quasigley soil							
AU	4–5	+	+	–	+++	Бурый / Brown	Детрит мелкий / Small detritus
	9–10	+	+	–	+++		Детрит хвойных / Detritus of conifers
	14–15	+	+	Ед./–	+++	Черный / Black	Травянистый и древесный детрит, пыльца, корни / Grassy and woody detritus, pollen, roots
	19–20	+	++	–	+	Бурый / Brown	Травянистый и древесный детрит / Grassy and woody detritus
	24–25	+	++	–//Ед.	++	Черно- бурый / Black- brown	Обугленный травянистый и древесный детрит, корни, гифы /
	29–30	+	++	+//+	+++	Черно- бурый / Black- brown	Carbonized grassy and woody detritus, roots, hyphae

Окончание таблицы / Table (end).

Горизонты / Horizons	Глубина, см / Depth, cm	Детрит / Detritus	Аморфная органика / Amorphous organics	Диагетические водоросли / Спикулы губки / Diatom algaе / Sponge spicules	Фитолиты / Phytoliths	Цвет фракции / Fraction colour	Другие частицы / Other particles
<i>Аллювиальная гумусовая / Alluvial-humic</i>							
[AU]	39–40	+	+	-//+++	+	Бурый / Brown	Детрит мелкий / Small detritus
	44–45	+	+	+//+++	+		
	54–55	+	+	+//++	++		
IC	64–65	+	+	-//++	++		

Примечание. Крестиками показано сравнительное содержание микробиоморф: +++ много; ++ средне; + мало; Ед. – единично; - отсутствуют /

Note. Comparative content of microbiomorphs is marked with an +: +++ many, ++ average, + few; Ед. – singular; - absent.

Таким образом, органо-аккумулятивная серогумусовая почва со сложным органопрофилем была сформирована на органогенном субстрате мелкого водоема, который на современном этапе развития почвы фиксируется в профиле как второй гумусовый горизонт. По мере осушения водоема на органогенном субстрате поселилась луговая растительность. Затем, по данным профильного распределения микробиоморфной фракции, луговая почва была погребена (18–19 см). Далее в ходе относительного снижения уровня грунтовых вод в растительном покрове стал преобладать лиственный лес. Сформировался характерный почвенный профиль (верхние 0–19 см). При этом многие морфологические признаки бывших переувлажненных условий функционирования территории и погребения были стерты последующим полугидроморфным процессом почвообразования: ровная нижняя граница сапропеля стала языковатой.

Гумусово-квизиглеевая почва в Классификации почв России (2004) является непосредственным аналогом дерново-глеевой почвы (Классификация почв, 1977), которая считается классическим примером наиболее сохранившейся среднеголоценовой темноцветной почвы. Исследователи полагают, что прототипами данной почвы следует считать лугово-черноземные и луговые почвы, возможно, с признаками осолонцевания и осолодения [8, 9, 24].

По данным микробиоморфного анализа в темно-гумусовом горизонте на глубине 4–5 и 9–10 см отмечено аккумулятивное распределение микробиоморф, характерное для идеальной модели почвообразования [25]. Среди фитолитов в равной доле представлены лесные и луговые злаки (рис. 2), отражающие формирование почвы в условиях смешанного хвойно-лиственного леса.

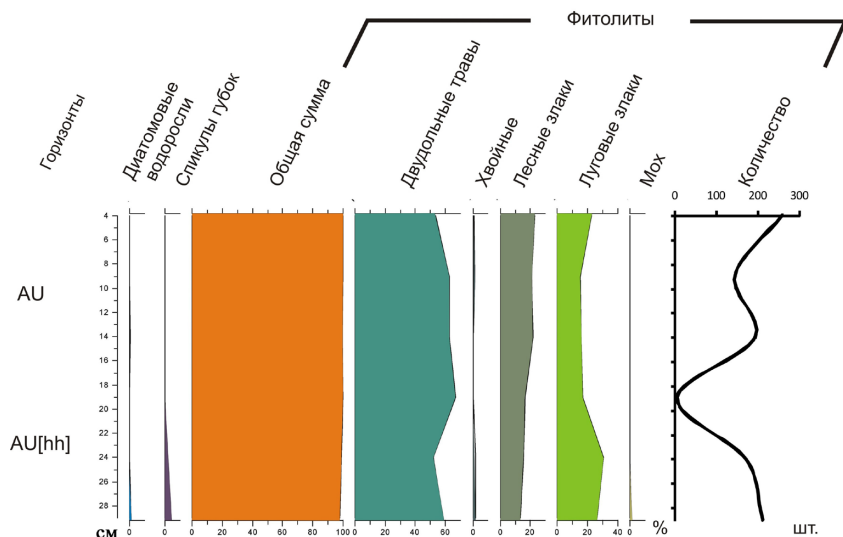


Рис. 2. Микробиоморфный профиль гумусово-квазиглеевой почвы.
Условные обозначения см. на рис. 1

Fig. 2. Microbiomorphological profile of humic-quasigley soil. Symbols: See fig. 1

На глубине 14–15 см в темно-гумусовом горизонте отмечаются повышенное содержание обугленных фитолитов и черный цвет микробиоморфной фракции (см. таблицу, рис. 2). Присутствуют травянистый и древесный детрит, корни, пыльца и спикулы губок. Подобный состав микробиоморф и их морфологический облик являются свидетельством пожара на данном участке. При этом рассматриваемая часть гумусового горизонта является погребенной. Пожар уничтожил сомкнутый растительный покров и вызвал эрозию, в результате которой в микропонижениях произошло погребение почв. Об открытости пространства свидетельствует наличие пыльцы, маркирующей всегда верхнюю часть гумусового горизонта. Погребенный гумусовый горизонт сформирован в условиях повышенной увлажненности в лиственном лесу. Последующее окрашивание гумусом погребенной толщи стерло морфологические признаки бывшего погребения, поэтому горизонт [AU] имеет такой однородный морфологический облик.

На глубине 19–20 см содержится небольшое количество фитолитов. Однако состав спектра отражает также состав растительного покрова, близкого к лиственному лесу (см. рис. 3, E, F). Фитолитов хвойных пород деревьев обнаружено не было. Состав фитолитного спектра свидетельствует об одном из этапов седиментации, но согласно данным микробиоморфного анализа он отличается меньшей проработанностью процессом почвообразования.

На глубине 24–25 см образец обогащен микробиоморфной фракцией, ко-

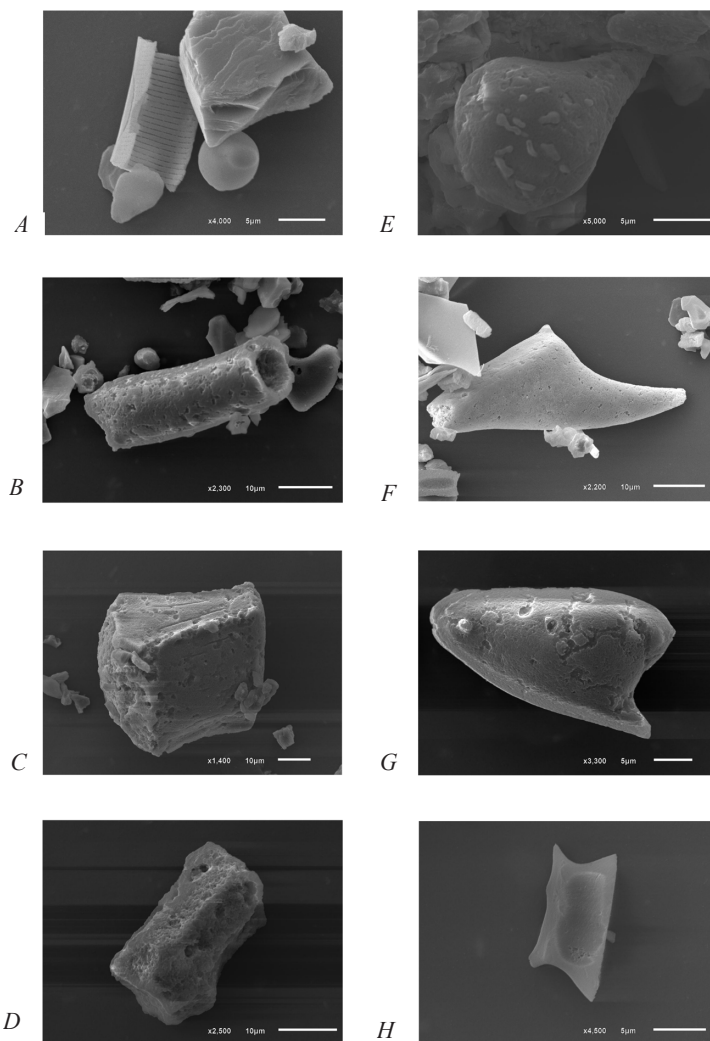


Рис. 3. Разнообразие микробиоморф изученных почв: *A* – диатомовые водоросли (слева) и мох (справа), органо-аккумулятивная серогумусовая почва, горизонт В (44–45 см); *B* – спонгулы губки, дерново-подзолистая почва, горизонт АU[hh] (26–27 см); *C* – фитолит тростника, аллювиальная гумусовая почва, горизонт С (64–65 см); *D* – фитолит хвойных пород деревьев, дерново-подзолистая почва, горизонт АU[hh] (36–37 см); *E, F* – фитолит луговых злаков, гумусово-квасиглеевая почва, горизонт АU (24–25 см); *G* – фитолит лесных злаков, дерново-подзолистая почва, горизонт АU[hh]; *H* – фитолит степных злаков, органо-аккумулятивная серогумусовая почва, горизонт АU[hh] (34–35 см). Фото Д.А. Гаврилов, А.А. Гольева

Fig. 3. Diversity of microbiomorphs of the studied soils: *A* – diatomic algae (left) and moss (right), organo-accumulative gray humic soil, horizon B (44–45 cm); *B* – sponge specula, soddy-podzolic soil, horizon AU[hh] (26–27 cm); *C* – Phragmites phytolith, alluvial humic soil, horizon C (64–65 cm); *D* – phytolith of conifers, soddy-podzolic soil, horizon AU[hh] (36–37 cm); *E, F* – phytolith of meadow crops, humic quasigley soil, horizon AU (24–25 cm); *G* – phytolith of forest crops, soddy-podzolic soil, horizon AU[hh]; *H* – phytolith of steppe crops, organo-accumulative gray humic soil, horizon AU[hh] (34–35 cm). Photo D.A. Gavrilov, A.A. Golyeva

торая представлена в основном фитолитами.

Состав фитолитного спектра аналогичен таковым спектрам вышележащей толщи почвы. Много аморфной органики и обугленного детрита. Обнаружены целые спикеры. На данном этапе почва функционировала под тем же типом растительного покрова, что и в последующем, она снова пережила пожар. Следует отметить, что наличие спикер губок и преобладание луговых злаков над лесными позволяет сделать вывод о распространении луговой почвы на данном участке.

Нижняя часть темно-гумусового горизонта (29–30 см) содержит большое количество фитоцитов, разнообразие и соотношение которых соответствуют ранее рассмотренным фитолитным спектрам разреза. Имеются спикеры и диатомовые водоросли. Много аморфной органики и обугленного детрита. Согласно составу микробиоморфной фракции произрастающие растения на почве также подвергались пожару. Условия почвообразования были гидроморфными.

Таким образом, гумусово-квизиглеевая почва имеет сложное строение профиля, в котором выделяется гумусовый горизонт на глубине 24–30 см, сформированный в более гидроморфных условиях, чем вышележащая толща гумусового горизонта. Этот горизонт является погребенным, так как имеет пик в распределении фитоцитов. Вышележащая толща является серией наносов (4–14 и 14–24 см), которые были переработаны процессами почвообразования в схожих условиях и функционировали под пологом смешанного хвойно-лиственного леса. Данные факты позволяют объяснить генезис большой мощности гумусового горизонта гумусово-квизиглеевой почвы, а также поставить под сомнение ранее высказанное предположение о наибольшей сохранности гумусового горизонта среднеголоценовых темноцветных почв.

Дерново-подзолистая почва со вторым гумусовым горизонтом. Дерново-подзолистая почва с ВГГ согласно схеме позднеголоценовой эволюции темноцветных почв является максимально деградировавшей формой реликтового органо-аккумулятивного горизонта под влиянием подзолообразовательного процесса. Мнения исследователей о прототипе почв, послуживших основой для ВГГ, расходятся. В наиболее ранних работах высказывались предположения о том, что этим прототипом являются луговые и лугово-болотные почвы [8, 10, 23], а в более поздних – черноземы и лугово-черноземные [9]. Н.А. Караваева расширила представления о генезисе ВГГ дерново-подзолистых почв и в своих работах подчеркивает, что ВГГ являются реликтом разных компонентов почвенного покрова территории водораздела среднеголоценовой лесостепи – серых лесных, черноземов выщелоченных и оподзоленных, лугово-черноземных и луговых почв [4].

Микробиоморфное изучение дерново-подзолистой почвы показало, что в верхней части второго гумусового горизонта содержится большое количество фитоцитов с максимумом на глубине 26–27 см, среди которых преобладают луговые злаки при участии лесных (см. рис. 4). Имеется небольшое

количество спикул губок (рис. 3, В) и диатомовых водорослей. По микробиоморфному составу можно сказать, что на данном этапе почва функционировала под пологом лиственного леса.

В средней части ВГГ (31–32 см) отмечаются большое количество микробиоморф и сохранение состава фитолитного спектра относительно вышележащей части горизонта. Но в микробиоморфной фракции содержатся спикулы губок, среди которых есть и представители плейстоценового времени. Обнаружен также единичный фитолит некорродированного степного злака. Данный состав микробиоморфов позволяет сделать вывод о том, что почвенный горизонт сформирован на аллювиальном субстрате, переработанном процессом лугового почвообразования. Наличие реликтовых форм спикул свидетельствует об аллювиальном происхождении этой части почвообразующей породы.

В нижней части ВГГ (36–37 и 43–44 см), в иллювиально-гумусовом (47–48 и 52–53 см) и текстурном (57–58 см) горизонтах в составе микробиоморфной фракции отмечается большее количество спикул. Фитолитов мало. Состав микробиоморфов отражает аллювиальный генезис почвообразующей породы, а также повышенную увлажненность условий почвообразования времени начала формирования ВГГ.

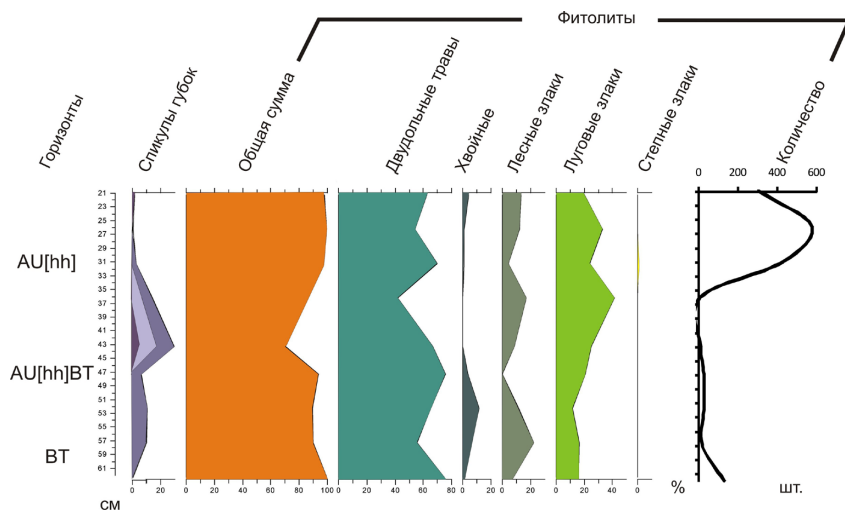


Рис. 4. Микробиоморфный профиль дерново-подзолистой почвы.
Условные обозначения: см. рис. 1

Fig. 4. Microbiomorphic profile of soddy-podzolic soil. Symbols: See fig. 1

Таким образом, почвообразующая порода сформирована в условиях повышенной обводненности территории (аллювий). По мере уменьшения увлажненности на аллювии формировалась луговая почва и распространялся лиственный лес. Максимум в профильном распределении микробиоморф-

ной фракции в верхней границе ВГГ позволит выделить этап погребения почвы. Отсутствие фитолитов степных злаков в микробиоморфных спектрах ВГГ в гумусово-квизиглеевой и дерново-подзолистой почвах позволяет отрицать раннее предположение исследователей о распространении черноземно-луговых почв в среднем голоцене на рассматриваемой территории, а скорее всего, предполагать общие экологические условия их формирования в гидроморфных условиях.

Аллювиальная гумусовая почва. Все исследователи вторых гумусовых горизонтов для среднего голоцена отмечали широкое развитие луговых и лугово-болотных почв в современных границах южно-таежной подзоны. Ведущее место среди факторов формирования этих типов почв отводилось климату, который характеризовался как более влажный и теплый. Но по данным микробиоморфного анализа обнаруженные признаки обширного распространения аллювиальных отложений, существования открытых водоемов и гидроморфных условий почвообразования на территории части водораздела реки Икса позволяют связывать генезис ВГГ с дополнительной увлажненностью территории в условиях высокого уровня грунтовых и речных вод. Последующее позднеголоценовое изменение условий почвообразования – снижение уровня грунтовых вод и уменьшения разлива рек – можно объяснить не столько изменением климата в сторону похолодания, сколько врезанием речной сети в относительно податливый лёссовый материал. Для доказательства этого предположения нами была исследована аллювиальная гумусовая почва, находящаяся на коренном берегу реки Икса на три метра выше меженного уреза воды под пологом зрелого осиново-кедрово-соснового разнотравного леса.

При морфологическом обследовании строения аллювиальной гумусовой почвы на глубине 44–60 см было отмечено наличие ВГГ. В слоях на глубине 36–37, 44–45 и 54–55 см в составе микробиоморф преобладают спиккулы губок с максимумом в верхней части горизонта (рис. 5), большинство имеют целый скелет. Данный состав микробиоморф характеризует речной аллювий. На глубине 44–45 и 54–55 см отмечается наличие диатомовых водорослей и фитолитов тростника, что маркирует замедленное течение вод и пойменные условия увлажнения профиля.

В аллювиальном слое на глубине 64–65 см в составе микробиоморф преобладают спиккулы, среди которых встречаются реликтовые формы. Обнаружен фитолит тростника (см. рис. 3, С).

Таким образом, согласно морфологическим и микробиоморфным данным второй темно-гумусовый горизонт является аналогом слабо развитой пойменной почвы, которая сформирована в условиях синлитогенеза. Погребение пойменной почвы на глубине 44–60 см и выход на современном этапе аллювиальной гумусовой почвы из пойменного режима функционирования позволяют утверждать, что русло реки Икса на протяжении голоцена врезается в лёссовую породу.

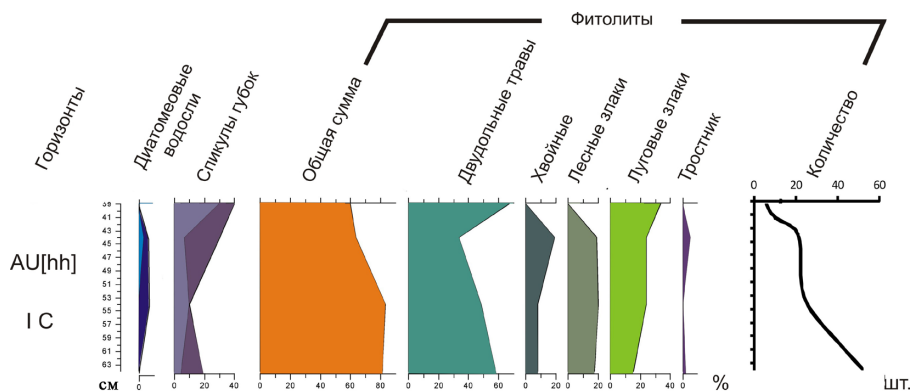


Рис. 5. Микробиоморфный профиль аллювиальной гумусовой почвы.
Условные обозначения: см. рис. 1

Fig. 5. Microbiomorphical profile of alluvial humic soil. Symbols: See fig. 1

Заключение

Применение микробиоморфного метода в исследовании почв южно-таёжной подзоны Западной Сибири со сложным органопрофилем позволило определить ряд принципиальных моментов в объяснении генезиса вторых гумусовых горизонтов.

Почвообразующая порода, на которой происходило формирование вторых гумусовых горизонтов, а также сами ВГГ несут в себе информацию о переувлажненных условиях функционирования территории исследования в плейстоцене (реликтовые формы спикул губок) и ранне-среднем голоцене.

Образование ВГГ связано с улучшением дренируемости территории в ходе углубления русла реки Иксы и, как следствие, – расчлененности рельефа, что подтверждается довольно высоким расположением в профиле ВГГ аллювиальной гумусовой почвы относительно современного меженного уреза воды, а также формированием среднеголоценовых луговых почв на аллювиальном субстрате.

Залегающие на некоторой глубине темноцветные гумусированные прослойки (горизонты) в изученных профилях являются реликтом лугово-болотного почвообразования, а также педолитореликтом, образованным в результате аллювиального отложения органического материала или накопления его в условиях маловодного водоёма (сапропель).

По данным микробиоморфного анализа не было выявлено изменений в растительном покрове, выходящих за рамки зональных характеристик южной тайги (подтайги), но следует отметить большую распространенность в прошлом интразонального лугового ландшафта (лугово-болотных почв) от-

носителем современности. Отмечены флуктуации между лиственными и хвойно-лиственными лесами, которые можно объяснить уменьшением обводненности территории или постпирогенными сукцессиями.

Механизм образования вторых гумусовых горизонтов почв южно-таежной подзоны Западной Сибири связан с их погребением, а не с наложением процесса подзолообразования на черноземообразование, как предполагалось ранее [9].

Гумусово-квизиглеевая почва имеет сложный генезис органопрофиля, в котором нижняя часть гумусового горизонта (второй гумусовый горизонт) погребена под педогенно переработанными впоследствии осадками.

В микробиоморфных спектрах ВГГ во всех почвах отмечается небольшая доля представителей степных злаков, не имеющих следов коррозии, которая может образоваться в результате воздействия почвенных процессов. Появление представителей степной флоры объясняется привносом их с более засушливых территорий водосбора (более высокие элементы рельефа). Присутствие степных злаков и факт погребения лугово-болотных почв под толщей отложений может также маркировать кратковременный этап аридизации, не связанный с генезисом вторых гумусовых горизонтов.

Литература

1. Пономарева В.В., Точельников Ю.С. Некоторые данные о составе и свойствах гумуса и вопросы генезиса почв со вторым гумусовым горизонтом южной тайги Западной Сибири // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. 1968. Вып. 20. С. 23–32.
2. Нечаева Е.Г., Лайвиньш М.Я. Закономерности пространственного распределения подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. 1970. Вып. 25. С. 38–48.
3. Добровольский Г.В., Афанасьева Т.В., Василенко В.И., Ремезова Г.Л. О генезисе и географии почв Томского Приобья // Почвоведение. 1969. № 10. С. 3–12.
4. Караваева Н.А. Генезис и эволюция второго гумусового горизонта в почвах южной тайги Западной Сибири // Почвообразование и выветривание в гумидных ландшафтах. М. : Наука, 1978. С. 133–157.
5. Соколов И.А., Гаджиев И.М., Курачев В.М., Хмелев В.А. О генезисе и эволюции тектурно-дифференцированных почв // Генезис, эволюция и география почв Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1988. С. 89–98.
6. Драницын Д.А. Вторичные подзолы и перемещение подзолистой зоны на север Обь-Иртышского водораздела // Известия Докучаевской почвенной комиссии. 1914. № 2. С. 1–34.
7. Горшенин К.П., Сельская Н.В. Почвы Рыбинско-Карагалинского заболоченного пространства // Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева. 1929. № 1. С. 3–84.
8. Уфимцева К.А. Почвы южной части таёжной зоны Западно-Сибирской равнины. М. : Колос, 1974. 203 с.
9. Гаджиев И.М. Эволюция почв южной тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1982. 455 с.
10. Петров Б.Ф. К вопросу о происхождении второго гумусового горизонта в подзолистых почвах Западной Сибири // Труды Томского университета. 1937. Т. 92. С. 43–69.

11. Будина Л.П., Ерохина А.А. Генетические особенности дерново-подзолистых глееватых холодных почв со вторым гумусовым горизонтом Красноярского края // Почвоведение. 1969. № 10. С. 13–28.
12. Дюкарев А.Г. Ландшафтно-динамические аспекты таежного почвообразования в Западной Сибири. Томск : Науч.-техн. литература, 2005. 283 с.
13. Макеев А.О. Поверхностные палеопочвы лёссовых водоразделов Русской равнины. М. : Молнет, 2012. 260 с.
14. Гольева А.А. Микробиоморфные комплексы природных и антропогенных ландшафтов: генезис, география, информационная роль. М.: УРСС, 2008. 256 с.
15. Golyeva A. Biomorph analysis as a part of soil morphological investigations // Catena. 2001. № 43. P. 217–230. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0341-8162\(00\)00165-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0341-8162(00)00165-X)
16. Гольева А.А. Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. Москва ; Сыктывкар ; Элиста, 2001. 140 с.
17. Piperno D.R. Phytolith analysis: an archaeological and geological perspective. San Diego : Academic Press, 1988. 280 p.
18. Piperno D.R. Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists. Maryland : AltaMiraPress, 2006. 238 p.
19. Golyeva A. Various phytolith types as bearers of different kinds of ecological information // Plant, People and Places – Recent Studies in Phytolith Analysis. Madella M., Debora Z. (eds.). Oxbow, Oxford, 2007. P. 196–208.
20. Byron Sudbury J. Quantitative phytolith analysis: a working example from modern prairie soils and buried Holocene A horizons. Ponca City, Oklahoma : Phytolith Press, 2011a. 288 p.
21. Byron Sudbury J. Sponge Spicules in the Opossum Creek soil profile, Nowata County // Biogenic silica from an Opossum Creek soil profile, Nowata County, Oklahoma USA. Byron Sudbury, J. (ed.). Oklahoma : Phytolith Press, 2011b. P. 75–103.
22. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Почвы Васюганской равнины со сложным органо профилем // Почвоведение. 2011. Т. 44, № 5. С. 525–538.
23. Гаджиев И.М. О генезисе вторичноподзолистых почв Васюганья. Генезис почв Западной Сибири // Труды Биологического института. 1964. Вып. 12. С. 5–16.
24. Добровольский Г.В., Афанасьева Т.В., Василенко В.И. О возрасте и реликтовых признаках почв Томского Приобья // Материалы к симпозиуму 4-го совещания географов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1969. С. 117–119.
25. Targulian V.O., Goryachkin S.V. Soil memory: types of record, carriers, hierarchy and diversity // Revista Mexicana de Ciencias Geologicas. 2004. Vol. 21, is. 1. P. 1–8.

*Поступила в редакцию 16.12.2013 г.; повторно 14.01.2014 г.;
принята 19.04.2014 г.*

Авторский коллектив:

Гаврилов Денис Александрович – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: denis_gavrilov@list.ru

Гольева Александра Амуриевна – д-р геогр. наук, в.н.с. лаборатории географии и эволюции почв Института географии РАН (г. Москва, Россия).

E-mail: alexandragolyeva@rambler.ru

Denis A. Gavrilov¹, Alexandra A. Golyeva²

¹ *Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation.*

E-mail: denis_gavrilov@list.ru

² *Laboratory of Soil Geography and Evolution, Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation.*

E-mail: alexandragolyeva@rambler.ru

Microbiomorphic research of soils with the second humus horizon of the West Siberian southern taiga subzone (Russia)

This work was partially supported by RFBR grant №13-05-90708 mol_rf_nr

Long-term studying of such wide-spread phenomenon in the southern taiga subzone as the second humus horizon made researchers create the theory of illuvial or relict genesis. At the present stage, the theory of relict genesis is the most proved. The problems of determining the soils which served as the bases for the second humus horizons forming have not been solved so far. Different soils of steppe and forest-steppe zones of automorphic and semihydromorphic soil forming conditions (Chernozems, Meadow-Chernozems, Chernozem-Meadow or Meadow-Bog and Meadow-Forest soils) are supposed to be original ancient soils. The question how the second humus horizons are formed is still being discussed. Our article is devoted to the results of studies on microbiomorphs (phytoliths, diatoms, sponges, pollen and spores) to reveal regional peculiarities of forming the second humus horizons of the Western Siberian southern taiga subzone soils.

The studied objects are located within the Vasyugan plain (Tomsk oblast, Russia). A series of broken sections covers basic varieties of soils with the second humus horizon (AU[hh]), which are located in different geomorphological positions relative to the Iksha riverbed. The examination included two stages: field observation with sampling and further cameral treatment with isolating and studying the microbiomorphic fraction. Our results have demonstrated that the second humus horizons are relicts of meadow-bog pedogenesis and also pedolythorelicts formed due to alluvial sedimentation of organic material or its accumulation in water-short lake (sapropel). The second humus horizon genesis is connected with drainage improvement of the territory due to the Iksha riverbed becoming deeper. The second humus horizons forming within the profile is the result of regional sedimentation stage and their burning. According to microbiomorphic analysis data, we have not revealed any phytocenosis changes overcoming subtaiga zonal characteristics. The studying results expand the knowledge of the second humus horizon genesis and of evolution of soil forming conditions in the Western Siberian south-taiga subzone in the second half of Holocene.

The article contains 5 figures, 1 table and 25 ref.

Key words: the second humus horizon; microbiomorphic analysis; phytoliths; sponges; meadow-bog pedogenesis; buried soils.

References

1. Ponomareva VV, Tochelnikov IuS. Nekotorye dannye o sostave i svoystvakh gumusa i voprosy genezisa pochv so vtorym gumusovym gorizontom yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Some data on the composition and properties of humus and genesis problems of soils with the second humus horizon of southern taiga in West Siberia]. *Doklady Instituta geografii Sibiri i Dal'nego Vostoka – Proceedings of the Institute of Geography of Siberia and the Far East*. 1968;20:23-32. In Russian
2. Nechaeva EG, Laivins MIA. Zakonomernosti prostranstvennogo raspredeleniya podzolistykh pochv so vtorym gumusovym gorizontom [Spatial distribution patterns of podzolic soils with the second humus horizon]. *Doklady Instituta geografii Sibiri i Dal'nego Vostoka – Proceedings of the Institute of Geography of Siberia and the Far East* 1968;25:38-48. In Russian
3. Dobrovolskii GV, Afanaseva TV, Vasilenko VI, Remezova GL. O genezise i geografii pochv Tomskogo Priob'ya [On genesis and geography of soils of Tomsk Priobje]. *Pochvovedenie*. 1969;10:3-12. In Russian
4. Karavaeva NA. Genezis i evolyutsiya vtorogo gumusovogo gorizonta v pochvakh yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Genesis and evolution of the second humus horizon in the soils of southern taiga of Western Siberia]. *Pochvoobrazovanie i vyvetrivanie v gumidnykh landshaftakh* [In: *Pedogenesis and Weathering in Humid Landscapes*]. Targulian VO, editor. Moscow: Nauka; 1978. p.133-157. In Russian
5. Sokolov IA, Gadzhiev IM, Kurachev VM, Khmelev VA. O genezise i evolyutsii teksturno-differentsirovannykh pochv [On genesis and evolution of texture-differentiated soils]. *Genezis, evolyutsiya i geografiya pochv Zapadnoy Sibiri* [In: *Genesis, Evolution and Geography of Soils in Western Siberia*]. Novosibirsk: "Nauka" Sibirskoe Otdelenie; 1988. p.89-98. In Russian
6. Dranitsyn DA. Vtorichnye podzoly i peremeshchenie podzolistoy zony na sever Ob'-Irtyskogo vodorazдела [Secondary podzols and the shift in the podzol zone in the northern part of the Ob'-Irtysk watershed]. *Izvestiya Dokuchaevskoy pochvennoy komissii – Proceedings of Dokuchaev Soil Commission*. 1914;2:1-34. In Russian
7. Gorshenin KP, Selskaia NV. Pochvy Rybinsko-Karagalinskogo zabolochennogo prostranstva [Soils of the Rybinsk-Karagalinskii wetland space]. *Trudy Pochvennogo instituta im. V.V. Dokuchaeva – Proceedings of V.V. Dokuchaev Soil Science Institute*. 1929;1:3-84. In Russian
8. Ufimtseva KA. Pochvy yuzhnoy chasti taezhnoy zony Zapadno-Sibirskoy ravniny [Soils of the southern taiga zone of the West Siberian plain]. Moscow: Kolos; 1974. 203 p. In Russian
9. Gadzhiev IM. Evolyutsiya pochv yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Evolution of taiga soils in Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka; 1982. 455 p. In Russian
10. Petrov BF. K voprosu o proiskhozhdenii vtorogo gumusovogo gorizonta v podzolistykh pochvakh Zapadnoy Sibiri [On the origin of the second humus horizon in the Western Siberian podzolic soils]. *Trudy Tomskogo Universiteta – Proceedings of Tomsk University*. 1937;92:43-69. In Russian
11. Budina LP, Erokhina AA. Geneticheskie osobennosti dernovo-podzolistykh gleevatykh kholodnykh pochv so vtorym gumusovym gorizontom Krasnoyarskogo kraya [Genetic features of sod-podzolic gleysolic cold soils with second humus horizon of Krasnoyarsk Kray]. *Pochvovedenie*. 1969;10:13-28. In Russian
12. Dyukarev AG. Landshaftno-dinamicheskie aspekty taezhnogo pochvoobrazovaniya v Zapadnoy Sibiri [Landscape and dynamic aspects of taiga soil formation in Western Siberia]. Tomsk: NTL Publishing; 2005. 284 p. In Russian
13. 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

14. Golyeva AA. Phytoliths and their information role in natural and archeological objects. Moscow-Syktvykar-Elista: Polteks; 2011. 140 p. In Russian
15. Golyeva AA. Biomorphic analysis as a part of soil morphological investigations. *Catena*. 2001;43(3):217-230. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0341-8162\(00\)00165-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0341-8162(00)00165-X)
16. Golyeva AA. Microbiomorphic analysis as a tool for natural and anthropogenic landscape: genesis, geography, information. Moscow: URSS; 2008. 256 p. In Russian
17. Piperno DR. Phytolith analysis an archaeological and geological perspective. San Diego: Academic Press; 1988. 280 p.
18. Piperno DR. Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists. Maryland: AltaMiraPress, Lanham MD; 2006. 238 p.
19. Golyeva AA. Various phytolith types as carriers of different kinds of ecological information. In: *Plant, People and Places – Recent Studies in Phytolith Analysis*. Madella M, Debora Z, editors. Oxford: Oxbow Books; 2007. p. 204-208.
20. Sudbury JB. Quantitative phytolith analysis: a working example from modern prairie soils and buried holocene A horizons. Ponca City, Oklahoma: Phytolith Press; 2011. 288 p.
21. Sudbury JB. Sponge spicules in the opossum creek soil profile, Nowata County. In: *Bio-genic silica from an Opossum Creek soil profile, Nowata County, Oklahoma USA*. Sudbury JB, editor. Oklahoma: Phytolith Press; 2011. p. 75-103.
22. Dyukarev AG, Pologova NN. Soils of the Vasyugan Plain with complex organic profiles. *Eurasian Soil Science*. 2011;44(5):480-492. doi: 10.1134/S106422931105005X
23. Gadzhiev IM. O genezise vtorichnopodzolistykh pochv Vasyugan'ya. Genezis pochv Zapadnoy Sibiri. Genesis of soils of Western Siberia [On genesis of secondary podzol soils of the Vasyugan plain]. *Trudy Biologicheskogo Instituta – Proceedings of the Biological Institute*. 1964;12:5-16. In Russian
24. Dobrovolskii GV, Afanaseva TV, Vasilenko VI. O vozraste i reliktovykh priznakakh pochv Tomskogo Priob'ya [On the age and properties of relict soils of Tomsk Priobje]. Materialy k simpoziumu 4 soveshchaniya geografov Sibiri i Dal'nego Vostoka [*Proceedings of the Symposium for the 4th Meeting of the Siberian and Far Eastern Geographers*]. Novosibirsk. 1968. p.117-119. In Russian
25. Targulian VO, Goryachkin SV. Soil memory: types of record, carriers, hierarchy and diversity. *Revista Mexicana de Ciencias Geologicas*. 2004;21(1):1-8.

Received 16 December 2013;

Revised 14 January 2014;

Accepted 19 April 2014

УДК 631.48 (571.63)

Л.А. Латышева

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

Влияние антропогенной трансформации лесной растительности на динамику содержания и состава гумуса в буроземах островных территорий юга Приморья

На примере острова Русский рассматривается динамика содержания и состава гумуса в буроземах, сформированных под растительными сообществами, находящимися на разной стадии антропогенной трансформации. Выявлено, что в ходе антропогенной деградации лесной растительности в распространенных на острове буроземах активизируются процессы гумусообразования и гумусонакопления и создаются предпосылки для развития иллювиально-гумусового процесса почвообразования. Это проявляется в динамике внутрипрофильной дифференциации содержания в буроземах гумуса, его запасов (особенно в подметровом слое) и качественного состава. Установлено, что от буроземов дубовых лесов с очень слабо развитым травяно-кустарниковым ярусом к буроземам изреженных дубовых лесов с хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом (преимущественно из лещины) в составе гумуса значительно возрастает доля черных гуминовых кислот, повышается подвижность их гумуса. При этом тип гумуса изменяется с гуматно-фульватного на фульватно-гуматный не только в верхней части почвенного профиля, но и в средней.

Ключевые слова: Южное Приморье; антропогенная деградация растительности; динамика; содержание гумуса; состав гумуса.

Введение

Территория прибрежно-островных экосистем юга Дальнего Востока по почвенно-географическому районированию России [1] относится к Южно-Сихотэ-Алинской горной провинции горных бурых лесных почв Восточной буроземной области с зональным буроземным типом почв.

В отличие от буроземов континентальной части юга Приморья, систематических исследований буроземов островных территорий практически не проводилось, в то время как почвообразование на рассматриваемой территории имеет ряд специфических и характерных черт. Островные экосистемы в наибольшей степени испытывают влияние океанического климата, обуславливающего пониженные значения среднемесячных температур, повышенное количество осадков и дней с туманами по сравнению с континентальной территорией юга Приморья. Отличительной чертой островного почвообразования является активное геохимическое воздействие моря на островные

экосистемы в целом и их почвенный покров в частности. Оно выражается в дополнительном поступлении на территорию островов морских солей в процессе импультверизации их с поверхности моря, при конденсации влаги морских туманов, а также с атмосферными осадками [2].

Помимо этого, на условия почвообразования значительное влияние оказывает возрастающая с каждым годом антропогенная деградация лесной растительности островов (за счет рубок и пожаров) и замена ее на травяно-кустарниковые, травянистые растительные сообщества. Увеличение в напочвенном покрытии травяно-кустарниковой растительности способствует активизации биологического круговорота веществ и аккумуляции зольных элементов в почве и создает оптимальное сочетание температуры и влажности для жизнедеятельности разлагающих растительные остатки микроорганизмов [3].

Эти биотические и геохимические особенности формирования островных буроземов проявляются в динамике состава и свойств их почвенных растворов [2], физико-химических показателей, профильной миграции гумусовых веществ, и как следствие, содержания и составе их гумуса, обуславливая формирование морфологического разнообразия этих буроземов.

Выявление закономерностей в пространственной динамике содержания гумуса, его группового и фракционного состава в ряду островных буроземов растительных сообществ разной стадии антропогенной трансформации представляет несомненный научный интерес и является целью наших исследований.

Материалы и методики исследований

В качестве объекта исследования был выбран самый крупный остров в заливе Петра Великого (Японское море) – остров Русский. Географические координаты острова: 43° 00'' с.ш., 131° 50'' в.д.; площадь – около 100 км², длина – 18 км, ширина – 13 км. От материковой части г. Владивостока его отделяет пролив Босфор Восточный шириной около 1 км. Характерным типом рельефа острова является низкогорье с абсолютными высотами до 300 м. Большая часть его сложена гранитами, гранодиоритами, диоритами, которые на западе острова сменяются песчаниками, алевролитами, аргиллитами, конгломератами. Климат резко выраженный муссонный, с высокими значениями годовых осадков, повышенной конденсацией влаги туманов, значительным числом дней с морозящими дождями [4].

Современная лесная растительность острова представлена вторичными дубовыми, дубово-липовыми лесами. Под воздействием систематических рубок и пожаров распространенные здесь в начале XIX в. хвойно-широколиственные леса трансформировались в дубовые и дубово-липовые, а последние – в изреженные дубняки с хорошо развитым травяно-кустарнико-

вым ярусом, злаково-разнотравные растительные сообщества. Лесистость сократилась до 50% [5, 6].

В почвенном покрове острова преобладают зональные для данной территории типы почв – буроземы типичные и буроземы темные [7–9]. Наряду с указанными типами буроземов были выделены ареалы специфических, не свойственных для континентальной части Приморья буроземов – буроземов темных иллювиально-гумусовых [8, 9], особенности формирования и распределения которых остаются пока недостаточно изученными.

Исследования динамики содержания и состава гумуса в островных буроземах проводились в ряду антропогенно трансформированных растительных сообществ, включающих: дубовые леса с очень слабо развитым травяно-кустарниковым ярусом → изреженные дубовые леса с примесью мелколиственных пород и сравнительно хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом → изреженные дубовые леса с хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом (преимущественно из лещины).

В отобранных образцах почв определяли гумус, его фракционно-групповой состав. Лабораторно-аналитические исследования выполнены с использованием общепринятых в почвоведении методов. Физико-химические показатели исследуемых буроземов были получены ранее и опубликованы [8].

Результаты исследований и обсуждение

Антропогенная деградация лесной растительности острова сопровождается изменением видового состава древостоя, уменьшением его сомкнутости и прогрессирующим развитием травянистого и кустарникового (преимущественно из лещины) ярусов. В результате усиливается влияние переноса солей на процессы почвообразования в распространенных здесь буроземах, повышается скорость биологического круговорота веществ, благодаря более богатому зольными элементами травянисто-кустарниковому опаду; как следствие, заметно увеличивается в составе обменных катионов ППК содержание кальция и магния как биогенного, так и морского происхождения.

Изменение условий формирования островных буроземов способствует активизации в их профиле процессов гумусообразования и гумусонакопления и создает предпосылки для развития иллювиально-гумусового процесса почвообразования. В зависимости от интенсивности проявления аккумулятивно-гумусового и иллювиально-гумусового процессов почвообразования в буроземах исследуемой территории выделены буроземы типичные, буроземы темные, буроземы темные иллювиально-гумусовые.

Буроземы типичные приурочены к дубовым, дубово-липовым лесам с очень слабо развитым травяно-кустарниковым ярусом и имеют следующее строение почвенного профиля: О–АУ–ВМ–ВМС; разрез 27-02; заложен в центральной части острова. Верхняя часть склона восточной экспозиции, крутизной 7°. Абсолютная высота 105 м над ур. м.

Под изреженными дубняками со сравнительно хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом описаны буроземы темные: О–АУ–АУВМ–ВМС; разрез 21-02; заложен в северо-восточной части острова. Верхняя треть склона восточной экспозиции крутизной 10°. Абсолютная высота 70 м над ур. м.

Под изреженными дубняками с хорошо развитым кустарниковым ярусом и травянистым напочвенным покровом, а также под травянисто-кустарниковыми зарослями или травянистыми (преимущественно гмелинополынными) группировками формируются буроземы, выделенные нами как буроземы темные иллювиально-гумусовые: О–АУ–АУВМ_{hi}–ВМ_{hi}–ВМС; разрез 23-02; заложен в северо-восточной части острова. Склон северо-восточной экспозиции крутизной 10°. Абсолютная высота 40 м над ур. м. Более подробное описание морфологических характеристик буроземов и участков, на которых они формируются, приведено в ряде публикаций [8, 9].

Специфика зольного состава и биологического круговорота, свойственная отдельным растительным видам и сообществам, отчетливо отражается в физико-химических показателях почв [10–12], обуславливая их динамику. В буроземах острова при увеличении в составе растительных сообществ, под которыми они формируются, травяно-кустарникового яруса отмечаются рост содержания в них гумуса (11,02–14,05–14,92%), повышение степени насыщенности почв основаниями (82–87–95%) на фоне уменьшения содержания обменного водорода (6,18–6,20–1,87 мг-экв/100 г) и величины гидролитической кислотности (12,32–11,87–7,61 мг-экв/100 г почвы) [8].

Буроземы типичные характеризуются более кислой реакцией среды, наименее низким содержанием гумуса, обменных оснований и меньшими значениями степени насыщенности ими. Формирование гумусового профиля этих буроземов определяется аккумулятивно-гумусовым процессом почвообразования, а распределение по профилю характеризуется как регрессивно-аккумулятивное. Основная часть гумуса этих буроземов аккумулируется в верхней части профиля (11,02%), а в горизонте ВМ содержание его резко падает до 2,00%.

При антропогенной трансформации островных дубняков в изреженные дубняки со сравнительно хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом и в дубовые леса с хорошо развитым кустарниковым ярусом часто с преобладанием лещины изменяется морфологический облик гумусового профиля в буроземах острова: появляются темные гумусовые затеки в нижней части гумусового горизонта, увеличиваются интенсивность темно-серых цветов в его окраске и мощность. В формирующихся при этом буроземах темных и буроземах темных иллювиально-гумусовых мощность гумусово-аккумулятивного горизонта А+АВ возрастает до 38 и 53 см соответственно (по сравнению с 8 см в буроземах типичных) [8, 9]. Профильная дифференциация содержания гумуса в этих буроземах предопределяется развитием в них иллювиально-гумусового процесса почвообразования. Это наглядно иллюстрируется содержанием гумуса в этих буроземах как в верхней части

профиля (14,05–14,9%), так и в средней (3,41–6,23%). По гумусонакоплению в верхнем полуметровом слое буроземы темные иллювиально-гумусовые (309,7 т/га) значительно опережают буроземы типичные (167,4 т/га) и буроземы темные (213,54 т/га) [10].

Помимо этого, состояние и состав растительности оказывают прямое влияние на состав образующихся продуктов разложения и гумификации, состав водорастворимой фракции органического вещества в подстилке и почве [13], обуславливая динамику внутрипрофильной дифференциации почвенного гумуса.

Групповой и фракционный состав гумуса буроземов острова Русский
(числитель – % веса почвы, знаменатель – % $C_{\text{общ}}$) /

Group and fractional humus composition of burozems on Russky Island (numerator – % of soil weight, denominator – % of C_{total})

Глубина горизонта, см / Horizon depth, cm	C _{общ} / C _{total} ? %	Гуминовые кислоты / Humic acids				Фульвокислоты / Fulvic acids					HO* NR*	C _{гк} / C _{фк} / C _{гк</}
--	---	------------------------------------	--	--	--	---------------------------------	--	--	--	--	------------	---

* Негидролизуемый остаток / Nonhydrolyzed residue.

Буроземы, формирующиеся под дубовыми лесами с очень слабо развитым травяно-кустарниковым ярусом, характеризуются гуматно-фульватным типом гумуса, отношение $C_{\text{гк}} / C_{\text{фк}}$ составляет 0,8. С глубиной в составе гумуса резко возрастает доля фульвокислот за счет наиболее агрессивной и подвижной фракции ФК-1a и тип гумуса изменяется на очень фульватный.

В групповом составе гумуса буроземов темных под изреженными дубняками со сравнительно хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом и буроземов темных иллювиально-гумусовых под изреженными дубняками с хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом явно преобладают гуминовые кислоты; соотношение $C_{гк}/C_{фк}$ увеличивается до 1,03–1,15 соответственно, а тип гумуса изменяется на фульватно-гуматный.

Характерной особенностью буроземов темных иллювиально-гумусовых, отличающей их от других буроземов острова, является фульватно-гуматный тип гумуса не только в верхнем гумусово-аккумулятивном ($C_{гк}/C_{фк} - 1,15$), но и в иллювиально-гумусовом горизонтах ($C_{гк}/C_{фк} - 1,08$). Данные фракционного состава гумуса этих буроземов свидетельствуют о более высоком по сравнению с другими буроземами содержании гуминовых кислот и их отдельных фракций в пределах всего почвенного профиля.

В группе гуминовых кислот всех исследуемых буроземов преобладает фракция, связанная с подвижными полуторными оксидами (ГК-1).

Распределение фракции ГК-1 по профилю буроземов темных и буроземов темных иллювиально-гумусовых свидетельствует об усилении подвижности гумуса и отражает развитие в этих почвах иллювиально-гумусового процесса почвообразования. Максимум относительного содержания этой фракции в буроземах темных иллювиально-гумусовых приурочен к горизонту AUBMhi (18,28% $C_{общ}$). В буроземах темных отмечается рост относительного содержания этой фракции от гумусово-аккумулятивного горизонта к горизонту ВМС. В буроземах типичных содержание фракции ГК-1 постепенно убывает от гумусово-аккумулятивного горизонта вниз по профилю, что в целом типично для гумуса этого типа буроземов.

Определяющими показателями качественного состава гумуса островных буроземов являются уровень содержания фракции черных гуминовых кислот (ЧГК) и характер ее профильного распределения.

Буроземы под изреженными дубняками с хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом выделяются как абсолютно, так и относительно более высоким содержанием фракции ЧГК (9,13–6,09–3,38% от $C_{общ}$) по всей почвенной толще. Значительное количество фракции ЧГК и обуславливает преимущественно более глубокую и темную окраску их гумусового профиля по сравнению с другими буроземами острова.

В буроземах, формирующихся под дубовыми лесами с очень слабо развитым травяно-кустарниковым ярусом, почти все гуматы кальция аккумулируются в верхнем горизонте (4,38% $C_{общ}$); вниз по профилю содержание их падает до 1,18% $C_{общ}$ в горизонте ВС.

Распределение фракции ЧГК по профилю буроземов темных равномерно убывающее, основная часть (8,47% $C_{общ}$) этой фракции осаждается в гумусово-аккумулятивном горизонте почв, но и в горизонте AUBM ее содержится достаточно высокое количество (4,57% $C_{общ}$).

В закономерностях распределения группы гуминовых кислот фракции ГК-3 существенных различий в сравниваемом ряду буроземов не обнаружено. Содержание этой фракции во всех буроземах острова значительно (7,36–9,2% от $C_{\text{общ}}$), а распределение по профилю – постепенно убывающее.

В составе фульвокислот верхнего гумусово-аккумулятивного горизонта во всех буроземах острова преобладает фракция кислот, связанных с кальцием (ФК-Са). Наиболее высокие показатели абсолютного содержания этой фракции отмечают в профиле буроземов темных иллювиально-гумусовых. Эти же буроземы выделяются и более высокими значениями содержания ЧГК+ФК-Са. Доля ФК-Са понижается по профилю с глубиной. В нижних минеральных горизонтах буроземов типичных на первое место по накоплению выходит фракция агрессивных фульвокислот ФК-1а (22,5–23,52% $C_{\text{общ}}$), а в буроземах темных и буроземах темных иллювиально-гумусовых – фракция фульвокислот, прочно связанных с глинистыми минералами, – 3ФК (8,86–16,50% $C_{\text{общ}}$) при значительном накоплении фракции 2ФК (8,44–13,75% $C_{\text{общ}}$).

Заключение

Результаты проведенных нами исследований почвенно-растительного покрова острова Русский свидетельствуют о взаимосвязи между динамикой содержания и состава гумуса в буроземах и характером антропогенной трансформации растительности, под которой они формируются.

В условиях активного геохимического воздействия моря на процессы почвообразования антропогенная деградация лесной растительности острова сопровождается изменением направленности процессов гумусообразования в буроземах в сторону усиления гуматности их гумуса. От буроземов дубовых лесов с очень слабо развитым травяно-кустарниковым ярусом к буроземам изреженных дубовых лесов с хорошо развитым травяно-кустарниковым ярусом (преимущественно из лещины) в составе гумуса заметно возрастает доля гуминовых кислот, а тип гумуса изменяется с гуматно-фульватного на фульватно-гуматный.

Особенности морфологической дифференциации гумусового профиля приокеанических буроземов обусловлены различиями содержания и характера внутрипрофильного распределения фракций БГК, ЧГК, ЧГК+ФК-Са. В ряду буроземы типичные → буроземы темные → буроземы темные иллювиально-гумусовые по всему почвенному профилю значительно возрастает доля черных гуминовых кислот, ЧГК+ФК-Са и нарастает подвижность их гумуса (увеличивается содержание БГК). Динамика внутрипрофильной дифференциации гумусовых кислот в исследуемых буроземах определяет различную интенсивность развития в них аккумулятивно-гумусового и иллювиально-гумусового процессов почвообразования и предопределяет формирование их морфологического разнообразия.

Литература

1. Добровольский Г.В., Урусевская И.С. География почв. М. : Изд-во Моск. ун-та : Наука, 2006. 458 с.
2. Пишеничников Б.Ф., Пишеничникова Н.Ф. Геохимическое воздействие Тихого океана на почвы юга Дальнего Востока // Почвоведение: история, социология, методология. М. : Наука, 2005. С. 291–295.
3. Орфанитский Ю.А. Основы лесного почвоведения. М. : Колос, 1982. 88 с.
4. Южная часть Дальнего Востока. Природные условия и естественные ресурсы СССР / отв. ред. В.В. Никольская, А.С. Хоментовский. М. : Наука, 1969. 422 с.
5. Урусов В.М., Чипизубова М.Н. О голоцен-современных сменах ландшафтов окрестностей г. Владивостока // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток : ДВО РАН, 1993. Вып. 1. С. 155–168.
6. Недолужко В.А., Денисов Н.И. Флора сосудистых растений острова Русский (залив Петра Великого в Японском море). Владивосток : Дальнаука, 2001. 98 с.
7. Шишов Л.Л., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
8. Латышева Л.А. Морфологическое разнообразие буроземов прибрежно-островной зоны юга Приморья // Вестник КрасГу. 2008. № 4. С. 45–50.
9. Пишеничников Б.Ф., Пишеничникова Н.Ф., Латышева Л.А. Антропогенная динамика морфологического строения и лесорастительных свойств буроземов острова Русский // Вестник КрасГу. 2010. № 12. С. 24–28.
10. Латышева Л.А. Антропогенная динамика гумусного состояния буроземов островов залива Петра Великого // Почвы России: Современное состояние, перспективы изучения и использования: материалы докл. VI Всерос. съезда общ-ва почв. им. В.В. Докучаева (Петрозаводск–Москва, 13–18 авг., 2012 г.). Петрозаводск ; Москва, 2012. Кн. II. С. 179–180.
11. Sauer T.J., Cambardella C.A., Meek D.W. Spatial variation of soil properties to vegetation changes // Plant and soil. 2006. Vol. 280. P. 1–5.
12. Dijkstra F.A., Breemen N.V., Jongmans A.G., Davies G.R., Likens G.E. Calcium weather in forested soils and effect of different tree species // Biogeochemistry. 2003. Vol. 62. P. 253–275.
13. A Quideau S.A., Chadwick O.A., Benesi A., Graham R.C., Anderson M.A. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition // Geoderma. 2001. Vol. 104. № 1. P. 41–60.

Поступила в редакцию 25.11.2013 г.;
повторно 28.12.2013 г.;
принята 15.02.2014 г.

Латышева Лариса Алексеевна – н.с. лаборатории биогеографии и экологии Тихоокеанского института географии ДВО РАН (г. Владивосток, Россия).

E-mail: l.a.lat@mail.ru

Larisa A. Latysheva

Laboratory of Biogeography and Ecology, Pacific Institute of Geography, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Primorskii Krai, Russian Federation.

E-mail: l.a.lat@mail.ru

**Influence of forest vegetation anthropogenic transformation
on dynamics of humus content and composition in burozems
of the island territory in the southern part of Primorskii Krai (Russia)**

The dynamics of humus content and humus composition in burozems of Russky Island, formed under the vegetation community of different stages of anthropogenic transformation, is considered.

Progressive anthropogenic degradation of Island vegetation and active geochemical influence of the sea on their soil cover, condition humus-formation and humus-accumulation processes in the burozems and create preconditions for developing humus-illuvial pedogenesis. It manifests itself in the dynamics of profile differentiation of humus content, its group and fractional composition, type of humus and determines morphological diversity.

The structure of the soil cover of Russky Island includes typical burozems, dark burozems and dark humus-illuvial burozems. Typical burozems are spread under oak and oak-lime forests with underdeveloped grass and shrub layers. Dark burozems are formed under light oak forest with more developed grass and shrubs. Dark humus-illuvial burozems are found under light oak forests with very developed grass and shrub layers. Investigated burozems differ considerably in humus contents, humus fractional composition and mobility level of their certain fractions. We found out that typical burozems are characterized by much lower humus content on all their profile, by humus composition of humate-fulvate type and the accumulative type of its profile distribution. Humic acids dominate in humus composition of dark burozems and dark humus-illuvial burozems in humus-accumulative horizon and humate-fulvate type of humus-formation is replaced by the fulvate-humate type. One of the typical features of humus composition of dark humus-illuvial burozems is the fulvate-humate type of humus both in the humus-accumulative horizon and in the humus-illuvial horizon. Profile distribution of humus of this burozems is defined by the combination of the humus-accumulative and humus-illuvial processes of pedogenesis. Morphological differentiation of humus profile of burozems of the island is specific profile distribution of brown humic acids, black humic acids and black humic acids combined with fulvic acids.

The content of black humic acids, black humic acids combined with fulvic acids in humus composition of investigated burozems and humus mobility (content of ГК-1) increases considerably from burozems found under oak and oak-lime forests with underdeveloped grass and shrub layers to burozems, found under light oak forests with very developed grass and shrub layers. This conditions different intensity of development of humus-formation and humus-accumulation pedogenesis processes and predetermines formation of their morphological diversity.

The article contains 1 table, 13 ref.

Key words: southern part of Primorskii Krai; anthropogenic degradation vegetation; dynamics; humus content; humus composition.

References

1. Dobrovolsky GV, Urusevskaya IS. Geografiya pochv [Geography of soils]. Moscow: Moscow University press, Nauka; 2006. 458 p. In Russian
2. Pshenichnikov BF, Pshenichnikova NF. Geokhimicheskoe vozdeystvie Tikhogo okeana na pochvy yuga Dal'nego Vostoka [Geochemical influence of the Pacific Ocean on soils of the Far East]. *Pochvovedenie: istoriya, sotsiologiya, metodologiya* [In: *Soil science: history, sociology, methodology*]. Moscow: Nauka; 2005. p. 291-296. In Russian
3. Orphanitsky YA. Osnovy lesnogo pochvovedeniya [Foundations of forest pedology]. Moscow: Kolos; 1982. 88 p. In Russian
4. Yuzhnaya chast' Dal'nego Vostoka. Prirodnye usloviya i estestvennye resursy SSSR [South part of the Far East. Natural condition and nature resources of the USSR]. Nikol'skaya VV, Khomentovskiy AS, editors. Moscow: Nauka; 1969. 422 p. In Russian
5. Urusov VM, Chipizubova MN. O golotsen-sovremennykh smenakh landshaftov okrestnostey g. Vladivostoka [On holocene-contemporary changes of landscapes of Vladivostok surroundings]. *Issledovanie i konstruirovaniye landshaftov Dal'nego Vostoka i Sibiri* [In: *Investigation and constructing of landscapes of the Russian Far East and Siberia*]. Vladivostok: Pacific Institute of Geography, Far East branch of the Russian Academy of Sciences; 1993. Vol. 1. p. 155-168. In Russian
6. Nedoluzhko VA, Denisav NI. Flora sosudistykh rasteniy ostrova Russkiy (zaliv Petra Velikogo v Yaponskom more) [Vascular flora of Russky Island (the Peter the Great Gulf, the Sea of Japan)]. Vladivostok: Dalnauka; 2001. 98 p. In Russian
7. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and Diagnostics of Soils of Russia]. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI, editors. Smolensk: Okuimena; 2004. 342 p. In Russian
8. Latysheva LA. Morphological diversity of burozems of the maritime-island zone in the south of Primorskii Krai. *Vestnik KrasGAU*. 2008;4:45-50. In Russian
9. Pshenichnikov BF, Pshenichnikova NF, Latysheva LA. Antropogennous dynamics of burozem morphological structure and properties for forest growing on Russky island. *Vestnik KrasGAU*. 2010;12:24-28. In Russian
10. Latysheva LA. Antropogenous dynamics of burozems humus state on the islands of the Peter the Great Gulf. Proceedings of the VI congress of V.V. Dokuchaev Soil Society. *Soils of Russia: Contemporary state, prospects of studying and using*. [Electronic resource]. Petrozavodsk: Karelian scientific centre RAS; 2012. Vol. 2. p. 179-180. In Russian
11. Sauer TJ, Cambardella CA, Meek DW. Spatial variation of soil properties relating to vegetation changes. *Plant and Soil*. 2006;280:1-5. doi: 10.1007/s11104-005-1545-8.
12. Dijkstra FA, Breemen NV, Jongmans AG, Davies GR, Likens GE. Calcium weathering in forested soils and the effect of different tree species. *Biogeochemistry*. 2003;62:253-275. doi: 10.1023/A:1021132132199
13. A Quideau SA, Chadwick OA, Benesi A, Graham RC, Anderson MA. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition. *Geoderma*. 2001;104(1):41-60. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00055-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00055-6)

Received 25 November 2013;

Revised 28 December 2013;

Accepted 15 February 2014

БОТАНИКА

УДК 582.797: 58.009: 581.48

О.А. Каримова

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН,
г. Уфа, Россия

Семенная продуктивность *Althaea officinalis* L. в природных ценопопуляциях Республики Башкортостан

Представлены результаты изучения семенной продуктивности *Althaea officinalis* в 8 ценопопуляциях, расположенных в поймах рек степной зоны Предуралья. Установлено, что численность исследованных ценопопуляций невысока – от 70 до 1,5 тыс. особей, плотность большинства ценопопуляций довольно низкая – 1–4 особей/м², только в одной ценопопуляции – высокая (около 20 особей/м²). Процент плодоцветения во всех ценопопуляциях высокий и в среднем составляет 84. Процент семенификации также высокий – в среднем 87,7, коэффициент семенной продуктивности – 88%. *A. officinalis* характеризуется довольно высокой семенной продуктивностью – от 1 243 до 13 761 семян в пересчете на 1 растение. Проведенный дисперсионный анализ показал статистически значимое влияние фактора на все изученные параметры семенной продуктивности. Уровень факторизации – от 18,8 до 55,1%.

Ключевые слова: *Althaea officinalis*; семенная продуктивность; плодоцветение; семенификация; коэффициент семенной продуктивности; ценопопуляция.

Введение

Актуальной экологической проблемой современного периода является вызванная хозяйственной деятельностью человека потеря биоразнообразия, прогрессирующая все более быстрыми темпами. Особую группу редких растений составляют лекарственные виды, находящиеся на границе своего распространения, запасы которых сократились в результате нерационального их использования – без учета запасов и картирования последних, без знания биологии и экологии видов, без соблюдения правил сбора и заготовки первичного сырья, без заботы об их восстановлении. В Республике Башкортостан к таким видам относится *Althaea officinalis* L. (алтей лекарственный). На Южном Урале вид находится на северной границе ареала, встречается в степной зоне Предуралья.

Althaea officinalis L. – ценное ресурсное растение семейства *Malvaceae* Juss. Включен в Красную книгу Республики Башкортостан [1], где отнесен к

категории III (редкий вид), а также в красные книги Республики Татарстан и Удмуртской Республики [2, 3].

Вид имеет неравномерный евроазиатский ареал; произрастает почти во всей Европе, за исключением северных регионов. В Башкортостане вид находится на северной границе ареала, поэтому встречается довольно редко, преимущественно в степной зоне Предуралья. Образует небольшие группы, иногда изреженные заросли в поймах степных рек. Наибольшее распространение получил в пойме р. Дема, второй по величине реки Предуралья Республики Башкортостан (РБ) [4, 5].

Корни алтея лекарственного являются ценным лекарственным сырьем, так как содержат до 37% растительной слизи, крахмал, сахара, аспарагин, пектин и другие биологически активные вещества. Вид официнален в России, а также во многих странах Западной Европы, в северной и Южной Америке, Японии. Алтей лекарственный применяется в медицинской практике всего мира как отхаркивающее средство при воспалении дыхательных путей, а также при катаральном состоянии желудка. Установлено, что слизи алтея в эксперименте проявляют противоязвенную и противоопухолевую активность [6, 7].

Для оценки состояния ценопопуляций наряду с другими критериями большое значение имеют данные по репродуктивной биологии вида, которые показывают степень жизнеспособности растения, его способность к возобновлению и распространению. Об успешности репродуктивных процессов можно судить по семенной продуктивности растений.

Целью исследования было изучение особенностей репродуктивной биологии *A. officinalis* в Республике Башкортостан.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – *Althaea officinalis* L. – многолетнее высокое травянистое растение с толстым многоглавым корневищем. Стебли прямостоячие, серовато-зеленые. Листья короткочерешковые, очередные, слаболопастные, по краю неравномерно городчато-зубчатые. Цветки некрупные, скучены по несколько штук в пазухах листьев, на коротких цветоножках, образуют на верхушке стеблей и ветвей колосовидные соцветия. Чашечка до 2/3 надрезанная, с треугольными острыми лопастями. Венчик бледно-розовый. Плод сборный, окруженный чашечкой, распадается на отдельные семечки. Размножение семенное. Цветет в июне – августе [1].

Нами было проведено обследование пойм рек степной зоны Предуралья РБ (Большая Куяргаза, Большой Юшатырь, Ашкадар, Сухайля, Дема) и оз. Аслыкуль на территории 7 административных районов республики, в общей сложности на протяжении свыше 300 км. В результате были выявлены и изучены 20 ценопопуляций *Althaea officinalis*, проведены исследование эколого-биологических особенностей алтея лекарственного и анализ современного состояния этих природных ценопопуляций; дано определение оптимумов существования вида в Республике Башкортостан [8, 9].

В 2013 г. была изучена семенная продуктивность *Althaea officinalis* в 8 природных ценопопуляциях (ЦП). Определяли ее по общепринятой методике [10, 11]. Учитывали число репродуктивных побегов, число цветков и плодов на репродуктивный побег, в плодах подсчитывали число семян и семяпочек. Путем пересчета определяли процент плодоцветения (процент цветков, давших плоды), процент семенификации на плод (процент семяпочек, развившихся в семена), потенциальную семенную продуктивность (количество семяпочек на генеративный побег), реальную семенную продуктивность (количество семян на генеративный побег) и коэффициент семенной продуктивности.

При анализе количественных показателей высчитывали среднюю арифметическую (M), ошибку средней арифметической (m), коэффициент вариации CV (%) [12, 13]. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе MS Excel 2010.

Результаты исследования и обсуждение

Althaea officinalis образует небольшие группы, иногда небольшие заросли в поймах степных рек. Наибольшее распространение данный вид получил в пойме р. Дема, второй по величине реки Предуралья Республики Башкортостан. Степень антропогенного воздействия на местообитания *A. officinalis* различна: от ненарушенных сенокосных угодий до сильно сбитых пастбищ. Наиболее сохранились сообщества в пойме р. Дема и на берегу оз. Аслыкуль; поймы небольших степных рек, расположенных южнее, почти всегда используются для выпаса скота различной интенсивности.

Локализация и краткая характеристика изученных ЦП с *Althaea officinalis* приведены в табл. 1. Численность исследованных ЦП невысока – от 70–100 до 1–1,5 тыс. особей; плотность большинства из них довольно низкая – 1–4 ос./м², только в ЦП Кипчак-Аскарово – высокая (около 20 ос./м²), в этом случае большинство особей вида не достигли генеративного состояния.

Результаты оценки семенной продуктивности алтея лекарственного представлены в табл. 2. *Althaea officinalis* характеризуется довольно высокой семенной продуктивностью – от 1 243 (ЦП 4) до 13 761 шт. (ЦП 7) семян в пересчете на 1 растение. Было установлено, что все показатели семенной продуктивности в ценопопуляциях довольно сильно варьируют. Наибольшее количество цветков и плодов на 1 генеративный побег имела ЦП 7 (130,7 и 125,8 шт.), наименьшее – ЦП 4 (38,0 и 33,8 шт.). В первой из них в условиях хорошего освещения увеличиваются генеративные показатели и, соответственно, продукция семян.

Во второй ЦП, находящейся в условиях засоления, наблюдаются сильные антропогенные нарушения (выпас скота), из-за уплотнения почвы и объедания побегов снижаются репродуктивные возможности растений. Процент плодоцветения во всех ЦП высок – в среднем 84. Максимальное число семяпочек и семян в завязи наблюдается в ЦП 6 (20,2 и 18,3 шт.), минимальное – в ЦП 1 (17,8 и 13,4 шт.). Процент семенификации довольно высокий – в среднем 87,7.

Таблица 1 / Table 1

Краткая характеристика изученных ценопопуляций *Althaea officinalis* /Brief characteristics of the studied *Althaea officinalis* coenopopulations

№ ЦП / CN	Ценопопуляция / Coenopopulation	Местообитание, нарушенность / Habitat, disturbance	Численность, шт. / Number, pieces	Плотность, экз/м ² / Density, specimens/m ²	ОПП травостоя, % / Total projective grass cover, %
1	Нижнехोजатово / Nizhnehozjatovo	Пойма р. Дема, заболоченная низина, сенокос / Floodplain of the Dyoma river, swampy lowland, hayfield	150–200	2,8	95
2	Кипчак – Аскарово / Kipchak- Askarovo	Пойма р. Дема, заболоченная низина у дороги, не используется / Floodplain of the Dyoma river, swampy lowland near the road, not used	1 000–1 500	19,5	100
3	Куюргаза / Kujurgaza	Пойма р. Б. Куюргаза, сенокос / Floodplain of the B. Kujurgaza river, hayfield	200–300	2,5	90
4	Нижний Аллагуват / Nizhnij Allaguvat	Пойма р. Ашкадар, засоленный луг, сбитое пастбище / Floodplain of the Ashkadar river, saline meadow, trampled pasture	100	4,0	90
5	Чапаево / Chapaevo	Низкий берег оз. Аслыкуль, сырой засоленный луг, сенокос / Low shore of Aslykul lake, wet saline meadow, hayfield	1 000–1 500	8,2	100
6	Наумовка / Naumovka	Пойма р. Ашкадар, заболоченная низина, сбитое пастбище / Floodplain of the Ashkadar river, swampy lowland, trampled pasture	100–150	4,7	95
7	Кызыл Маяк / Kyzyl Mayak	Берег старицы р. Б. Юшатырь, пастбище / Oxbow shore of the B. Yushatyr river, pasture	100	1,3	95
8	Мурапталово / Muraptalovo	Низина у дороги в пойме р. Б. Юшатырь, не используется / Lowland near the road in the floodplain of the B. Yushatyr river, not used	70–100	1,6	100

Таблица 2 / Table 2
Средние значения семенной продуктивности *A. officinalis* в природных ценопопуляциях (n = 25) /
Mean values of *A. officinalis* seed productivity in natural cenopopulations (n = 25)

№ ЦП / CN	Кол-во на 1 генеративный побег, шт./ Number per generative shoot, pieces			Плодоцветение, % / Fruitflowering, %	Число, шт. / Number, pieces				Процент семенности- кация, % / Seedset- ting percantage, %	Семенная продуктивность на генеративный побег, шт. / Seed productivity per generative shoot, pieces				Коэффициент семенной продуктивности / Seed productivity coefficient																																																																																																																																																	
	цветков / flowers		плодов / fruits		семянчик на завязь / seed buds per set		семян на плод / seeds per fruit			потенциальная / potential		реальная / real																																																																																																																																																			
															M±m	C _в %	M±m	C _в %	M±m	C _в %	M±m	C _в %	M±m	C _в %	M±m	C _в %	1	73,6 ±6,67	32,21	50,7 ±2,95	29,1	69	17,8 ±0,33	9,2	13,4 ±0,54	20,1	0,75	906,2 ±58,31	32,2	684,2 ±52,14	38,1	0,75	2	80,6 ±5,71	47,13	68,3 ±6,28	46,0	85	19,6 ±0,32	8,0	17,9 ±0,34	9,5	0,91	1332,1 ±116,90	43,9	1223,0 ±113,30	46,3	0,92	3	107,5 ±5,41	32,9	92,2 ±8,19	44,4	86	19,1 ±0,40	10,4	17,6 ±0,42	11,9	0,92	1741,4 ±142,15	40,8	1601,7 ±132,06	41,2	0,92	4	38,0 ±1,81	32,3	33,8 ±1,60	51,0	87	18,1 ±0,24	6,8	15,8 ±0,29	9,1	0,88	586,8 ±60,23	51,3	518,0 ±56,86	54,9	0,88	5	67,2 ±4,80	35,76	60,4 ±3,43	42,5	90	18,1 ±0,34	9,3	15,7 ±0,51	16,2	0,86	738,9 ±71,79	48,6	642,3 ±69,06	53,8	0,87	6	120,4 ±8,33	37,55	93,0 ±5,83	31,4	77	20,2 ±0,38	9,5	18,3 ±0,43	11,7	0,91	1878,0 ±120,25	32,0	1702,7 ±114,96	33,8	0,91	7	130,7 ±9,05	24,3	125,8 ±7,63	30,3	96	18,6 ±0,35	9,4	16,6 ±0,37	11,3	0,89	2341,3 ±147,82	31,6	2085,1 ±129,87	31,1	0,89	8	85,4 ±6,99	56,5	68,3 ±5,56	40,7	80	19,8 ±0,38	9,6	17,8 ±0,40	11,3	0,90	1341,0 ±104,89	39,1	1217,4 ±98,84	40,6	0,91	Сила влияния фактора, % / Power of the factor in- fluence, %	40,0		53,4	
	M±m	C _в %	M±m		C _в %	M±m	C _в %	M±m		C _в %	M±m	C _в %	M±m		C _в %																																																																																																																																																
1	73,6 ±6,67	32,21	50,7 ±2,95	29,1	69	17,8 ±0,33	9,2	13,4 ±0,54	20,1	0,75	906,2 ±58,31	32,2	684,2 ±52,14	38,1	0,75																																																																																																																																																
2	80,6 ±5,71	47,13	68,3 ±6,28	46,0	85	19,6 ±0,32	8,0	17,9 ±0,34	9,5	0,91	1332,1 ±116,90	43,9	1223,0 ±113,30	46,3	0,92																																																																																																																																																
3	107,5 ±5,41	32,9	92,2 ±8,19	44,4	86	19,1 ±0,40	10,4	17,6 ±0,42	11,9	0,92	1741,4 ±142,15	40,8	1601,7 ±132,06	41,2	0,92																																																																																																																																																
4	38,0 ±1,81	32,3	33,8 ±1,60	51,0	87	18,1 ±0,24	6,8	15,8 ±0,29	9,1	0,88	586,8 ±60,23	51,3	518,0 ±56,86	54,9	0,88																																																																																																																																																
5	67,2 ±4,80	35,76	60,4 ±3,43	42,5	90	18,1 ±0,34	9,3	15,7 ±0,51	16,2	0,86	738,9 ±71,79	48,6	642,3 ±69,06	53,8	0,87																																																																																																																																																
6	120,4 ±8,33	37,55	93,0 ±5,83	31,4	77	20,2 ±0,38	9,5	18,3 ±0,43	11,7	0,91	1878,0 ±120,25	32,0	1702,7 ±114,96	33,8	0,91																																																																																																																																																
7	130,7 ±9,05	24,3	125,8 ±7,63	30,3	96	18,6 ±0,35	9,4	16,6 ±0,37	11,3	0,89	2341,3 ±147,82	31,6	2085,1 ±129,87	31,1	0,89																																																																																																																																																
8	85,4 ±6,99	56,5	68,3 ±5,56	40,7	80	19,8 ±0,38	9,6	17,8 ±0,40	11,3	0,90	1341,0 ±104,89	39,1	1217,4 ±98,84	40,6	0,91																																																																																																																																																
Сила влияния фактора, % / Power of the factor in- fluence, %	40,0		53,4			18,8		36,5			54,9		55,1																																																																																																																																																		

Примечание. № ЦП (ценопопуляция): 1 – Нижнехозятово; 2 – Кипчак – Аскарково; 3 – Куюргазы; 4 – Нижний Алгагуват; 5 – Чагаево; 6 – Наумовка; 7 – Кызыл Маяк; 8 – Муратгалово / Note. № ЦП (Cenopopulation number): 1 – Nizhnehojzatovo; 2 – Kipchak – Askarovo; 3 – Kujurgazy; 4 – Nizhnij Alagavat; 5 – Chagaev; 6 – Naumovka; 7 – Kyzyl Mayak; 8 – Muratgalovo.

Сильно варьируют потенциальная и реальная семенная продуктивность. Максимальные значения – в ЦП 7 (2 341,3 и 2 085,1 шт.), минимальные – в ЦП 4 (586,8 шт.). Усредненный коэффициент семенной продуктивности достаточно высокий – 88%.

Максимальные значения по большинству показателей семенной продуктивности имеют ЦП 7 и ЦП 6, где отмечено достаточное увлажнение при наличии умеренных антропогенных нарушений. Минимальные значения по большинству параметров семенной продуктивности отмечены в ЦП 4 (эта популяция – одна из самых малочисленных, расположена на засоленном лугу, сильные антропогенные нарушения обусловлены выпасом скота) и ЦП 1 (здесь также имеют место сильные антропогенные нагрузки, что оказало большое влияние на репродуктивные возможности вида).

Сравнение отдельных ценопопуляций по вариабельности признаков показывает, что в большинстве случаев коэффициент вариации имеет нормальное варьирование.

Таблица 3 / Table 3

Метрические показатели семян *Althaea officinalis* /
Metric indicators of *Althaea officinalis* seeds

Популяции / Populations	Длина семян, мм / Seed length, mm		Ширина семян, мм / Seed width, mm		Масса 1000 шт., г / Weight 1000 pieces, g
	M±m	C _v %	M±m	C _v %	
ЦП 1	2,1±0,02	4,4	1,7±0,02	4,9	1,42
ЦП 2	2,3±0,03	4,9	1,9±0,02	5,1	2,33
ЦП 3	2,2±0,03	4,9	1,9±0,03	5,2	2,45
ЦП 4	2,1±0,02	3,1	1,8±0,02	4,1	1,75
ЦП 5	2,4±0,02	2,5	1,9±0,02	3,7	2,54
ЦП 6	2,3±0,02	3,4	1,9±0,02	3,4	2,20
ЦП 7	2,1±0,03	5,5	1,8±0,03	6,3	2,09
ЦП 8	2,2±0,02	4,0	1,9±0,02	5,1	2,15

Примечание. № ЦП (ценопопуляция): 1 – Нижнехозятово; 2 – Кипчак – Аскароро; 3 – Куюргаза; 4 – Нижний Аллагуват; 5 – Чапаево; 6 – Наумовка; 7 – Кызыл Маяк; 8 – Мурапталово /

Note. № ЦП (Coenopopulation number): 1 – Nizhnehozjatovo; 2 – Kipchak – Askarovo; 3 – Kujurgaza; 4 – Nizhnij Allaguvat; 5 – Chapaevo; 6 – Naumovka; 7 – Kyzyl Mayak; 8 – Muraptalovo.

Для оценки влияния условий местообитаний конкретных ЦП на семенную продуктивность растений был проведен однофакторный дисперсионный анализ, который показал статистически значимое влияние фактора на все изученные параметры семенной продуктивности. Уровень факторизации составил от 18,8 до 55,1%. Изучаемый фактор в наибольшей степени оказывает влияние на потенциальную и реальную семенную продуктив-

ность. Наименьшее влияние фактор местообитания оказывает на число семян в завязи.

Проведен также анализ метрических показателей семян (табл. 3). Семена темно-бурые, голые, гладкие, почковидные. Длина семени составляет 2,1–2,4 мм, ширина 1,7–1,9 мм. Наиболее крупные семена отмечены в ЦП 2, 3, 5.

Заключение

Установлено, что численность изученных ценопопуляций *Althaea officinalis* невысока – от 70 до 1,5 тыс. особей. Исследования выявили, что все показатели семенной продуктивности довольно сильно варьируют между популяциями. Процент плодоцветения во всех ценопопуляциях высокий – в среднем 84. Процент семенификации также высокий – в среднем 87,7, коэффициент семенной продуктивности – 88%. У *A. officinalis* образуется довольно много семян – от 1 243 до 13 761 шт. в пересчете на 1 растение. Проведенный дисперсионный анализ показал статистически значимое влияние фактора на все изученные параметры семенной продуктивности. Уровень факторизации составил от 18,8 до 55,1%. Максимальные значения по большинству показателей семенной продуктивности имеют ЦП 7 и ЦП 6, где отмечено достаточное увлажнение при наличии умеренных нарушений. Эти ценопопуляции имеют невысокую численность (около 100 шт. особей) и низкую плотность (1,3 и 4,7 экз/м²). Таким образом, *Althaea officinalis* в природных ценопопуляциях Республики Башкортостан имеет хорошие репродуктивные показатели, что способствует поддержанию популяций и возобновлению в условиях антропогенного воздействия в поймах степных рек Предуралья.

Литература

1. Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1 : Растения и грибы. Уфа : МедиаПринт, 2011. 384 с.
2. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). 2-е изд. Казань : Идеал-Пресс, 2006. 832 с.
3. Красная книга Удмуртской Республики. Ижевск : Перфектум, 2012. 460 с.
4. Флора Восточной Европы. СПб. : Мир и семья, 1996. Т. 9. 457 с.
5. Флора Казахстана. Алма-Ата : Академия наук Казахской ССР, 1963. Т. 6. С. 152.
6. Барнаулов О.Д., Маничева О.А. Сравнительная оценка влияния полисахаридов из стеблей некоторых видов *Alcea* L. на поражение желудка у крыс при перевязке привратника // Растительные ресурсы. 1987. Т. 23, вып. 1. С. 109–119.
7. Быкова О.П., Яковлева О.В. Слизевые клетки листа некоторых представителей *Alcea* L. // Растительные ресурсы. 1991. Т. 27, вып. 2. С. 82–90.
8. Абрамова Л.М., Каримова О.А., Андреева И.З. Структура и состояние ценопопуляций *Althaea officinalis* (Malvaceae) на юге Предуралья (Республика Башкортостан) // Растительные ресурсы. 2010. Вып. 4. С. 46–53.
9. Абрамова Л.М., Каримова О.А., Андреева И.З. К экологии и биологии *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) на северной границе ареала (Республика Башкортостан) // Сибирский экологический журнал. 2013. Т. 20, № 4. С. 551–563.

10. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
11. Вайнагий И.В. Продуктивность цветков и семян *Arnica montana* L. в Украинских Карпатах // Растительные ресурсы. 1985. Т. 21, вып. 3. С. 266–277.
12. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М. : Наука, 1991. 184 с.
13. Лакин Г.Ф. Биометрия. М. : Высшая школа, 1980. 293 с.

Поступила в редакцию 04.12.2013 г.; повторно 21.03.2014 г.;
принята 19.04.2014 г.

Каримова Ольга Александровна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН (Уфа, Республика Башкортостан, Россия).
E-mail: Karimova07@yandex.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 2 (26). P. 33–41

Olga A. Karimova

Laboratory of Wild Flora and Introduction of Herb Plants, Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Republic of Bashkortostan, Russian Federation.
E-mail: Karimova07@yandex.ru

***Althaea officinalis* L. seed productivity in natural coenopopulations of the Republic of Bashkortostan (Russia)**

The data on reproductive species biology which show the degree of plant viability and its ability to renewal and distribution are of great importance for assessing the state of natural populations along with other criteria. Our objective was to study the features of reproductive biology of *A. officinalis* in the Bashkortostan Republic. The results of studying *Althaea officinalis* seed productivity in 8 coenopopulations located in the flood plains of rivers of the steppe zone of the Cis-Urals are presented. We established that the species is found on the northern border of its range and is encountered in the steppe zone of the Cis-Urals. It forms small groups in the flood plains of steppe rivers. This species gained the greatest distribution in the flood plain of the Dyoma River, the second-large river of the Cis-Urals of the Bashkortostan Republic. The extent of the anthropogenous impact on *A. officinalis* habitats is various: from undisturbed hayfields to heavily trampled pastures. The number of studied coenopopulations is low – from 70-100 to 1-1.5 thousands of individuals. The density of most coenopopulations is low: 1-4 individuals per m², only in one coenopopulation it is high (about 20 individuals per m²). To study the seed productivity, we considered the number of reproductive shoots, the number of flowers and fruits per a reproductive shoot; counted the number of seeds and seed buds in the fruits; determined the flowering percentage and the seed setting percentage per a fruit, potential seed productivity, real seed productivity and the seed productivity coefficient.

Our researches showed that all seed productivity indicators in natural coenopopulations vary greatly among populations. There are from 38 to 130.7 flowers per 1 generative shoot, of which from 33.8 to 125.8 form into fruits. The fruitflowering percentage in all coenopopulations is high and, on the average, makes 84%. The seed setting percentage is also high – on the average, 87.7%, the coefficient of seed efficiency is 88%. *A. officinalis*

is characterized by quite high seed efficiency – from 1 243 pieces to 13761 pieces of seeds per plant. The comparison of separate coenopopulations according to variability of signs shows that, in most cases, the variation coefficient has a normal variation. The carried-out dispersive analysis showed statistically significant influence of the factor on all studied indicators of seed efficiency. The level of factorization made from 18.8 to 55.1%. The seed length makes 2.1-2.4 mm and the width – 1.7-1.9 mm. Two cenopopulations have the maximum values according to the majority of seed productivity indicators, where sufficient moistening and the existence of moderate disturbances are noted.

The article contains 3 tables, 13 ref.

Key words: *Althaea officinalis*; seed productivity; fruitflowering; seed setting; coefficient of seed productivity; coenopopulation.

References

1. Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan. Vol. 1: Rasteniya i griby [Red list of the Republic of Bashkortostan. Vol. 1: Plants and fungi]. Mirkin BN, editor. Ufa: MediaPrint; 2011. 384 p. In Russian
2. Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan (zhivotnye, rasteniya, griby) [Red list of the Republic of Tatarstan (animals, plants, fungi)]. 2nd ed. Shchepovskikh AI, editor. Kazan: Ideal-Press; 2006. 832 p. In Russian
3. Krasnaya kniga Udmurtskoy Respubliki [Red list of the Republic of Udmurtia]. Baranova OG, editor. Izhevsk: Perfektum; 2012. 460 p. In Russian
4. Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. IX. Tsvelev NN, editor. Saint-Peterburg: Mir i Semja; 1996. 457 p. In Russian
5. Flora Kazakhstana [Flora of Kazakhstan]. Vol. VI. Pavlov NV, editor. Alma-Ata: Academy of Sciences of the Kazakh Soviet Socialist Republic; 1963. 152 p. In Russian
6. Barnaulov OD, Manicheva OA. Sravnitel'naya otsenka vliyaniya polisakharidov iz stebley nekotorykh vidov *Alcea* L. na porazhenie predzheludka u krys pri perevyazke privratnika [Comparative evaluation of the effect of polysaccharides from the stems of *Alcea* L. species on stomach injury in rats induced by ligature of the pylorus]. *Rastitel'nye resursy*. 1987;23(1):109-119. In Russian
7. Bykova OP, Yakovleva OV. Slizevye kletki lista nekotorykh predstaviteley *Alcea* L. [Mucous cells in leaves of some representatives of *Alcea* L.]. *Rastitel'nye resursy*. 1991;27(2):82-90. In Russian
8. Abramova LM, Karimova OA, Andreeva IZ. Structure and state of *Althaea officinalis* (Malvaceae) coenopopulations in the south of the Cis-Urals (the Republic of Bashkortostan). *Rastitel'nye resursy*. 2010;4:46-53. In Russian
9. Abramova LM, Karimova OA, Andreeva IZ. On the ecology and biology of *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) at the northern border of its range (the Republic of Bashkortostan). *Contemporary Problems of Ecology*. 2013;6(4):415-425.
10. Vainagii IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the methods for studying seed productivity of plants]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
11. Vainagii IV. Produktivnost' tsvetkov i semyan *Arnica montana* L. v Ukrainskikh Karpatakh [Productivity of *Arnica montana* L. flowers and seeds in the Ukrainian Carpathians] *Rastitel'nye resursy*. 1985;21(3):266-277. In Russian
12. Zaicev GN. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow: Nauka; 1991. 184 p. In Russian
13. Lakin GF. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Visshaya shkola; 1980. 293 p. In Russian

Received 04 December 2013;

Revised 21 March 2014;

Accepted 19 April 2014

УДК 582.35: 58.036.5

И.А. Крещенок¹, С.В. Нестерова², И.И. Гуреева³, А.А. Кузнецов³

¹ Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Благовещенск, Россия

² Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

³ Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Криоконсервация хлорофиллсодержащих спор папоротников Восточной Азии

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-31477-мол_а) в рамках Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (Соглашение № 14.В37.21.2004 от 14 ноября 2012 г.).

Изучена всхожесть хлорофиллсодержащих спор папоротников после хранения в лабораторных условиях и замораживания в жидком азоте. Жизнеспособность спор *Matteuccia struthiopteris* проверялась каждый месяц. Установлено, что всхожесть спустя месяц после хранения в лабораторном помещении снизилась с 95 до 16%, за 7 месяцев споры потеряли способность к прорастанию. Исследована устойчивость зеленых спор папоротников к замораживанию при температуре -196°C . Обнаружены существенные различия в процентном соотношении всхожести спор до и после глубокого замораживания: у некоторых видов всхожесть снизилась почти вдвое, но полной потери способности к прорастанию не наблюдалось.

Ключевые слова: споры; всхожесть; криоконсервация; *Matteuccia*; *Osmundastrum*; *Onoclea*.

Введение

Данные о длительности периода, в течение которого споры папоротников умеренных широт сохраняют жизнеспособность, противоречивы. По некоторым данным, не содержащие хлорофилла споры сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет, известны случаи прорастания спор отдельных видов после 15–20 лет хранения в гербарии [1–5]. Но, по мнению большинства исследователей, споры папоротников относительно быстро теряют способность к прорастанию под воздействием внешней среды. При комнатной температуре бесхлорофилльные споры могут сохранять всхожесть от нескольких месяцев до 2–3 лет [2, 6, 8–10]. Не содержащие хлоропластов споры обладают периодом индуцированного покоя: число проросших спор увеличивается спустя 1–6 мес хранения на холоде [11]. Период хранения при пониженных температурах увеличивается, например, споры *Athyrium filix-femina* при температуре от 0 до $+5^{\circ}\text{C}$ жизнеспособны 3 года [4].

Споры видов *Matteuccia*, *Onoclea*, *Osmundastrum*, содержащие хлоропласты, физиологически активны сразу после созревания, не имеют периода покоя и быстро теряют жизнеспособность при хранении [12, 13]. Возможными причинами потери жизнеспособности называют биохимические и метаболические факторы, нарушение процессов дыхания и целостности мембран, инактивацию ферментов и гормонов роста [14]; генетические факторы, например хромосомные мутации [15], утрату способности к фотосинтезу после высыхания [16]. В процессе хранения первыми подвергаются распаду зеленые пигменты, хлорофиллы *a* и *b* распадаются полностью [2, 17].

В сохранении растений *ex situ* большое значение имеют банки зародышевой плазмы. В настоящее время в генных банках преимущественно сосредоточены геномы семенных растений, для продления жизни которых применяется хранение при пониженных температурах. Исследования, проведенные за рубежом и в России, показали, что наиболее эффективна криоконсервация, или замораживание в жидком азоте (-196°C) [18–20 и др.]. Вопрос о долговременном хранении генетического материала сосудистых споровых растений менее изучен. Первый банк спор папоротников был создан в Королевском Ботаническом саду г. Эдинбург [15]. Исследования влияния криоконсервации на споры начались в девяностых годах XX в. [21, 22] и продолжились в начале нового века [10, 12, 13, 23–28]. Метод криоконсервации применялся сначала к спорам тропических видов папоротников [21], а позже – к спорам папоротников умеренной климатической зоны [22–24, 26]. Однако подобных работ немного, и число изученных видов невелико. В дальневосточном регионе исследования устойчивости зеленых, содержащих хлоропласты спор папоротников к замораживанию при температуре жидкого азота ранее не проводились.

На Дальнем Востоке России произрастают 5 видов папоротников, имеющих содержащие хлорофилл споры. Два из них (*Osmundastrum pilosum*, *Matteuccia orientalis*) – редкие виды и внесены в региональные красные книги и Красную книгу России. *Matteuccia struthiopteris* и *Osmundastrum asiaticum* являются пищевыми растениями и издавна известны в кулинарии азиатских народов. Заготовка их в некоторых районах российского Дальнего Востока в конце XX в. имела почти промышленные масштабы для экспорта в Корею и Китай. Эти виды обладают выраженными лекарственными свойствами и применяются в народной медицине. *Onoclea interrupta* и вышеперечисленные папоротники высокодекоративны и активно используются в озеленении.

Значительную опасность для популяций этих папоротников представляет активное изменение биоценозов человеком. Вырубка лесов, строительство дорог, нефтепровода, газопровода, затопление или осушение, разработка и преобразование территорий влекут за собой уменьшение числа популяций этих видов и численности особей в них.

Цель работы: изучить влияние глубокого замораживания на жизнеспособность хлорофиллсодержащих спор папоротников Восточной Азии и оце-

нить возможность применения криоконсервации как метода долговременного хранения спор.

Материалы и методики исследования

Материалом для исследований послужили хлорофиллсодержащие споры папоротников, произрастающих на российском Дальнем Востоке.

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. – страусник обыкновенный. Голарктический вид, широко распространенный на территории Восточной Азии. Используется в пищу, применяется в народной медицине.

Matteuccia orientalis (Hook.) Trev. – страусник восточный. Восточноазиатский вид, в России находится на северо-восточной границе ареала. Известно до 5 местонахождений в Сахалинской области и Приморском крае. Редкий вид, внесен в красные книги Сахалинской области и Приморского края, категория – «уязвимый» [29, 30].

Osmundastrum asiaticum (Fern.) Tagawa – чистоустник азиатский. Восточноазиатский вид, произрастающий в Приморском и Хабаровском краях, Еврейской автономной и Сахалинской областях и в южных районах Амурской области. Используется в пищу, является объектом заготовок в промышленном масштабе для экспорта.

Osmundastrum pilosum (Wall. ex Grev. et Hook.) Schmakov (= *O. claitonianum* (L.) Tagawa) – чистоустник волосистый. Восточноазиатский вид, в России произрастает на северной границе ареала. Встречается на юге Приморского и в Хабаровском краях. Редкий вид, внесен в Красную книгу России и региональные красные книги, категория – «уязвимый» [29–31].

Onoclea interrupta (Maxim.) Ching et P.C. Chiu (= *O. sensibilis* auct. non L.) – оноклея прерывистая. Широко распространенный восточноазиатский вид.

Споры папоротников собирали в июне (виды *Osmundastrum*) и осенью (представители родов *Matteuccia* и *Onoclea*) в естественных популяциях на территории Амурской области и в коллекциях Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск). Вайи или доли второго порядка (у видов с большим размером вай) помещали в бумажные пакеты и располагали в затененном хорошо проветриваемом месте до высыпания спор из спорангиев. Одну часть свежесобранных спор оставляли в бумажных пакетах и хранили в лаборатории. Один раз в месяц проверяли их всхожесть. Другую часть материала закрывали в криопробирки и погружали в жидкий азот (–196°C). Время экспозиции 14 дней. Размораживание проводили на воздухе в лаборатории при температуре +20...+22°C. Контрольные образцы не подвергали замораживанию. Споры проращивали в чашках Петри диаметром 12 см с дистиллированной водой. В каждой чашке с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10 в пяти полях зрения подсчитывали и затем суммировали проросшие и непроросшие споры. Для каждого исследуемого вида папо-

ротника значимость различий проросших и непроросших спор в контроле и эксперименте проверяли по критерию χ^2 с использованием четырехпольной таблицы вариант [32. С. 29]. На уровне значимости $W = 0,05$ различие считали существенным, если вычисленное значение критерия χ^2 превышало табличное значение. Жизнеспособность спор оценивали по всхожести. Всхожесть выражали в процентах как отношение числа проросших спор к сумме проросших и непроросших.

Результаты исследования и обсуждение

Свежесобранные споры *M. struthiopteris* имели высокую всхожесть – 95%. В результате регулярного тестирования выявлена динамика снижения всхожести при хранении в лабораторном помещении (рис. 1). За месяц всхожесть снижалась почти на 80%. Через два месяца после сбора прорастали менее 10% спор. Всхожесть спор, хранившихся четыре месяца, составляла около 1%, через семь месяцев хранения споры теряли жизнеспособность, всхожими оставались менее 1%.

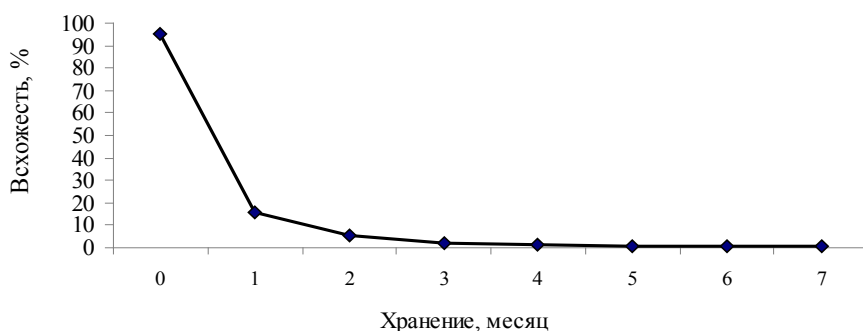


Рис. 1. Снижение всхожести спор *Matteuccia struthiopteris* при хранении в лабораторном помещении

Fig. 1. Decrease in *Matteuccia struthiopteris* spores germination during storage in a laboratory (on the ordinate axis – Germination ability (%), on the abscissa axis – Storage (months))

Хлорофиллсодержащие споры сохраняют способность к прорастанию от нескольких дней до нескольких месяцев [10, 12, 13, 33]. Этот показатель зависит как от внешних факторов среды, так и от биологических особенностей вида. Например, споры *Hymenophyllaceae* и *Grammitidaceae* жизнеспособны до двух недель и начинают прорастать, еще находясь в спорангии [10]. Споры *Osmunda regalis* L. более жизнеспособны – всхожесть сохраняется около месяца. По данным R.M. Lloyd и E.J. Klekowski Jr. (1970) [34], жизнеспособность спор некоторых видов *Onoclea* и *Matteuccia* сохраняется на протяжении 1 года.

Споры *M. struthiopteris* потеряли способность к прорастанию за семь месяцев хранения, что характеризует их биологическую недолговечность. Всхожесть резко снижается в течение первого месяца (на 80%, см. рис. 1), поэтому для практических целей необходимо использовать свежесобранные споры. Наши результаты дополняют ранее полученные данные о кратковременном хранении зеленых спор папоротников при комнатной температуре; разработка методов длительного хранения спор такого типа в настоящее время достаточно актуальна.

Споры изучаемых видов папоротников подвергли замораживанию в жидком азоте (-196°C). Результаты эксперимента представлены в таблице.

**Всхожесть хлорофиллсодержащих спор папоротников /
Germination of chlorophyll-containing fern spores**

Вид / Species	Споры, число / Spores, number				Критерий, χ^2 */ Criterion, χ^2 *	Всхожесть, % / Germination ability, %	
	Проросшие / Germinated		Непроросшие / Undergerminated			1	2
	1	2	1	2			
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	517	447	25	148	88,7	95	75
<i>M. orientalis</i>	242	210	198	286	15,5	55	42
<i>Osmundastrum asiaticum</i>	449	211	43	213	192,7	91	50
<i>O. pilosum</i>	305	129	22	176	186,4	93	42
<i>Onoclea interrupta</i>	331	221	81	170	51,8	80	56

Примечание. 1 – контроль, 2 – эксперимент (-196°C); * если χ^2 вычисленное $\geq 3,841$, различия статистически значимы /

Note. 1 – control, 2 – experiment (-196°C); * if $\chi^2 \geq 3.841$, statistically significant difference.

До замораживания (контроль) споры четырех изученных видов имели всхожесть от 80 до 95% и только споры одного вида (*Matteuccia orientalis*) отличались более низкой всхожестью – менее 60%. Споры всех изученных видов реагировали на глубокое замораживание. Анализ полученных данных показал, что после криоконсервации всхожесть статистически значимо снизилась. Наиболее значительное снижение наблюдалось у видов рода *Osmundastrum* – почти в 2 раза по сравнению с контрольным значением. Однако в целом через 14 дней хранения в жидком азоте осталось от 42% (*Matteuccia orientalis*, *Osmundastrum pilosum*) до 75% (*Matteuccia struthiopteris*) спор, способных к прорастанию (таблица).

В лабораторных условиях через месяц хранения всхожесть спор *Matteuccia struthiopteris* снизилась на 80%, а после криоконсервации – на 20%. Этот факт говорит о том, что применение метода криоконсервации для хранения хлорофиллсодержащих спор дальневосточных папоротников можно считать перспективным.

В криобанках хранение генетического материала не ограничено по времени, поэтому полученные результаты согласуются с данными зарубежных

исследователей [13]. Кроме того, S. Magrini и A. Scoppola [35] отмечают, что низкие температуры стимулируют быстрое прорастание спор и развитие гаметофитов (если сравнивать со спорами, хранившимися при пониженных температурах – от +5°C до –5°C). Интенсивность развития гаметофитов и прорастания спор, хранившихся при отрицательных температурах, близки к показателям свежесобранных спор.

В эксперименте всхожесть зеленых спор дальневосточных папоротников снизилась на 13–50% в зависимости от вида (таблица). У бесхлорофилльных спор после размораживания всхожесть чаще всего остается на уровне контроля или возрастает, в редких случаях наблюдалось незначительное снижение [26–28]. Большая потеря жизнеспособности зелеными спорами объясняется, возможно, их более высокой влажностью. Например, споры представителей рода *Osmunda* содержат около 17% влаги [10], в то время как у бесхлорофилльных спор папоротников влажность составляет от 4% [33]. Кроме того, в зеленых спорах содержится меньше гранул липидов, чем в бесхлорофилльных спорах [10], что, возможно, приводит к повреждению при замораживании.

Зарубежные исследования показали, что зеленые споры переносят глубокое замораживание, если сразу после сбора их подсушивают на воздухе или в силикагеле [12, 13, 21], а затем помещают в жидкий азот. Однако высушивание не должно быть полным, так как сильное обезвоживание приводит к невозможности фотосинтеза и потере жизнеспособности [16]. Эксперименты S. Magrini и A. Scoppola [35] показали, что всхожесть спор, не подвергавшихся предварительной сушке, значительно выше, чем предварительно высушенных. Относительная влажность воздуха в разных частях света различна, на побережье она значительно выше, чем внутри континента [10]. Излишняя влажность воздуха отрицательно сказывается на хранении спор папоротников. Вероятно, поэтому данные D. Ballesteros [Там же] о терпимости зеленых спор к высушиванию противоречат данным S. Magrini с A. Scoppola [35]. Мы полагаем, что при высокой влажности воздуха зеленые споры необходимо подсушивать перед криоконсервацией. В наших экспериментах замораживанию подвергались споры с равновесной влажностью, которые предварительно подсушивались на открытом воздухе в лаборатории.

Выводы

Хлорофиллсодержащие споры *Matteuccia struthiopteris* полностью теряют жизнеспособность при хранении в лабораторных условиях в течение 7 месяцев.

Экспериментально выявлена устойчивость хлорофиллсодержащих спор 5 видов дальневосточных папоротников к глубокому замораживанию. Несмотря на то, что всхожесть спор *Matteuccia*, *Osmundastrum*, *Onoclea* статистически значимо снижается, криоконсервация не вызывает полной потери способности к прорастанию. В зависимости от вида после размораживания

сохраняется от 42% (*Matteuccia orientalis*, *Osmundastrum pilosum*) до 75% (*Matteuccia struthiopteris*) жизнеспособных спор.

Криоконсервация может рассматриваться как перспективный метод длительного хранения зеленых спор папоротников Восточной Азии.

Литература

1. Котухов Ю.А. Выращивание папоротников из спор // Бюллетень Главного ботанического сада. 1968. № 71. С. 85.
2. Арнаутова Е.М. Гаметофиты равноспоровых папоротников. СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2008. 456 с.
3. Арнаутова Е.М. Развитие и строение гаметофитов *Coniogramme intermedia*, *Anogramma leptophylla* (Pteridaceae) // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 12. С. 72–76.
4. Schneller J.J. Biosystematic investigations on the Lady fern (*Athyrium filix-femina*) // Plant Syst. Evol. 1979. Vol. 132, № 4. P. 255–275. doi 10.1007/BF00982389.
5. Windham M.D., Wolf P.G., Ranker T.A. Factors affecting prolonged stored spore viability in herbarium collections of three species of *Pellaea* // Amer. Fern J. 1986. Vol. 76, № 3. P. 141–148.
6. Патарая Л.М. К систематике половой генерации папоротников Аджарии // Ученые записки МОПИ им. Н.К. Крупской. 1968. Т. 181, вып. 12. С. 244–262.
7. Стеценко Н.М. Жизнеспособность спор некоторых видов папоротников // Бюллетень Главного ботанического сада. 1985. Вып. 138. С. 63–35.
8. Стеценко Н.М. Жизнеспособность спор папоротников-интродуцентов в зависимости от сроков хранения // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. Киев, 1987. № 14. С. 18–21.
9. Науялис И.И. Факторы возникновения гаметофитов папоротников в природе // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 6. С. 844–852.
10. Ballesteros D. Conservation of fern spores // Working with Ferns: Issues and Applications / eds. H. Fernández et al. N.Y. : Springer Science, 2011. P. 165–172.
11. Hamilton R.G. The significance of spore banks in natural populations of *Athyrium picnocarpon* and *A. thelypteroides* // Amer. Fern J. 1988. Vol. 78, № 3. P. 96–104.
12. Pence V.C. Survival of chlorophyllous and nonchlorophyllous fern spores through exposure to liquid nitrogen // Amer. Fern J. 2000. Vol. 90, № 4. P. 119–126.
13. Pence V.S. Cryopreservation of Bryophytes and Ferns // Plant Cryopreservation: A Practical Guide / ed. B.M. Reed. N.Y. : Springer Science, 2008. P. 117–141.
14. Beri A., Bir S.S. Germination of stored spores of *Pteris vittata* L. // Amer. Fern J. 1993. Vol. 83, № 3. P. 73–78.
15. Page C.N., Dyer A.F., Lindsay S., Mann D.G. Conservation of Pteridophytes – the *ex situ* approach // Fern horticulture: past, present and future perspectives / eds. J.M. Ide, A.C. Jermy, A.M. Paul. Andover : Intercept., 1992. P. 269–278.
16. Lebkuecher J.G. Desiccation-time limits of photosynthetic recovery in *Equisetum hyemale* (Equisetaceae) spores // Amer. Fern J. 1997. Vol. 84, № 6. P. 792–797.
17. Стеценко Н.М., Шевченко С.И. Биохимические аспекты потери жизнеспособности спор папоротников сем. Onocleaceae // Бюллетень Главного ботанического сада. 1988. № 151. С. 58–61.
18. Федосенко В.А. Использование сверхнизких температур для длительного хранения семян (методы и техника) // Науч.-техн. бюллетень / ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова. 1978. Вып. 77. С. 53–57.
19. Stanwood P.C., Bass L.N. Seed germplasm preservation using liquid nitrogen // Seed Sci. and Technology. 1981. Vol. 9, № 2. P. 423–437.

20. Tikhonova V.L., Yashina S.G. Long-term storage of endangered wild plant seeds // *Physiol. Gen. Biol. Rev.* 1997. Vol. 13, pt 1. P. 1–33.
21. Agrawal D.C., Pawar S.S., Mascarenhas A.F. Cryopreservation of spores of *Cyathea spinulosa* Wall. ex Hook. f.: An endangered tree fern // *J. Plant. Physiol.* 1993. Vol. 142. P. 124–126.
22. Мацкевич Н.В. и др. Научно-методические указания по криоконсервации макромицетов и папоротниковидных с использованием морфологического и цитологического тестирования. М., 1996. 29 с. Деп. ВИНТИ. № 3684 – В 96.
23. Pence V.C. Cryopreservation and in vitro methods for ex situ Conservation of Pteridophytes // *Fern Gaz.* 2002. Vol. 16, № 6–8. P. 362–368.
24. Ballesteros D., Ibars A.M., Estrelles E. New data about pteridophytic spore conservation in germplasm banks // *Plantaeuropa IV-th Conference*, Valencia, Espania, 2004. URL: http://www.nerium.net/plantaeuropa/Download/Procedings/Ballesteros_daniel.pdf (дата обращения: 29.08.2011).
25. Ballesteros D., Estrelles E., Ibars A.M. Responses of Pteridophyte spores to ultrafreezing temperatures for long-term conservation in Germplasm Banks // *Fern Gaz.* 2006. Vol. 17. P. 293–302.
26. Kreshchenok I., Nesterova S. Genome conservation for rare and ornamental species of Russian Far East ferns by cryopreservation // *III Global Botanic Gardens Congress*, China, Wuhan, 2007. URL: <http://www.bgci.org/wuhan/posters> (дата обращения: 29.08.2011).
27. Нестерова С.В., Крещенко И.А., Наврося Е.Н. Криоконсервация спор дикорастущих и коллекционных папоротников // *Криоконсервация как способ сохранения биологического разнообразия. Биофизика живой клетки.* 2008. Т. 9. С. 145–146.
28. Крещенко И.А., Нестерова С.В. Криоконсервация спор редких и хозяйственно ценных папоротников российского Дальнего Востока // *Растительный мир Азиатской России.* 2012. № 1. С. 22–25.
29. Красная книга Сахалинской области. Растения / отв. ред. В.М. Еремин. Сахалинское книжное издательство, 2005. 348 с.
30. Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток : Апельсин, 2008. 688 с.
31. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
32. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М. : Наука, 1991. 184 с.
33. Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.
34. Lloyd R.M., Klekowski E.J.Jr. Spore germination and viability in Pteridophyta: evolutionary significance of chlorophyllous spores // *Biotropica.* 1970. Vol. 2. P. 129–137.
35. Magrini S., Scoppola A. First results from conservation studies of chlorophyllous spores of the Royal fern (*Osmunda regalis*, Osmundaceae) // *Cryobiology.* 2012. Vol. 64. P. 65–69. doi:10.1016/j.cryobiol.2011.10.001.

Поступила в редакцию 25.02.2013 г.; повторно 20.11.2013 г.;
принята 19.04.2014 г.

Авторский коллектив:

Крещенко Ирина Анатольевна – канд. биол. наук, н.с. лаб. интродукции Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Благовещенск, Россия).

E-mail: ikreshchenok@yandex.ru

Нестерова Светлана Владимировна – канд. биол. наук, доцент, вед.н.с. лаб. флоры Дальнего Востока Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток, Россия).

E-mail: svnesterova@rambler.ru

Гуреева Ирина Ивановна – д-р биол. наук, профессор, заведующая Гербарием им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: gureyeva@yandex.ru

Кузнецов Александр Александрович – н.с. Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (г. Томск, Россия). E-mail: ys.tsu@mail.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 2 (26). P. 42–52

**Irina A. Kreshchenok¹, *Svetlana V. Nesterova²,
Irina I. Gureyeva³, Aleksandr A. Kuznetsov³**

¹ *Laboratory of Introduction, Amur Branch of Botanical Garden-Institute, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Blagoveshchensk, Russian Federation*

² *Laboratory of Flora of Far East, Botanical Garden-Institute, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation.*

*E-mail: svnesterova@rambler.ru

³ *P.N. Krylov Herbarium, Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

Cryopreservation of chlorophyllous spores of East Asian ferns

The results of study of germination ability of spores of five fern species from the Russian Far East – *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *M. orientalis* (Hook.) Trev., *Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa, *O. pilosum* (Wall. ex Grev. et Hook.) Schmakov, *Onoclea interrupta* (Maxim.) Ching et P.C. Chiu. – after storage in the laboratory and freezing in liquid nitrogen are reported. Spores of the species studied contain chloroplasts, they have not a rest period and lose viability rapidly during storage. Most of these species are rare therefore there is a problem of the working out of methods for long-term storage of their green spores due to the rapid loss of germination ability by them. Spores were collected after maturation. One part of collected spores was put into the paper bags and kept in laboratory. Another part of the spores was placed in cryovials and immersed in liquid nitrogen (-196°C) for 14 days. Defrosting was conducted in the laboratory at the temperature +20 ... +22°C, then the spores germinated in Petri dishes wetting with distilled water. Spore viability was evaluated on their germination ability, which was calculated as the ratio of the number of germinated spores to the total number of sowed ones, expressed as a percentage. Dynamics of diminution of spore germination ability during storage in the lab was traced on the example of *Matteuccia struthiopteris*. Maximum of germinated spores (95%) is observed in the first days after collecting. Germination ability decreases approximately to 80% in a month. Less than 10% of spores germinated after 2 months of storage, and less than 1% of spores germinated after 7 months. The germination ability of spores of all the species studied decreased after deep freezing in liquid nitrogen, but from 42 to 75% of the spores remained viable. Thus chlorophyllous spores of the ferns studied are resistant to liquid nitrogen freezing therefore the cryopreservation is a perspective method for long-term storage of green spores of East Asian ferns.

The article contains 1 table, 1 figure, 35 ref.

Key words: spores; germination ability; kryopreservation; *Matteuccia*; *Osmundastrum*; *Onoclea*.

References

1. Kotukhov UA. Vyrashchivanie paprotnikov iz spor [Growing of ferns from spores]. *Byulleten' Glavnogo Botanicheskogo Sada – Bulletin of the Main Botanical Garden*. 1968;71:85. In Russian

2. Arnautova EM. Gametofity ravnosporovykh paprotnikov [Gametophytes of the homosporous ferns]. St. Petersburg: SPb State University Publishers; 2008. 456 p. In Russian
3. Arnautova EM. Razvitiye i stroeniye gametofitov [Development and structure of Gametophytes of *Coniogramme intermedia*, *Anogramma leptophylla* (Pteridaceae)]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1998;83(12):72-76. In Russian
4. Schneller JJ. Biosystematic investigations on the Lady fern (*Athyrium filix-femina*). *Plant Syst. Evol.* 1979;132(4):255-275. doi 10.1007/BF00982389
5. Windham MD, Wolf PG, Ranker TA Factors affecting prolonged stored spore viability in herbarium collections of three species of Pellaea. *Amer. Fern J.* 1986;76(3):141-148.
6. Pataraja LM. K sistematike polovoy generatsii paprotnikov Adzharii [On systematics of sexual generation of ferns of Adzharia]. *Uchenye zapiski MOPI im. N.K. Krupskoy – Scientific notes of N.K. Krupskaya MOPI*. 1968;181(12):244-262. In Russian
7. Stezenko NM. Zhiznesposobnost' spor nekotorykh vidov paprotnikov [Spore viability of some species of ferns]. *Byulleten' Glavnogo Botanicheskogo Sada – Bulletin of the Main Botanical Garden*. 1985;138:63-35. In Russian
8. Stezenko NM. Zhiznesposobnost' spor paprotnikov-introduktentov v zavisimosti ot strokov khraneniya [Spore viability of fern-introduced species depending on periods of storage]. *Okhrana, izucheniye i obogashcheniye rastitel'nogo mira* [In: Protection, studying and flora enrichment]. Kiev: 1987;14:18-21. In Russian
9. Naujalis II. Faktory vozniknoveniya gametofitov paprotnikov v prirode [Factors of Fern gametophytes emergence in the nature]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical journal*. 1989;74(6):844-852. In Russian
10. Ballesteros D. Conservation of fern spores. In *Working with Ferns: Issues and Applications*. Fernández H, editor. New York: Springer Science; 2011. p. 165-172. doi 10.1007/978-1-4419-7162-3_12
11. Hamilton RG. The significance of spore banks in natural populations of *Athyrium pycnocarpon* and *A. thelypteroides*. *Amer. Fern J.* 1988;78:96-104.
12. Pence VC. Survival of chlorophyllous and nonchlorophyllous fern spores through exposure to liquid nitrogen. *Amer. Fern J.* 2000;90(4):119-126.
13. Pence VC. Cryopreservation of Bryophytes and Ferns. In: *Plant Cryopreservation: A Practical Guide*. Reed BM, editor. New York: Springer Science; 2008. p. 117-141.
14. Beri A, Bir SS. Germination of stored spores of *Pteris vittata* L. *Amer. Fern J.* 1993;83(3):73-78.
15. Page CN, Dyer AF, Lindsay S, Mann DG. Conservation of Pteridophytes – the *ex situ* approach. In: *Fern horticulture: past, present and future perspectives*. Ide JM, Jermy AC, Paul AM, editors. Andover: Intercept; 1992. p. 269-278.
16. Lebkuecher JG. Desiccation-time limits of photosynthetic recovery in *Equisetum hyemale* (Equisetaceae) spores. *Amer. Fern J.* 1997;84(6):792-797.
17. Stecenko NM, Schevchenko SI. Biokhimicheskie aspekty poteri zhiznesposobnosti spor paprotnikov sem. Onocleaceae [Biochemical aspects of viability loss of Onocleaceae spores]. *Byulleten' Glavnogo Botanicheskogo Sada – Bulletin of the Main Botanical Garden*. 1988;151:58-61. In Russian
18. Fedoseenko VA. Ispol'zovanie sverkhnizkikh temperatur dlya dlitel'nogo khraneniya semyan (metody i tekhnika) [Use of ultralow temperatures for long storage of seeds (methods and technique)]. *Nauch.-tekhn. byulleten' VNII rastenievodstva im. N.I. Vavilova – Scientific and technical bulletin. N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Growing*. 1978;77:53-57. In Russian
19. Stanwood PC, Bass LN. Seed germplasm preservation using liquid nitrogen. *Seed Sci. and Technology*. 1981;9(2):423-437.
20. Tikhonova VL, Yashina SG. Long-term storage of endangered wild plant seeds. *Physiol. Gen. Biol. Rev.* 1997;13(1):1-33.

21. Agrawal DC, Pawar SS, Mascarenhas AF. Cryopreservation of spores of *Cyathea spinulosa* Wall. ex Hook. f.: An endangered tree fern. *J. Plant. Physiol.* 1993;142:124-126.
22. Mazkevich NV et al. Nauchno-metodicheskie ukazaniya po kriokonservatsii makromitsetov i paporotnikovidnykh s ispol'zovaniem morfologicheskogo i tsitologicheskogo testirovaniya [Scientific guidelines for cryopreservation of macromycetes and pteroids using morphological and cytologic testing]. Moscow: 1996. 29 p. [Department of All-Russian Institute for Scientific and Technical Information]. № 3684–B 96. In Russian
23. Pence VC. Cryopreservation and *in vitro* methods for *ex situ* Conservation of Pteridophytes. *Fern Gaz.* 2002;16(6-8):362-368.
24. Ballesteros D, Ibars AM, Estrelles E. New data about pteridophytic spore conservation in germplasm banks. In: *Plantaeuropa IV-th Conference*, Valencia, Espania, 2004. [Electronic resource]. Available at: http://www.nerium.net/plantaeuropa/Download/Proceedings/Ballesteros_daniel.pdf (29.08.2011).
25. Ballesteros D, Estrelles E, Ibars AM. Responses of Pteridophyte spores to ultrafreezing temperatures for long-term conservation in Germplasm Banks. *Fern Gaz.* 2006;17:293-302.
26. Kreshchenok I, Nesterova S. Genome conservation for rare and ornamental species of Russian Far East ferns by cryopreservation. In: *III Global Botanic Gardens Congress*, China, Wuhan, 2007 [Electronic resource]. Available at: <http://www.bgci.org/wuhan/posters> (29.08.2011).
27. Nesterova S, Kreshchenok I, Navros E. Cryopreservation of spores of wild-growing and collection ferns. *Kriokonservatsiya kak sposob sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya. Biofizika zhivoy kletki* [In: *Cryopreservation as a way of preserving biological diversity. Biophysics of living cell*]. 2008;9:145-146. In Russian
28. Kreshchenok I, Nesterova S. Cryopreservation of spores of rare and economically valuable ferns of the Russian Far East. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii – Plant Life of Asian Russia*. 2012;1:22-25. In Russian
29. Krasnaya kniga Sakhalinskoy oblasti. Rasteniya [Red Book of Sakhalin oblast. Plants]. Eremin VM, editor. Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalin Publishing House; 2005. 348 p. In Russian
30. Krasnaya kniga Primorskogo kraja: Rasteniya. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov [Red Book of Primorsky Krai: Plants]. Vladivostok: ABK “Apelsin”; 2008. 688 p. In Russian
31. Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Book of the Russian Federation (Plants and Mushrooms)]. Moscow: Association of scientific editions KMK; 2008. 855 p. In Russian
32. Zaicev GN. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow: Nauka; 1991. 184 p. In Russian
33. Gureyeva II. Ravnosporovye paprotniki Yuzhnoy Sibiri. Sistematika, proiskhozhdenie, biomorfologiya, populyatsionnaya biologiya [Homosporous ferns of South Siberia. Taxonomy, origin, biomorphology and population biology]. Tomsk: Tomsk University Publishers; 2001. 158 p. In Russian
34. Lloyd RM, Klekowski EJJr. Spore germination and viability in Pteridophyta: evolutionary significance of chlorophyllous spores. *Biotropica*. 1970;2:129-137.
35. Magrini S, Scoppola A. First results from conservation studies of chlorophyllous spores of the Royal fern (*Osmunda regalis*, Osmundaceae). *Cryobiology*. 2012;64:65-69. doi: 10.1016/j.cryobiol.2011.10.001

Received 25 February 2013;

Revised 20 November 2013;

Accepted 19 April 2014

УДК 581.526.426.2 (470.1)

И.Б. Кучеров¹, А.А. Зверев²

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

² Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Широтная географическая структура ценофлор светлохвойных лесов севера Европейской России: анализ с учетом доминирования видов

Проанализированы спектры широтных географических элементов ценофлор сосновых и лиственничных лесов и редколесий севера Европейской России, «взвешенные» по проективному покрытию видов, слагающих подпогозовые ярусы соответствующих сообществ. Выдвинуты гипотезы о природе факторов, определяющих пропорции спектров. Бореальный элемент закономерно преобладает в спектрах ценофлор зеленомошной группы типов леса в силу зонально-климатической обусловленности. По мере нарастания либо уменьшения увлажнения и/или минерального богатства почв структура спектра изменяется. Синтаксонам, приуроченным к более богатым почвам, может быть свойственно более активное участие видов бореонеморального либо полизонального геоэлементов. В спектрах синтаксонов, развитых при олиготрофном либо мезотрофном заболачивании, выражены гипоарктические черты, аналогичные наблюдаемым в предтундровых либо подгольцовых синтаксонах. Спектры геоэлементов лишайниково-мохового яруса в зональных условиях сходны с таковыми вышележащих ярусов, при большем либо меньшем увлажнении почвы – существенно отличаются от них.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; *Larix sibirica*; средняя тайга; северная тайга; Европейская Россия; широтные географические элементы флоры; ценофлора; доминанты растительных сообществ.

Введение

Светлохвойные таежные леса – класс формаций, эдификаторами древесного яруса которых являются различные виды сосны (*Pinus* L.) либо лиственницы (*Larix* Hill) – хвойные деревья со сквозистой кроной, что обеспечивает под их пологом улучшенный световой режим и, как следствие, высокий уровень видового разнообразия растений приземных ярусов. В сукцессионных рядах эти сообщества либо предшествуют темнохвойно-таежным лесам (обычно в ходе пирогенных сукцессий), либо сами выступают терминальными стадиями этих рядов, представляя собой топоэдафические климаксы на сухих, скальных либо торфяно-болотных почвах.

Анализ спектров географических элементов флор различного ранга, в том числе и флор растительных сообществ в объеме заданных классификацион-

ных единиц (ценофлор) является одним из основных инструментов сравнительной флористики [1]. Подобный анализ может быть выполнен разными методами. Соотношения видов разных геоэлементов могут быть сопоставлены как непосредственно для списочного состава флоры (традиционный метод, выявляющий основные вехи в истории формирования древних флор и «оттеняющий» роль реликтов [2]), так и после «взвешивания» элементов, формирующих спектр, по избранному критерию. При «взвешивании» спектров как зонально-координатных, так и (особенно) хориономических элементов флор и ценофлор по встречаемости видов, относящихся к этим элементам, полученные результаты могут более отчетливо выявить основные миграционные потоки видов, имевшие место на различных стадиях формирования «молодых» послеледниковых флор [3, 4]. В то же время «взвешивание» спектров ценофлор по проективному покрытию видов различных геоэлементов наиболее полно отражает современное состояние ценофлор и экологическую специфику их формирования благодаря учету доминирования видов, что особенно важно при изучении разнообразия растительных сообществ конкретных формаций в пределах обширной территории.

Целью публикации является сопоставление широтных географических элементов ценофлор светлохвойных – сосновых (из *Pinus sylvestris*) и лиственничных (из *Larix sibirica*) – лесов на территории средней и северной тайги Европейской России и прилежащих районов Урала и выявление факторов, обуславливающих наблюдаемые пропорции геоэлементов, благодаря оценке роли доминантов подчиненных ярусов.

Материалы и методики исследования

Основой для анализа послужили результаты доминантно-флористической [5] классификации сосновых и лиственничных лесов и редколесий Европейского Севера, выполненной с использованием программы IBIS 6.2 [6]. Результаты классификации опубликованы в виде отдельных обработок для лишайниковых [7], лишайниково-зеленомошных и зеленомошных [8], травяно-зеленомошных [9], травяно-сфагновых [10] и кустарничково-сфагновых [11] сосняков, предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесий [12] и таежных лиственничников [13]. Большая часть геоботанических описаний, использованных при обработках, выполнена И.Б. Кучеровым при участии его товарищей по экспедициям в ходе полевых исследований 1996–2012 гг., остальные взяты из многочисленных литературных источников, цитированных в указанных выше статьях. Общий объем массива описаний составил около 1600. Авторы не могут привести продромус выделенных синтаксонов (всего 71), поскольку объем статьи ограничен; наименования синтаксонов приводятся непосредственно в тексте.

Процентные спектры широтных географических элементов видов, составляющих ценофлоры каждого из синтаксонов, также рассчитаны с помощью про-

граммы IBIS 6.2. Следуя рекомендациям Х. Элленберга [14], расчеты выполнялись отдельно для сосудистых растений и для мохообразных и лишайников, формирующих напочвенный ярус. Спектры геоэлементов сосудистых растений также оценивались поярусно: отдельно для видов травяно-кустарничкового яруса, отдельно для яруса подроста и подлеска. Это позволило произвести «взвешивание» геоэлементов с учетом среднего проективного покрытия каждого из видов ценофлоры в анализируемом ярусе. При этом фактически сопоставлялись удельные проективные покрытия (Д) видов, слагающих тот или иной ярус. Ранее описание растительных сообществ с использованием удельных покрытий для выявления роли доминантов в сложении сообщества применяли В.С. Ипатов [15 и др.] и С.В. Дегтева [16 и др.].

Номенклатура сосудистых растений дается по сводке С.К. Черепанова [17], листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой [18], печеночных мхов – по Р.Н. Шлякову [19] (по этим же источникам даны и геоэлементы мохообразных), лишайников – по О. Vitikainen et al. [20]. Последняя сводка использована ввиду признания в ней самостоятельности рода *Cladina*, что удобно при геоботанических обработках. Данные о широтном распространении видов сосудистых растений приводятся по Э. Хультену и М. Фризу [21], лишайников – по «Определителю лишайников СССР» [22] и «Определителю лишайников России» [23].

Типичные примеры спектров географических элементов по ярусам ценофлор синтаксонов сосновых лесов сведены в табл. 1, лиственничных лесов и редколесий – в табл. 2. Таксономические параметры изученных объединенных ценофлор составили для сосновых лесов: число видов лишайников – 29 (среднее число в одном геоботаническом описании – $3,2 \pm 0,09$), мохообразных – 69 ($6,08 \pm 0,14$), сосудистых растений – 181 ($17,4 \pm 0,41$); для лиственничных лесов и редколесий: лишайников – 38 ($2,55 \pm 0,22$), мохообразных – 87 ($5,37 \pm 0,32$), сосудистых растений – 315 ($26,03 \pm 1,51$). Средние параметры указаны вместе со стандартной ошибкой среднего арифметического.

Структура спектров широтных геоэлементов и влияющие на нее факторы

Кустарниковый ярус (подрост и подлесок)

В кустарниковом ярусе предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесий в силу их широтного либо высотно-поясного положения преобладают гипоарктические виды (*Betula nana*, *B. czerepanovii*, *Duschekia fruticosa*, *Salix phylicifolia*; 85–90% Д). В ряде синтаксонов ерничково-лишайниковых (*Stereocaulo-Cladino-Laricetum* (L.) *betuletosum nani* var. *typicum*), ерничково-зеленомошных (*Hylocomio-Betulo nani*-L. *rubetosum arctici*) и травяных (*Bistorto-Geranio*-L. *calamagrostietosum* и *avenelletosum*) редколесий к гипоарктическим видам примешиваются бореальные (20–45% Д).

Таблица 1 / Table 1

**Примеры спектров широтных географических элементов синтаксонов
сосновых лесов средней и северной тайги Европейской России /**

**Examples of spectra of latitudinal geographical elements of pine forests
syntaxa in the middle and northern taiga of European Russia**

Широтные элементы ценофлор по ярусам, Д % / Latitudinal elements of coenotic floras by layers, D %	Синтаксоны / Syntaxa												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Подрост и подрост / Young growth and understorey layer													
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Нурпоарктический (incl. Нурпоарктический-Montane)	–	4	–	5	–	–	–	1	32	10	31	9	39
Бореальный / Boreal	98	86	67	75	91	73	81	95	40	74	68	89	61
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	1	4	9	6	7	27	18	4	29	8	2	2	1
Полизоональный / Multizonal	1	7	23	14	3	–	1	1	–	7	–	–	–
Травяно-кустарничковый ярус / Dwarfshrub-herb layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Нурпоарктический (incl. Нурпоарктический-Montane)		21	4	4	–	–	–	2	14	1	5	9	27
Арктобореальный / Arctic-Boreal	–	–	–	–	–	–	–	–	2	4	8	5	7
Бореальный / Boreal	98	78	65	70	97	83	66	89	47	69	82	86	66
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	2	–	11	9	2	15	27	6	2	11	1	–	–
Лесостепной / Forest-Steppe	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Полизоональный / Multizonal	–	–	20	15	1	3	7	3	35	16	5	–	–
Лишайниково-моховой ярус / Lichen-moss layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	–	5	4	1	–	–	–	–	9	–	–	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Нурпоарктический (incl. Нурпоарктический-Montane)	1	4	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Арктобореальный / Arctic-Boreal	24	18	13	1	1	–	1	2	49	78	81	78	79
Бореальный / Boreal	37	50	53	90	89	42	68	81	39	17	17	15	16

Окончание табл. 1 / Table 1 (end)

Широтные элементы ценофлор по ярусам, Д % / Latitudinal elements of coenotic floras by layers, D %	Синтаксоны / Syntaxa												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	–	–	2	1	1	47	25	9	1	1	–	–	–
Полизоональный / Multizonal	39	23	26	7	9	12	7	8	2	4	2	6	3

Примечание. Синтаксоны сосновых лесов: 1 – лишайниковый, кольско-карельский вересковый вариант; 2 – воронично-лишайниковый скальный; 3 – чабрецово-толокнянковый на доломитах; 4 – астрагалово-толокнянковый на гипсах, брусничная субассоциация на южных склонах карстовых логов; 5 – черничный; 6 – кисличный; 7 – вейниковый, костяничная субассоциация на песках и супесях; 8 – костянично-брусничный, княжиковая субассоциация на гипсах; 9 – молиниевый сфагновый, северотаежный приручевой вариант *Salix phylicifolia*; 10 – горцовый сфагновый; 11 – вахтовый сфагновый, типичная субассоциация; 12 – багульниковый сфагновый, типичная среднетаежная субассоциация; 13 – то же, ерниковая северотаежная субассоциация.

Спектры широтных географических элементов рассчитаны по ярусам сообществ, относящихся к данному синтаксону, с учетом проективного покрытия видов, слагающих тот или иной ярус. Д % – удельное проективное покрытие геоэлемента в данном ярусе, %. Преобладающие геоэлементы выделены жирным шрифтом и серым фоном /

Notes. Scots pine forest syntaxa: 1 – Cladino-Pinetum (P.), Lapponian-Karelian variant with *Calluna vulgaris* (on sand); 2 – Empetro-Cladino-P. arctoparmelietosum (on Fennoscandian silicate rock); 3 – Thymo-Arctostaphylo-P. (on Karelian dolomite); 4 – Astragalo danici-Arctostaphylo-P. (on Pinega R. gypsum outcrops), subass. vacciniotosum on S slopes of karst ravines; 5 – Myrtillo-P., subass. typicum; 6 – Oxalido-P.; 7 – Calamagrostio arundinaceae-P., subass. rubetosum saxatili on sand or loamy sand; 8 – Rubo saxatili-Vaccinio-P., subass. atragenetosum sibiricae (on Pinega R. gypsum outcrops); 9 – Sphagno warnstorffii-P., subass. moliniotosum (Fennoscandian), northern-boreal riparian variant with *Salix phylicifolia*; 10 – the same, subass. bistortaetosum (of N. Dvina and Pechora R. basins); 11 – Menyantho-P. subass. typicum; 12 – Sphagno angustifolii-Ledo-P., subass. typicum (middle-boreal); 13 – the same, subass. sphagnetosum fusci (northern-boreal).

Spectra of latitudinal distribution range elements are calculated separately for different layers of communities of a given syntaxon, projective cover of plant species considered. D % is a relative projective cover of a latitudinal element in a given community layer, %. The dominating latitudinal elements are printed in bold against a gray background.

В основном это *Juniperus communis* s. l. и *Sorbus aucuparia* s. l. В сосняках аналогичные пропорции флоры яруса характерны лишь для воронично-лишайниковых редколесий крайнесеверной тайги бассейна р. Печоры (Empetro-Cladino-Pinetum (P.) betuletosum czerepanovii var. typicum).

Во всех остальных описанных синтаксонах сосновых и лиственничных лесов в ярусе кустарников преобладают бореальные виды, преимущественно за счет подроста таежных лесообразователей, чаще всего *Picea abies* s. l., в наиболее сухих либо, напротив, заболоченных типах – *Pinus sylvestris*. В отдельных случаях значимую роль играют также *Betula pubescens*, *Junipe-*

rus communis, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*. Роль подроста *Larix sibirica* в лиственничниках, как правило, незначительна.

Таблица 2 / Table 2

**Примеры спектров широтных географических элементов синтаксонов
лиственничных лесов и редколесий средней и северной тайги Европейской России /
Examples of spectra of latitudinal geographical elements of larch forests syntaxa
in the middle and northern taiga of European Russia**

Широтные элементы ценофлор по ярусам, Д % / Latitudinal elements of coenotic floras by layers, D %	Синтаксоны / Syntaxa												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Подрост и подлесок / Young growth and understorey layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	–	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомон- танный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)	76	87	83	75	64	55	27	–	15	4	–	–	–
Бореальный / Boreal	24	10	17	25	36	45	73	100	77	82	91	83	95
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	–	–	–	–	–	–	–	–	7	3	6	17	5
Полизоновый / Multizonal	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	3	–	–
Травяно-кустарничковый ярус / Dwarfshrub-herb layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	11	28	–	7	5	9	1	–	–	–	1	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомонтанный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)	44	40	28	28	33	54	23	3	4	3	4	3	1
Бореальный / Boreal	43	27	71	49	54	32	73	95	90	86	75	80	92
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	–	–	–	3	1	–	1	1	5	7	14	11	4
Лесостепной / Forest-Steppe	–	1	–	2	–	–	–	–	–	–	2	–	–
Полизоновый / Multizonal	2	3	–	11	6	6	2	2	2	4	5	6	3
Лишайниково-моховой ярус / Lichen-moss layer													
Арктоальпийский / Arctic-Alpine	22	19	–	2	–	7	–	–	1	–	6	–	–
Гипоарктический (включая гипоарктомон- танный) / Hypoarctic (incl. Hypoarctic-Montane)	5	19	2	10	6	15	–	–	–	–	1	–	–
Арктобореальный / Arctic-Boreal	13	23	6	17	10	40	7	4	–	1	2	–	–
Бореальный / Boreal	24	7	74	44	70	33	87	88	96	81	72	69	90

Окончание табл. 2 / Table 2 (end)

Широтные элементы ценофлор по ярусам, Д % / Latitudinal elements of coenotic floras by layers, D %	Синтаксоны / Syntaxa												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Бореонеморальный (включая неморальный) / Boreal-Nemoral (incl. Nemoral)	–	–	–	11	–	–	–	–	2	8	2	23	8
Полизоональный / Multizonal	37	32	19	16	14	5	6	8	1	10	16	8	2

Примечание. Лиственничные предтундровые и подгольцовые редколесья: 1 – ерничково-лишайниковые, типичный вариант; 2 – то же, осочковый (*Carex rupestris*) вариант; 3 – ерничково-зеленомошные, типичная субассоциация; 4 – травяные, высокоейниковая пойменная субассоциация; 5 – то же, луговая подгольцовая субассоциация; 6 – то же, душистоколюсовая горно-лесная субассоциация.

Таежные лиственничники: 7 – багульниково-брусничный на северных склонах карстовых логов; 8 – брусничный; 9 – костянично-брусничный, типичная субассоциация; 10 – то же, можжевельниковая ситуация на южных склонах карстовых логов; 11 – аконитовый, спирейная субассоциация на обнажениях известняков; 12 – то же, типичная логовая субассоциация; 13 – то же, высокоейниковая пойменная субассоциация.

Прочие обозначения, как в табл. 1 /

Notes. Subarctic and subalpine Siberian larch open woodland syntaxa: 1 – Stereocaulo-Cladino-Laricetum (L.), subass. betuletosum nani, var. typicum; 2 – the same, alpine timberline variant with *Carex rupestris*; 3 – Hylocomio-Betulo nani-L., subass. typicum; 4 – Bistorto-Geranio-L. subass. calamagrostietosum langsdorffii (in the floodplain); 5 – the same, subass. avenelletosum (along the alpine timberline in the Urals); 6 – the same, subass. anthoxanthetosum alpini (in the montane boreal-forest belt).

Boreal-forest Siberian larch syntaxa: 7 – Ledo- L., on N slopes of karst ravines; 8 – Hylocomio-Vaccinio-L., subass. typicum (often pyrogenic); 9 – Rubo saxatili-Vaccinio-L. (on karst ravine slopes), subass. typicum; 10 – the same, subass. juniperetosum (on steep S slopes); 11 – Aconito-L., subass. spiraeltosum medii (on limestone outcrops); 12 – the same, subass. typicum (in the gully); 13 – the same, subass. calamagrostietosum langsdorffii (in the floodplain).

For other notes see table 1.

В большинстве синтаксонов преобладание бореальных видов в подросте и подлеске абсолютно (85–100% Д), что закономерно с зональной точки зрения. В первую очередь это относится к соснякам и лиственничникам брусничным и черничным, принадлежащим к зеленомошной группе типов леса, занимающей центральное положение в схеме эдафо-фитоценологических рядов В.Н. Сукачева [24], а также к большинству лишайниковых, сфагново-зеленомошных и сфагновых типов.

В ряде синтаксонов, преимущественно северотаежных либо заболоченных (т.е. развитых на менее теплообеспеченных экотопах), бореальным видам в составе яруса все же сопутствуют гипоарктические (60–70 против 30–40% Д). В кольско-карельских крайнесеверотаежных воронично-лишайниковых сосняках (*Empetro-Cladino-P. betuletosum* var. *Calluna vulgaris*) примесь последнего элемента обусловлена *Betula czerepanovii*, в заболоченных вахтовых

(*Menyantho-P. typicum* и *eriphoretosum*) и кольско-карельских молиниевых (*Sphagno warnstorffii-P. molinietosum* var. *typicum*) – *B. nana* и (отчасти) *Salix phylicifolia*, в ерниково-багульниковых (*Sphagno angustifolii-Ledo-P. sphagnetosum fuscii*) – исключительно *Betula nana*, в лиственничниках багульниково-брусничных (*Ledo-L.*) на северных склонах карстовых логов Пинежья – *Salix arbuscula* и *S. recurvigemmis*.

В то же время во многих синтаксонах, приуроченных к почвам повышенного минерального богатства, бореальные виды яруса делят господство с более «южными» – бореонеморальными либо полизональными (60–80 против 15–30% Д); как правило, в этом случае аналогичные соотношения наблюдаются и в травяно-кустарничковом ярусе. В сосняках травяно-зеленомошных на северном пределе ареала в средней тайге – кисличных (*Oxalido-P.*) на старопашотных землях и вейниковых (*Calamagrostio arundinaceae-P.*) на южных склонах – эффект согосподства бореонеморального элемента объясним за счет «правила предварения» Г. Вальтера и В.В. Алехина. Последнее предполагает, в частности, приуроченность видов либо сообществ на северном пределе распространения к южным, более теплообеспеченным склонам южных экспозиций [25, 26]. Упомянутая роль данного геоэлемента при этом достигается за счет совместного произрастания многих видов, по отдельности малообильных. Это *Alnus incana*, *Lonicera xylosteum*, в сосняках кисличных – *Rubus idaeus*, в вейниковых – порослевые и стланиковые формы *Tilia cordata*, а также *Rosa majalis*. Последний вид «отвечает» и за возрастание активности бореонеморальных видов в логовых аконитовых лиственничниках (*Aconito-L. typicum*).

Обилие полизональных видов в подлеске сосняков бруснично-астргалово-толокнянковых (*Astragalo danici-Arctostaphylo-P. vaccinietosum*) на южных склонах карстовых логов в бассейнах Пинеги и Северной Двины и чабрецово-толокнянковых (*Thymo-Arctostaphylo-P.*) на доломитах в южной Карелии обусловлено исключительно *Cotoneaster melanocarpus* s. l. (incl. *C. × antoninae*). В случае последнего синтаксона нельзя применить «правило предварения», так как сообщества могут быть приурочены к экотопам разной экспозиции. Однако повышенное минеральное богатство почвы само по себе является фактором ускорения биологического круговорота [27] и, вероятно, частично компенсирует недостаток теплообеспеченности, тем самым иллюстрируя принцип частичной замещаемости экологических факторов [28, 29]. Помимо этого, экотопы известняковых обнажений являются «теплыми» благодаря улучшению условий дренажа и аэрации из-за трещиноватости горной породы [27], чем отличаются от обнажений гипсов в карстовых ландшафтах, потенциально «холодных» в силу воздействия низкотемпературных подземных вод [30]. В случае сосняков бруснично-астргалово-толокнянковых охлаждающий эффект субстрата, видимо, компенсируется южной экспозицией склона.

В приручьевых кольских молиниевых сосняках (*Sphagno warnstorffii-P. molinietosum* var. *Salix phylicifolia*) одновременно согосподствуют гипоарктиче-

ские (*Betula nana*, *Salix phylicifolia*), бореальные (*Juniperus communis*, подрост *Pinus sylvestris*) и бореонеморальные (*Alnus incana*) виды яруса (соответственно 30, 40 и 30% Д).

Соотношения широтных геоэлементов в составе подроста и подлеска в силу зональной либо поясной обусловленности близки к таковым в травяно-кустарничковом ярусе (см. ниже), за исключением того, что в предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесьях сильнее выражена гипоарктизация яруса.

Травяно-кустарничковый ярус

В соответствии с зональным положением таежных ценофлор бореальные виды закономерно преобладают в сосняках и лиственничниках зеленомошной группы типов леса (см. выше) – брусничных (*Vaccinio-P.*, *Hylocomio-Vaccinio-L.*) и черничных (*Myrtillo-P.*), включая также северотаежные сосняки воронично-брусничные (*Empetro-Vaccinio-P.*) и воронично-черничные (*Empetro-Myrtillo-P.*; 80–85%; в средней тайге – до 100% Д). Основной вклад в господство данного геоэлемента вносят кустарнички темнохвойной тайги из «свиты» *Picea abies* s. l. [31] – *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*. Представители бореального элемента господствуют и в травяно-кустарничковом ярусе многих других типов светлехвойных лесов. Это сосняки лишайниковые (*Cladino-P.*) и воронично-лишайниковые (*Empetro-Cladino-P.*) на песках (кроме крайнесеверной тайги) и среднетаежные сосняки лишайниковые скальные (*Cladino-P. polytrichetosum*; 85–100% Д за счет *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris* и *Arctostaphylos uva-ursi*), большинство типов сосняков сфагново-зеленомошных, травяно- и кустарничково-сфагновых (80–90% Д; в числе доминантов в зависимости от синтаксона фигурируют *Equisetum sylvaticum*, *Bistorta major*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*), сосняки и лиственничники папоротничковые и костянично-брусничные (в том числе на карсте; 90% Д за счет *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris*), пойменные тиманские травяные лиственничники (*Aconito-L. calamagrostietosum*; 90% Д благодаря *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum pratense*, *Atragene sibirica*). Примечательно, что в спектрах сосняков и лиственничников костянично-брусничных на карстовых обнажениях за счет выраженного доминирования бореальных видов «сглаживаются» и исчезают реликтовые черты, порожденные сочетанием сопутствующих арктоальпийских и гипоарктических видов с бореонеморальными и лесостепными. Роль перечисленных элементов намного более отчетливо видна в спектрах ценофлор сосудистых растений этих же синтаксонов, «взвешенных» по встречаемости видов [4, 9].

В сообществах с приполярным либо подгольцовым распространением, а также развивающихся в условиях выраженного олиготрофного заболачива-

ния бореальные виды сопровождаются гипоарктическими (включая гипоарктомонтанные; 70–75% против 20–30% Д), аналогично тому, как это наблюдается в ярусе подроста и подлеска. Данное соотношение наблюдается практически во всех типах предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесий. Здесь к доминирующим представителям гипоарктического элемента относятся, в зависимости от синтаксона, *Empetrum nigrum* s. l., *Rubus chamaemorus*, *Bistorta elliptica*, *Geranium albiflorum*, *Anthoxanthum alpinum*, *Alopecurus alpestris*; в числе бореальных видов значимого обилия может достигать *Avenella flexuosa*. Лишь в пойменных травяных редколесьях (*Bistorta*-*Geranio*-*L. calamagrostietosum*) наблюдается возрастание доли полизонного элемента до 10% Д за счет *Galium boreale*, *Poa pratensis* и ряда других сопутствующих видов. Пропорции яруса, аналогичные таковым в редколесьях, характерны и для багульниково-брусничных лиственничников на северных склонах пинежских карстовых логов, где к господствующим гипоарктическим видам, помимо *Empetrum nigrum*, относится *Arctous alpina*.

Сходные соотношения геоэлементов (65–70 против 25–30% Д) наблюдаются и в кольских сфагново-зеленомошных горных сосняках (*Sphagno fuscii*-*Empetro*-P.), а также в ерниковых сосняках, тяготеющих к центральной части облесенных болотных массивов с мощной торфяной залежью, обладающей теплоизолирующим эффектом и препятствующей прогреву почвы. К этой же группе сообществ тяготеют и чернично-багульниковые сосняки (*Sphagno angustifolii*-*Ledo*-P. *typicum* var. *Equisetum sylvaticum*), развивающиеся по краю болот, окруженных еловым лесом. Для последнего, благодаря сильному затенению под кронами ели, характерны более низкие температуры приземного слоя воздуха [32], а также замедленное снеготаяние [33]; холодный воздух из ельника стекает на нижележащее болото, не слишком хорошо прогретое само по себе. В сообществах перечисленных типов среди представителей гипоарктического (в широком смысле) элемента в составе яруса наиболее активны *Empetrum nigrum* s. l. и *Rubus chamaemorus*. Из бореальных видов в число доминантов входят *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, в сосняках чернично-багульниковых – также *Vaccinium myrtillus*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*.

Наконец, такие же соотношения элементов отмечены в воронично-лишайниковых сосняках (*Empetro*-*Cladino*-P.) на песках крайнесеверной тайги (subass. *betuletosum*) и на скалах (subass. *arctoparmelietosum*). В воронично-лишайниковых сосняках крайнесеверной тайги бассейна р. Печоры, а также в прибеломорских сосняках вороничных (*Empetro*-P.) доли обоих геоэлементов выравниваются за счет усиления позиций *Empetrum nigrum* s. l. В предельном случае осочково-ерниково-лишайниковых лиственничных редколесий (*Steereocaulo*-*Cladino*-*L. betuletosum* var. *Carex rupestris*) на перидотитах по верхней границе леса Полярного Урала в составе яруса наблюдается согосподство бореальных (*Vaccinium uliginosum*), гипоарктических (*Carex bigelowii* s. l.) и арктоальпийских (*Carex rupestris*) видов (соответственно 30, 40 и 30% Д).

Диаметрально противоположная картина наблюдается для синтаксонов, приуроченных к южным склонам, старопашотным землям, обнажениям карбонатных и сульфатных пород, а также к условиям жестководного ключевого переувлажнения – во всех случаях, когда в силу тех или иных причин наблюдаются прогрев почвы, интенсификация биологического круговорота либо как минимум улучшение условий минерального питания растений [27]. Здесь в составе рассматриваемого яруса бореальные виды сочетаются с бореонеморальными и/или полизональными. Сочетание бореальных и бореонеморальных видов характерно для травяно-зеленомошных сосняков на северном пределе ареала в средней тайге – кисличных (80 против 15% Д) и особенно вейниковых (в том числе на карельских обнажениях доломитов; 70 против 30% Д). В последнем случае среди бореонеморальных видов наиболее активны собственно *Calamagrostis arundinacea* (относимый к данному геоэлементу в пределах Европейской России, но не восточнее), а также *Convallaria majalis*, среди бореальных – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*.

Близкие пропорции спектра яруса свойственны северо- и среднетаежным травяным лиственничникам Двино-Печорского региона (*Aconito-L.*), произрастающим в логах (*subass. typicum*) либо на обнажениях известняков (*subass. spiraeosum medii*). Здесь список бореальных доминантов яруса возглавляют *Aconitum septentrionale* и *Thalictrum minus* s. l. (хотя обильны и виды, активные в сосняках); среди бореонеморальных видов наиболее значимы *Lathyrus vernus* и *Melica nutans*. Виды, присутствие которых говорит о реликтовом характере лиственничников на известняках (*Paemonia anomala*, *Poa glauca*, *Pulsatilla flavescens*, *Potentilla kuznetzowii*, *Arabis sagittata*, *Corydalis capnoides*, *Dendranthema zawadskii* [4, 13]), малообильны и не влияют на пропорции спектра. Этого опять-таки не наблюдается в спектрах, «взвешенных» по встречаемости, где элементы, соответствующие перечисленным видам, – от арктоальпийского до полизонального – выражены более рельефно [4].

Сочетание бореальных видов с полизональными присуще северотаежным сообществам, развитым на богатых почвах либо при жестководном увлажнении. Оно наблюдается в астрагалово-толокнянковых сосняках (*Astragalo-Arctostaphylo-P. typicum*) на вершинах гипсовых останцов Пинежья (72% Д *Arctostaphylos uva-ursi* против 15% Д *Carex alba*), а также в кольско-карельских вариантах молиниевых сосняков вдоль ручьев и по краю аапа-болот (*Sphagno-warnstorffii-P. molinietosum* var. *typicum*; 45–60 против 25–35% Д; доминирующие полизональные виды – *Molinia caerulea*, отчасти также *Equisetum fluviatile* и *E. palustre*).

Совместное доминирование бореальных, бореонеморальных и полизональных видов отмечено на аналогичных почвах, но в более теплообеспеченных условиях – зонально-климатических либо топоэдафических. Оно наблюдается, в частности, в чабрецово-толокнянковых сосняках на доломитах южной (среднетаежной) Карелии, где *Arctostaphylos uva-ursi* и *Vaccinium vitis-idaea*

сочетаются с *Convallaria majalis* и *Thymus serpyllum*. Другой пример, обусловленный уже не зональной приуроченностью сообществ, но «правилом предвадения» (см. выше), – бруснично-астргалло-толокнянковые сосняки на южных склонах карстовых логов на Пинеге и Северной Двине; здесь согосподствуют *Vaccinium vitis-idaea* и *Rubus saxatilis* наряду с *Lathyrus vernus* и *Calamagrostis epigeios*. Сходные соотношения доминирующих геоэлементов наблюдаются в ключевых травяно-сфагновых сосняках средней тайги – как молиниевых, так и горцовых (*Sphagno-warnstorfii*-*P. bistortaetosum*). В этом случае могут играть роль как зональная приуроченность сообществ, так и минеральное богатство грунтовых вод, интенсифицирующее биологический круговорот [27]. Во всех случаях наблюдаемая пропорция составляет 60–70 против 10–15 и 15–20% Д.

Исключительным случаем выступают брусничные скальные сосняки на диабазах южной Карелии (*Vaccinio*-*P. var. Sedum acre*), где за счет *S. acre* и *Viola tricolor* в составе яруса абсолютно преобладают полизональные виды (70% Д). Однако мы располагаем лишь одним описанием данного типа; возможно, результат случаен.

Лишайниково-моховой ярус

В абсолютном большинстве зеленомошных – брусничных и черничных – типов как сосняков, так и лиственничников спектр широтных геоэлементов лишайниково-мохового яруса сходен с таковым сосудистых, т.е. имеет выраженные зональные черты за счет преобладания бореальных видов таежных зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*; в сумме 85–95% Д). Аналогичный тип спектра яруса наблюдается в сосняках папоротничковых (*Gymnocarpio*-*P.*) и северотаежных (в том числе карстовых) костянично-брусничных (*Rubosaxatili*-*Vaccinio*-*P.*), а также в большинстве синтаксонов лиственничников на карсте. Здесь моховой ярус сформирован все теми же таежными видами.

К этой же группе типов примыкают астргалово-толокнянковые сосняки на обнажениях пинежских и северодвинских гипсов и вейниковые сосняки на доломитах. В обоих случаях характерные для этих синтаксонов кальцефильные виды мхов произрастают в малом обилии и не оказывают влияния на пропорции спектра. При этом как в сосняках вейниковых, так и в астргалово-толокнянковых спектры геоэлементов мохового и травяно-кустарничкового ярусов различаются, поскольку в составе последнего бореальные доминанты сопровождаются таковыми иных геоэлементов.

В сосняках костянично-вейниковых на песках и супесях, а также кисличных согосподствуют бореальные и бореонеморальные виды мохообразных (40–65 против 25–45% Д). Сходные пропорции наблюдаются также в моховом покрове лиственничников карстовых папоротничковых (*Rubosaxatili*-*Vaccinio*-*L. gymnocarpietosum*) и логовых травяных (*Aconito*-*L. typicum*; 70 против 20% Д). В числе бореонеморальных доминантов наиболее активны

Rhytidiadelphus triquetrus и (в сосняках) *Sciurohypnum oedipodium* s. l. В реликтовых травяных лиственничниках на обнажениях известняков к бореальным доминантам мохового покрова добавляется полизональный (*Abietinella abietina*; 15% Д), тогда как роль бореонеморального элемента (согосподствующего в травяно-кустарничковом ярусе) нивелируется. Однако во всех перечисленных случаях спектры геоэлементов мохового и травяно-кустарничкового ярусов все же однотипны или хотя бы близки.

Во многих других синтаксонах светлохвойных лесов спектры широтных элементов лишайниково-мохового яруса существенно отличаются от таковых вышележащих ярусов. Это обусловлено древностью и значительной протяженностью ареалов, а также большей экологической пластичностью многих видов лишайников и мохообразных. В частности, возникает необходимость выделения особого арктобореального элемента. Его представители равно активны в таежной и тундровой зонах [34, 35], что среди сосудистых растений региона характерно разве что для видов *Eriophorum*. Именно к этому элементу относятся многие доминанты напочвенного яруса лишайниковых (*Cladina rangiferina* s. l., *Stereocaulon paschale*) и (особенно) заболоченных сосняков, в том числе такие активные торфообразователи, как *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum* и *S. fuscum*.

Для напочвенного яруса большинства синтаксонов лишайниковых сосняков как средней, так и северной тайги характерно непривычное для глаз флориста сочетание арктобореального элемента с бореальным (*Cladina stellaris*, *Cladonia uncialis*, *Pleurozium schreberi*) и полизональным (*Cladina arbuscula* s. l., далее других представителей рода проникающая на юг, в том числе в сосновые боры лесостепи; соответственно 15–25 против 15–50 и 25–55% Д). Сходные соотношения геоэлементов в составе яруса наблюдаются также в сосняках воронично-брусничных северной тайги Двино-Печорского региона, чабрецово-толокнянковых на доломитах южной Карелии, воронично-черничных скальных на силикатных породах северной Карелии (*Empetro-Myrtillo-P. linnaetosum*; здесь господствующим представителем бореального элемента становится *Hylocomium splendens*). Среди лиственничных редколесий сходное соотношение геоэлементов яруса наблюдается у чернично-ерниково-лишайникового типа (*Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum* var. *Vaccinium myrtillus*). Среди заболоченных сосновых лесов аналогичные соотношения геоэлементов характерны для среднетаежных сосняков сфагново-зеленомошных – как на песках (*Polytricho-Ledo-P.*), так и на скалах (*Sphagno russowii-Myrtillo-P.*), а также для прибалтийских сосняков ерниково-хвощово-сфагновых (*Sphagno girgensohnii-Equiseto-P. betuletosum nani*). В этих сообществах доминирующими арктобореальными видами в моховом ярусе являются *Sphagnum russowii*, *S. capillifolium* либо *S. girgensohnii*, бореальными – все те же виды таежных зеленых мхов. Из полизональных видов в число доминантов попадает *Polytrichum commune*, проникающий далеко на юг по окраинам болот и лесным гарям.

В пойменных лиственничных редколесьях (Bistorto-Geranio-L. calamagrostietosum) моховой покров почти не развит. Трудно оценить, за счет каких видов сформировались аналогичные пропорции яруса, и не случайно ли это.

В прибалтийских сосняках вороничных, в северотаежных кустарничково-сфагново-зеленомошных сосняках, а также в большинстве синтаксонов как травяно-, так и кустарничково-сфагновых сосняков наблюдается согоподство арктобореальных и бореальных (видов (40–80 против 15–55% Д) при незначимой роли полизональных. К доминирующим представителям арктобореального элемента относятся перечисленные выше виды сфагновых мхов, *Sanionia uncinata* и *Rhizomnium pseudopunctatum*, бореального – таежные зеленые мхи, приуроченные к микроповышениям, а также *Sphagnum centrale*, *S. fallax*, *S. wulfianum*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Calliergonella lindbergii*. В сосняках вороничных значимую роль в формировании яруса играют также лишайники рода *Cladina*. В наиболее сильно заболоченных типах сосновых лесов, среди которых «типичные» вахтовые, среднетаежные ключевые молиниевые и горцовые, чернично-багульниковые по подтопленным окраинам болот, а также среднетаежные ерниковые сфагновые по мощной торфяной залежи, доминирование арктобореальных видов мхов становится абсолютным.

Для мохового покрова ерnikово-зеленомошных лиственничных редколесий (Hylocomio-Betulo nani-L.) и для подгольцовых травяных (Bistorto-Geranio-L. avenelletosum), напротив, характерно сочетание бореальных (таежно-лесных) видов мхов с полизональными (*Polytrichum commune*; 60–70 против 15–30% Д) при снижении роли арктобореального элемента, что свидетельствует об улучшении условий дренажа и отсутствии прогрессирующего заболачивания (и, соответственно, снижении роли рода *Sphagnum*).

В горно-лесных травяных лиственничных редколесьях Bistorto-Geranio-L. anthoxanthetosum к арктобореальным (*Sphagnum capillifolium*, *Polytrichum strictum*, *Tomentypnum nitens*; 40% Д) и бореальным (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum fuscescens*; 30% Д) видам яруса добавляются гипоарктомонтанные (*D. congestum*, *Ptilidium ciliare*; 15% Д), благодаря уменьшению теплообеспеченности экотопов в силу их широтного и высотного положения. Суровость микроклимата еще более нарастает в лишайниковых лиственничных редколесьях Stereocaulo-Cladino-L. armerietosum и betuletosum var. typicum, где четвертым доминирующим компонентом спектра становятся арктоальпийские виды (*Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*; *Rhytidium rugosum*; 20–25% Д). Однако формирование аналогичного 4-компонентного спектра в напочвенном ярусе прибалтийских толокнянково-лишайниковых сосновых редколесий (Empetro-Cladino-P. arctoparmelietosum var. Arctostaphylos uva-ursi), где арктоальпийский элемент входит в число доминирующих (35% Д) за счет *Arctoparmelia centrifuga*, происходит скорее вследствие сильных пожаров, не только разреживающих древесный ярус, но и обнажающих скальный субстрат.

Наконец, в подгольцовых осочково-ерниково-лишайниковых лиственничных редколесьях арктоальпийские (*Dicranum elongatum*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*), гипоарктомонтанные (*Racomitrium lanuginosum*) и арктобореальные (*Ptilidium ciliare*, *Cladina rangiferina*) лишайники и мохообразные господствуют наряду с полизональной *C. arbuscula* (все элементы – по 20–30% Д).

Как и в случае яруса кустарничков и трав, особняком стоит спектр мохового яруса сосняков брусничных на диабазах, где согосподствуют бореонеморальные (*Grimmia muehlenbeckii*; 25% Д) и полизональные (*Dicranum scoparium*; 55% Д) мхи. Однако данный результат требует подтверждения на большем числе описаний.

Таким образом, спектры широтных географических элементов лишайниково-мохового яруса могут как соответствовать таковым травяно-кустарничкового яруса, особенно в условиях, приближенных к зональным, так и существенно отличаться от них. В случае заболоченных типов сосновых лесов отличия объясняются древностью ареалов («age and area» [36]) вкупе с высокой активностью видов сфагновых мхов в благоприятных для них экологических условиях. Труднее объяснить различия соответствующих спектров, наблюдаемые в сосняках лишайниковых, чабрецово-толокнянковых на доломитах или астрагалово-толокнянковых на обнажениях гипсов, а также в лиственничных редколесьях. Возможно, в данном случае необходимо прибегать к историко-климатическим интерпретациям, используя концепцию инкубации и декубации ярусов, как это ранее делал В.Б. Сочава [37].

Выводы:

1. Спектры широтных географических элементов синтаксонов светлосвойных (сосновых и лиственничных) лесов, «взвешенные» с учетом проективного покрытия слагающих их видов, в зависимости от яруса могут иметь как закономерно присущие им зональные либо высотно-поясные, так и иные черты. При этом спектры различных ярусов в сообществах одного и того же типа могут различаться.

2. Зональные либо высотно-поясные черты наиболее сильно выражены в спектрах ценофлор зеленомошной группы типов леса. По мере нарастания либо уменьшения увлажнения и / или минерального богатства почв структура спектра закономерно изменяется.

3. Синтаксонам, характерным для более богатых почв (при различных условиях увлажнения), нередко свойственно более активное участие видов бореонеморального и / или полизонального геоэлементов в спектрах того или иного яруса независимо от зональной / поясной приуроченности этих синтаксонов. В большинстве случаев это обусловлено большей теплообеспеченностью соответствующих экотопов в силу «правила предварения» Вальтера–Алехина, однако в ряде случаев может предполагать иные причины.

4. В спектрах синтаксонов, развитых в условиях олиготрофного либо мезотрофного заболачивания, особенно по мощной торфяной залежи, зако-

номерно выражены более северные (гипоарктические) черты, аналогичные наблюдающимся в предтундровых либо подгольцовых синтаксонах.

5. Спектры геоэлементов кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов обычно близки по своей структуре. Спектры лишайниково-мохового яруса в зональных условиях (т.е. в зеленомошной группе типов леса) аналогичны таковым вышележащих ярусов, при большем либо меньшем увлажнении – существенно отличаются от них. При объяснении отличий всегда необходим учет как экологических, так и исторических критериев.

6. Сосновым и лиственничным лесам аналогичных типов нередко свойственны разнотипные спектры геоэлементов того или иного яруса, что подтверждает различия в истории формирования соответствующих формаций, а также правомерность доминантно-флористического подхода к классификации.

7. В спектрах географических элементов ценофлор, «взвешенных» по проективному покрытию слагающих их видов, до известной степени нивелируются их (ценофлор) реликтовые черты; для анализа последних более подходит «взвешивание» спектров с учетом встречаемости видов.

Литература

1. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь : Изд-во ПермГУ, 1991. 80 с.
2. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л. : Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
3. Кучеров И.Б., Филимонова Л.В., Кутенков С.А., Максимов А.И., Максимова Т.А. Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Труды Карельского НЦ РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 10. С. 71–84.
4. Кучеров И.Б., Чуракова Е.Ю. Сравнительная характеристика сосновых и лиственничных лесов карстовых ландшафтов средней Пинеги (Архангельская обл.) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, № 6. С. 24–36.
5. Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.
6. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2007. 304 с.
7. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 3. С. 46–80.
8. Кучеров И.Б. Лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Комаровские чтения. Владивосток : Дальнаука, 2013. Вып. 61. С. 159–217.
9. Кучеров И.Б. Травяно-зеленомошные мезофильные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 9. С. 1108–1129.
10. Кучеров И.Б., Кутенков С.А. Травяно-сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 6. С. 733–763.
11. Кучеров И.Б., Кутенков С.А. Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Труды Карельского НЦ РАН. Сер. биогеографическая. 2012. № 1. С. 16–32.
12. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лиственничные леса северо-востока Европейской России. I. Предтундровые и подгольцовые редколесья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 3 (11). С. 81–109.

13. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лиственный лес северо-востока Европейской России. II. Средне- и северотажные леса // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 1. С. 28–50.
14. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. 1992. Bd 18. S. 1–258.
15. Илатов В.С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб. : Изд-во СПбГУ, 1998. 93 с.
16. Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. Ценоотическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. СПб. : Наука, 2001. 269 с.
17. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
18. Илатов М.С., Илатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1 : *Sphagnaceae–Hedwigiaceae* // Arctoa. 2003 а. Т. 11. Прилож. 1. С. 1–608. Т. 2 : *Fontinalaceae–Amblystegiaceae* // Arctoa. 2003 б. Т. 11. Прилож. 2. С. 609–944.
19. Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Л. : Наука, 1976. 92 с.; Вып. 2. Л. : Наука, 1979. 191 с.; Вып. 3. Л. : Наука, 1980. 188 с.; Вып. 4. Л. : Наука, 1981. 221 с.; Вып. 5. Л. : Наука, 1982. 196 с.
20. Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. № 6. P. 1–123.
21. 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.
22. Определитель лишайников СССР. Т. 1. Л. : Наука, 1971. 412 с.; Т. 2. Л. : Наука, 1974. 284 с.; Т. 3. Л. : Наука, 1975. 275 с.; Т. 4. Л. : Наука, 1977. 344 с.; Т. 5. Л. : Наука, 1978. 305 с.
23. Определитель лишайников России. Т. 6. СПб. : Наука, 1996. 203 с.; Т. 7. СПб. : Наука, 1998. 166 с.; Т. 8. СПб. : Наука, 2003. 277 с.; Т. 9. СПб. : Наука, 2004. 339 с.; Т. 10. СПб. : Наука, 2008. 515 с.
24. Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М. : Сельхозгиз, 1931. 328 с.
25. Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena : Gustav Fischer Verlag, 1927. 458 s.
26. Вальтер Г., Алексин В.В. Основы ботанической географии. М. ; Л. : Биомедгиз, 1936. 715 с.
27. Лархер В. Экология растений / пер. с нем. М. : Мир, 1978. 384 с.
28. Ярошенко П. Д. Геоботаника. 2-е изд. М. : Просвещение, 1969. 201 с.
29. Горышина Т.К. Экология растений. М. : Высш. школа, 1979. 368 с.
30. Малков В.Н., Гуркало Е.И., Монахова Л.Б. и др. Карст и пещеры Пинежья. М. : ЭКОСТ, 2001. 208 с.
31. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темной тайги. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
32. Geiger R. The climate near the ground. Cambridge (Mass.) : Harvard Univ. Press, 1957. 494 p.
33. Кучко А.А. Снежный покров в лесах заповедника «Кивач» и его влияние на промерзание и оттаивание почвы // Труды заповедника «Кивач». Петрозаводск : Карел. кн. изд-во, 1968. Вып. 1. С. 159–171.
34. Чиненко С.В. Положение восточной части Баренцево-морского побережья Кольского полуострова в системе флористического районирования : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. : БИН РАН, 2008. 26 с.
35. Чиненко С.В. Сравнительный анализ ценофлор восточной части Мурманского побережья Кольского полуострова // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 2. С. 134–166.

36. Willis J.C. Age and area: a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1922. X+260 p.
37. Сочава В.Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // Труды Ботанического музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 1–47.

Поступила в редакцию 12.12.2013 г.; повторно 25.04.2014 г.;
принята 30.04.2014 г.

Авторский коллектив:

Кучеров Илья Борисович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, Россия).
E-mail: atragene@mail.ru

Зверев Андрей Анатольевич – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Биологического института Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: ibiss@rambler.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 2 (26). P. 53–73

Илья В. Кучеров¹, Андрей А. Зверев²

¹ *Laboratory of Forest Zone Vegetation, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, St. Petersburg, Russian Federation.*

E-mail: atragene@mail.ru

² *Department of Botany, Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.*

E-mail: ibiss@rambler.ru

Spectra of latitudinal chorological elements of the floras of light-coniferous forest syntaxa in the north of European Russia: an analysis implying species dominance

The purpose of the publication is to compare the latitudinal geographical elements of pine (*Pinus sylvestris*) and larch (*Larix sibirica*) forest coenofloras on the territory of the middle and northern taiga of European Russia and adjacent areas of the Urals and to identify factors that lead to the observed proportion of chorological elements by assessing the role of dominant in secondary layers. We processed spectra of latitudinal chorological elements of floras of the 71 syntaxa of light-coniferous (Scots pine and Siberian larch) forests and open woodlands, previously distinguished in the northern and middle boreal subzones of European Russia according to a combined dominant-floristic approach to vegetation classification, using factor sets of the Integrated Botanical Information System (IBIS 6.2) software package. The spectra elements were weighed by projective cover (%) of plant species which belong to a corresponding chorological element in a given community layer. We set up several hypotheses presuming natural factors which govern the spectra proportions.

The boreal element dominates the spectra of **Vaccinio-** and **Myrtillo-Pinetum** and **Hylocomio-Laricetum**, developed in mesic sites with mesotrophic soil nutrition regime, due to maximal expression of zonal climatic factors. The corresponding species are *Picea abies* s. l., *Pinus sylvestris*, and other boreal-forest tree dominants in the undergrowth, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* and the accompanying low herb species, typical of the Eurasian dark-coniferous forest, in the dwarfshrub-herb layer, and *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* and other feathermoss species in the ground layer.

The proportions of spectra change regularly in line with the soil moisture and/or mineral richness increase or decrease. The syntaxa restricted to more rich soils, like **Oxalido-Pinetum** on abandoned fellfield or **Thymo-Arctostaphylo-Pinetum** on dolomite outcrops, are usually typical of the boreal-nemoral and/or multizonal element which become co-dominant in the understorey and/or the dwarfshrub-herb layer. Species of a hypoarctic element like tundra-bog dwarfshrubs etc. play a pronounced role in the spectra of pine forests subject to oligotrophic/mesotrophic paludification as well as in subarctic/ subalpine open larch woodlands.

The spectra of different layers may demonstrate different proportions of latitudinal elements in a given syntaxon. The moss layer spectra correspond to those of the layers composed of vascular plants in the zonal (mesic) conditions but become different when the soil moisture regime changes. Arctic-boreal and multizonal lichen species of *Cladina* build the ground layer of **Cladino-Pinetum** on dry sandy soils together with boreal ones. Whereas various arctic-boreal *Sphagnum* species dominate the ground layer in **Sphagno angustifolii-Ledo-Pinetum**, **Menyantho-Pinetum** and other syntaxa of pine forests on peat deposits.

Both ecological and historical factors should be taken in mind when the chorological spectra are compared. They could be distinctly different for the analogous units of pine and larch forests, the fact which confirms the difference in historical trends of formation of the latter as well as the appropriateness of the dominant-floristic approach.

The spectra of latitudinal elements, weighed by the species cover, emphasize the role of dominant species and hence the present state of plant communities but often level or hide the role of relict plants with low abundance. For tracing the syntaxa flora history, comparison of the spectra weighed by plant species occurrence is more appropriate.

The article contains 2 tables, 37 ref.

Key words: *Pinus sylvestris*; *Larix sibirica*; middle-boreal forest subzone; northern-boreal forest subzone; European Russia; latitudinal chorological elements of the flora; flora of a syntaxon; plant community dominants.

References

1. Yurtsev BA, Kamelin RV. Osnovnye ponyatiya i terminy floristiki [Basic concepts and terms in floristics]. Perm': Izd-vo PermGU; 1991. 80 p. In Russian
2. Tolmachev AI. Vvedenie v geografiyu rasteniy [An introduction to the plant geography]. Leningrad: Leningrad State University; 1974. 244 p. In Russian
3. Kucherov IB, Filimonova LV, Kutenkov SA, Maksimov AI, Maksimova TA. Proportions of species distribution types in vascular floras of «Kivatch» reserve forest syntaxa. *Trudy Karelskogo NC RAN – Proceedings of the Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences*. Petrozavodsk: 2006;10:71-84. In Russian
4. Kucherov IB, Churakova EYu. Comparative analysis of pine and larch forests of karst landscapes in middle reaches of Pinega river (Arkhangelsk Region). *Byulleten' MOIP. Otdelenie Biologiya – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2009;114(6):24–36. In Russian
5. Vasilevich VI. Dominant-floristic approach in the distinction of plant associations. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1995;80(6):28-39. In Russian
6. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation: tutorial]. Tomsk: TML Press; 2007. 304 p. In Russian
7. Kucherov IB, Zverev AA. Scots pine-lichen forests in the middle and northern taiga of European Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;3:46-80. In Russian, English summary
8. Kucherov IB. Lichen-feathermoss and feathermoss pine forests of northern and middle taiga of European Russia. *Komarovskie chteniya – Komarov's memorial lectures*. 2013;61:159-217. In Russian

9. Kucherov IB. Mesic grass- and herb-feathermoss pine forests of northern- and middle-boreal forest subzones of European Russia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2013;98(9):1108-1129. In Russian
10. Kucherov IB, Kutenkov SA. Grass-peatmoss pine forests of the middle and northern taiga of European Russia. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2011;96(6):733-763. In Russian
11. Kucherov IB, Kutenkov SA. Dwarf-shrubs peatmoss-feathermoss pine forests of the middle and northern taiga of European Russia. *Trudy Karelskogo NC RAN. Ser. Biogeograficheskaya – Proceedings of the Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences. Biogeographical Series*. 2012;1:16-32. In Russian
12. Kucherov IB, Zverev AA. Siberian larch forests in the north-east of European Russia. I. Subarctic and subalpine open woodlands. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;3:81-109. In Russian, English summary
13. Kucherov IB, Zverev AA. Siberian larch forests in the north-east of European Russia. II. Northern and middle taiga forests. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;1:28-50. In Russian
14. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth W, Werner W, Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. *Scripta Geobotanica*. 1992;18:1-258.
15. Ipatov VS. Opisanie fitocenoza. Metodicheskie rekomendacii [Description of phytocoenosis. Guidelines]. St. Petersburg: St. Petersburg State Univ. Publ. House; 1998. 93 p. In Russian
16. Degteva SV, Zheleznova GV, Pystina TN, Shubina TP. Cenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennykh lesov Evropeiskogo Severa [Coenotic and floristic structure of deciduous forests of the European North]. St. Petersburg: Nauka; 2001. 269 p. In Russian
17. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshogo SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: "Mir & Sem'ya-95"; 1995. 991 p.] In Russian
18. Ignatov MS, Ignatova EA. Flora mхов sredney chasti Evropeiskoj Rossii [Moss Flora of the middle part of European Russia]. Vol. 1: Sphagnaceae-Hedwigiaceae. *Arctoa*. 2003; 11(App.1):1-608; Vol. 2: Fontinalaceae-Amblystegiaceae. *Arctoa*. 2003;11(App.2):609-944. In Russian
19. Shlyakov RN. Pechenochnye mhi Severa SSSR. [Hepatic mosses of the north of the USSR]. Vol. 1. Leningrad: Nauka; 1976. 92 p.; Vol. 2. Leningrad: Nauka; 1979. 191 p.; Vol. 3. Leningrad: Nauka; 1980. 188 p.; Vol. 4. Leningrad: Nauka; 1981. 221 p.; Vol. 5. Leningrad: Nauka; 1982. 196 p. In Russian
20. Vitikainen O, Ahti T, Kuusinen M, Lommi S, Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland. *Norrlinkia*. 1997;6:1-123.
21. Hultén E, Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer. In 3 vol. Königstein: Koeltz Sci. Publ.; 1986. 1172 p.
22. Opredelitel' lichainikov SSSR [Handbook of lichens of USSR]. Vol. 1. Leningrad: Nauka; 1971. 412 p.; Vol. 2. Leningrad: Nauka; 1974. 284 pp. Vol. 3. Leningrad: Nauka; 1975. 275 pp.; Vol. 4. Leningrad: Nauka; 1977. 344 pp.; Vol. 5. Leningrad: Nauka; 1978. 305 pp. In Russian
23. Opredelitel' lichainikov Rossii. [Handbook of lichens of Russia]. Vol. 6. St. Petersburg.: Nauka; 1996. 203 p.; Vol. 7. St. Petersburg.: Nauka; 1998. 166 p.; Vol. 8. St. Petersburg: Nauka; 2003. 277 p.; Vol. 9. St. Petersburg: Nauka; 2004. 339 p.; Vol. 10. St. Petersburg: Nauka; 2008. 515 p. In Russian
24. Sukachyov VN. Rukovodstvo k issledovaniyu tipov lesov [Guide to the study of forest types]. 3rd ed. Moscow: Selkhozgiz; 1931. 328 p. In Russian
25. Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena: Gustav Fischer Verlag; 1927. 458 p.
26. Walter G, Alekhin VV. Osnovy botanicheskoy geografii [Basics of botanical geography]. Moscow, Leningrad: Biomedgiz; 1936. 715 p. In Russian
27. Larher B. Plant ecology. Viktorov DP, translated from German; Rabotnov TA, editor. New York: Wiley; 1978. 384 p. In Russian
28. Yaroshenko PD. Geobotanika [Geobotany]. 2nd ed. Moscow: Prosveshchenie; 1969. 201 p. In Russian

29. Goryshina TK. *Ekologiya rasteniy* [Plant ecology]. Moscow: Vysshaya shkola; 1979. 368 p. In Russian
30. Malkov VN, Gorkalo EI, Monakhova LB, Shavrina EV, Gorkalo VA, Franz NA. Karst i peshchery Pinezh'ya [Karst and caves of Pinega]. Moscow: "ECOST"; 2001. 208 p. In Russian
31. Tolmachev AI. K istorii vozniknoveniya i razvitiya temnohvojnoy taigi [On the history and development of dark coniferous taiga]. Moscow; Leningrad: AS of USSR; 1954. 156 p. In Russian
32. Geiger R. The climate near the ground. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press; 1957. 494 p.
33. Kuchko AA. Snezhnyy pokrov v lesah zapovednika "Kivach" i ego vliyanie na promerzanie i ottaivanie pochvy [Snow cover in the forest state reserve "Kivach" and its impact on the freezing and thawing of the soil]. *Trudy zapovednika "Kivach" – Proceedings of the reserve "Kivach"*. Petrozavodsk: Karelian Publishing House; 1968;1:159-171. In Russian
34. Chinenko SV. Polozhenie vostochnoy chasti Barentsevomorskogo poberezh'ya Kol'skogo poluostrova v sisteme floristicheskogo rayonirovaniya [Position of the eastern part of the Barents Sea coast of the Kola Peninsula in the floristic zoning system] [CandSci Dissertation Abstract]. St. Petersburg: BIN RAS; 2008. 26 p. In Russian
35. Chinenko SV. Comparative analysis of coenotic floras of the eastern part of the Murman Coast of Kola Peninsula. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2013;98(2):134-166. In Russian
36. Willis JC. Age and area: a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1922. X+260 p.
37. Sochava VB. Predely lesov v gorah Ljapinskogo Urala [Limits of forests in the Lyapinsky Urals mountains]. *Trudy Botanicheskogo muzeya AN SSSR – Proceedings of the Botanical Museum of the Academy of Sciences of the USSR*. 1930; 22:1-47. In Russian

Received 12 December 2013;

Revised 25 April 2014;

Accepted 30 April 2014.

УДК 581.526.42(571.16)

Г.С. Таран

Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
г. Новосибирск, Россия

Осокорники поймы Оби на севере Томской области (Западная Сибирь, Россия)

Осокоревые (*Populus nigra* L.) леса поймы р. Оби характеризуются в пределах Александровского района Томской области (Западная Сибирь, Россия). Район исследований расположен в подзоне средней тайги. Материал собран в 1986–1989 гг. в окрестностях сел Ларино, Александровское и Новоникольское. Изученные леса относятся к асс. *Anemonidion dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993 (класс *Salicetea purpureae* Moor 1958). Ее диагностические виды: *Populus nigra* (доминант), *Anemonidium dichotomum*, *Lathyrus palustris*, *Lathyrus pilosus*, *Ptarmica cartilaginea*. Приводится 15 описаний топольников от стадии жердняка (возраст 30 лет) до стадии распада древостоя. Стандартная площадь описаний – 100 м². Средняя высота древостоя варьирует от 14 до 27 м, средний диаметр – от 15 до 80 см, ОПП древостоя – от 8 до 60%, подлеска – от + до 8%. Среднее проективное покрытие травостоя – 40%, в нем преобладают разнотравье (23%) и злаки (16%). Ценофлора осокорников насчитывает 76 видов сосудистых: по 4 вида настоящих и кустовидных деревьев, 5 видов кустарников, 2 – полукустарников, 1 – полукустарничков и 60 видов трав. Средняя видовая насыщенность сообществ – 32,8 вида на 100 м². Отдельно охарактеризована стадия заселения осокоря (возраст сеянцев от 1 до 3 лет). Специфика стадии заселения обусловлена высоким постоянством видов-однолетников. На 100 м² в этом описании отмечены 31 вид сосудистых и 2 вида мохообразных. Общая площадь осокорников Александровского отрезка поймы Оби оценена в 53 км².

Ключевые слова: подзона средней тайги; пойменная растительность; река Обь; синтаксономия; метод Браун-Бланке; тополевые леса; осокорь; *Populus nigra*.

Введение

В Западной Сибири из всех видов тополей наиболее широко распространен тополь черный, или осокорь (*Populus nigra* L.). Северная граница ареала осокоревых лесов достигает 61°20' с.ш. в пойме средней [1] и нижней [2] Оби, южная – 48° с.ш. в пойме Черного Иртыша [3].

Детальное исследование тополевых лесов на севере Томской области началось в 1967–1968 гг. усилиями А.Ф. Алехиной и Е.П. Прокопьева. Ими изучены типология и производительность осокоревых лесов, выявлен характер пространственных смен различных типов осокорников в пойменном

рельефе [1, 4–6]. С.В. Васильев обрисовал сукцессионную динамику осокорников [7] в пространстве оригинальной классификации ландшафтных единиц обской поймы [8].

Цель работы – дать подробную синтаксономическую характеристику обским осокоревым лесам в пределах Александровского района Томской области. Для удобства изложения пойму Оби в границах Александровского района далее будем называть Александровской поймой, а участок Оби в тех же границах – Александровским отрезком.

Природные условия района исследований

Александровский район Томской области располагается в подзоне средней тайги и включает в себе отрезок обской поймы, длина которого 240 км, площадь 4 800 км² (рис. 1). Северная граница Александровского района (и Томской области) пересекает русло Оби в точке с координатами 60°42' с.ш., 77°04' в.д., южная – в точке с координатами 59°30' с.ш., 79°33' в.д.

Климат в Александровской пойме влажный, с умеренно теплым летом и умеренно суровой снежной зимой. Средняя многолетняя температура января на севере (с. Александровское) –21,7°C, на юге (с. Новоникольское) –21,5°C, средняя многолетняя температура июля на севере +17,1°C, на юге +17,4°C. Средняя продолжительность вегетационного периода на севере 136 дней, на юге – 139. Среднее годовое количество осадков возрастает с юга на север от 433 до 469 мм. Около 3/4 осадков выпадает в теплый период [9].

Для Александровской поймы характерны длительные половодья [10]. В створе гидропоста с. Александровского в 1936–1982 гг. низины поймы затопливались ежегодно на срок от 6 до 88 дней (в среднем 61 день), сенокосные гривы – 33 раза сроком до 79 дней (в среднем 47), вся пойма – 5 раз сроком до 32 дней (в среднем 20). Максимальная высота половодий в 1986–1989 гг. изменялась от 965 до 785 см над нулем гидропоста с. Александровское, что соответствует уровням наивысшего затопления 50–97%-ной обеспеченности [11].

Материалы и методики исследования

Материал собран в 1986–1989 гг. в северной и южной частях Александровской поймы в окрестностях сел Ларино (60°31' с.ш., 77°41' в.д.), Александровское (60°26' с.ш., 77°52' в.д.) и Новоникольское (59°46' с.ш., 79°13' в.д.). Описания выполнялись на площадках в 100 м². Проективное покрытие (ПП) видов указывалось в процентах, а для представления в статье переведено в баллы: **r** – не более 0,01%; **+** – больше 0,01%, но менее 1%; **1** – 1–5%; **2** – 6–12%; **3** – 13–25%; **4** – 26–50%; **5** – 51–75%; **6** – 76–100%.

При классификации растительности применялись методические подходы эколого-флористического направления Ж. Браун-Бланке [12]. Названия со-

судистых растений приводятся по С.К. Черепанову [13], мхов – по М.С. Игнатову с соавт. [14]. Сборы мхов обработали Л.В. Бардунов и С.Г. Казановский (СИФиБР СО РАН), печеночников – В.А. Бакалин (БСИ ДВО РАН), видов рода *Calamagrostis* – Е.В. Иванова (Рыбинская) (ЦСБС СО РАН). Площадь поймы Оби в пределах Александровского района Томской области (4 800 км²) рассчитана по спектральнонамкам космоснимкам масштаба 1:300 000, снятым во время высоких половодий, когда четко обозначены уступы надпойменных террас.

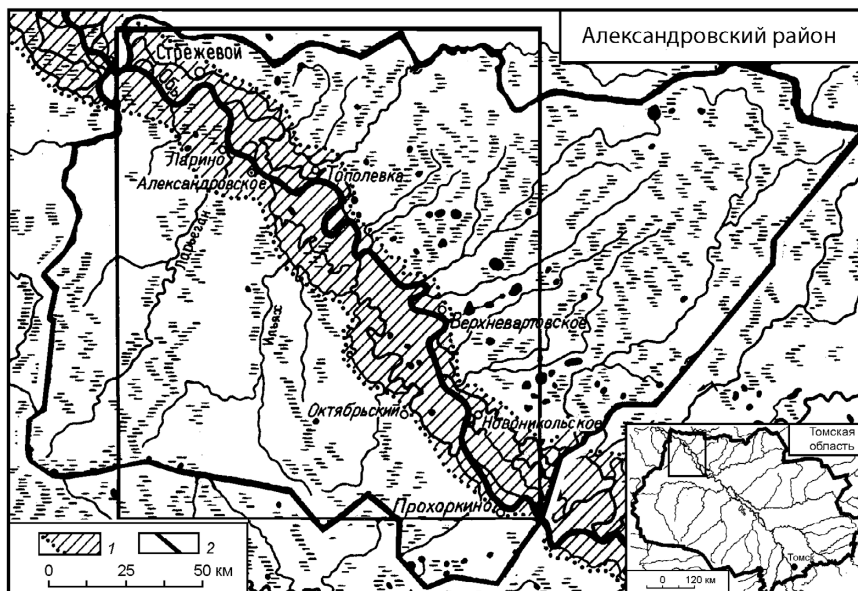


Рис. 1. Район исследований: 1 – границы обской поймы;
2 – административные границы района и области

Fig. 1. Study area: 1 – the Ob River floodplain boundaries;
2 – administrative boundaries of Aleksandrovsky district and Tomsk oblast

Результаты исследования и обсуждение

В эколого-флористической классификации тополевые леса Александровского отрезка Оби выделены в ассоциацию *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993, входящую в союз *Equiseto hyemalis-Populion nigrae* Taran 1997, порядок *Salicetalia purpureae* Moor 1958 и класс *Salicetea purpureae* Moor 1958 [15, 16].

Диагностические виды асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae*: *Populus nigra* (доминант), *Anemonidium dichotomum*, *Lathyrus palustris*, *Lathyrus pilosus*, *Ptarmica cartilaginea*. Номенклатурный тип (*holotypus*) – описание 4* в таблице.

Black poplar forests of the Ob River floodplain within the limits of Aleksandrovsky district of Tomsk oblast (ass. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993)

[illegible]

Окончание таблицы / Table (end)

Номер описания в таблице / Table relevé number	1	2	3	4*	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	П С
<i>Carex acuta</i>	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	II
<i>B Padus avium</i>	.	.	.	.	+	.	.	+	+	1	.	.	.	.	.	II
<i>Myosotis caespitosa</i>	+	r	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	II
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	II
<i>Carex disticha</i>	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	.	+	+	II
<i>Angelica decurrens</i>	.	.	.	.	.	.	2	.	1	.	+	.	.	.	.	I

Примечания (Notes). С невысоким постоянством отмечены (Species with low constancy): **сосудистые (vascular plants)** – *Agrostis gigantea* 5(+); *Agrostis stolonifera* 2(+), 15(+); *Amoria repens* 3(1), 5(+), 8(+); *Artemisia vulgaris* 8(+); *C Betula pubescens* 1(+), 3(+); *Botrychium multifidum* 1(+), 4*(r), 6(+); *Bromopsis inermis* 15(1); *Calamagrostis canescens* 2(+), 14(3); *Calamagrostis epigeios* 1(+), 3(1), 7(+); *Calystegia sepium* 15(1); *Equisetum pratense* 10(2); *Erysimum cheiranthoides* 9(+); *Glechoma hederacea* 6(+), 8(+), 12(+); *Kadenia dubia* 3(1), 15(+); *Lythrum salicaria* 2(r), 3(+), 7(+); *Mentha arvensis* 2(+), 3(+), 10(+); *Myosoton aquaticum* 2(r), 9(+); *C Pinus sylvestris* 1(+); *B Populus nigra* 2(1), 6(1); *Pyrola rotundifolia* 13(+); *Ranunculus lingua* 11(+); *Rhinanthus aestivalis* 1(+), 3(+), 5(+); *C Ribes nigrum* 6(rj), 12(+); *C Rosa majalis* 4*(+), 6(+), 15(+); *Rumex aquaticus* 7(r), 12(r); *B Salix rosmarinifolia* 3(+); *Sanguisorba officinalis* 3(+), 7(r), 15(+); *Senecio tataricus* 11(+); *Solanum kitagawae* 6(r), 9(+); *C Sorbus sibirica* 1(+), 4(+); *Stellaria longifolia* 10(r); *B Viburnum opulus* 3(+), 5(+); *C Viburnum opulus* 6(rj), 7(+); **мхи**; без указания ПП (**mosses**; without projective cover marks) – *D Brachythecium salebrosum* 6; *D Campylium protensum* 6; *D Climacium dendroides* 1, 6; *D Calliergonella lindbergii* 1; *E Leskea polycarpa* 1; *D Plagiomnium rostratum* 6; *D Sciuro-hypnum oedipodium* 7, 13; *D Polytrichum juniperinum* и *D Pleurozium schreberi* (за пределами описания 1; outside relevé 1). **Условные обозначения (symbols).** 4* – голотип (*holotypus*) асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae*; П – постоянство (С – constancy). Сёла (villages): Ал – Александровское (Aleksandrovskoye), Ла – Ларино, о-в Киселевский (Larino, Kiselevsky island); Нн – Новоникольское, по умолчанию – о-в Нижний Пырчинский (Novonikolskoye, Nizhny Pырchinsky island by default). ОПП – общее проективное покрытие (total cover of a layer); д. в. – диагностические виды синтаксонов (d.s. – diagnostic species of syntaxa). Перед названиями деревьев, кустарников и мхов индексами А, В, С, D и Е указаны ярусы, в которых отмечены виды (indexes A, B, C, D before tree, shrub and moss name show layer in which a species was noted): А1 – древостой, I ярус (1st tree layer), А2 – древостой, II ярус (2nd tree layer), В – подлесок (shrub layer), С – травостой (field layer), D – напочвенный ярус (ground layer), Е – эпифитный ярус, стволы деревьев (epiphyte layer, tree trunks). Для трав индекс С принят по умолчанию (for herbs, index C is taken by default). Индекс «j» при балле ПП обозначает ювенильные особи (index “j” near projective cover mark means juvenile individuals), индекс «^B» – подлесок: для подроста деревьев (index ^B means shrub layer, for tree regrowth). **Местонахождение сообществ (localities):** 1 (50) – 29.07.1987, Ал, о-в 2-й Саушкин; возраст 30 лет (Aleksandrovskoye, Saushkin island, age of trees is 30 years); 2 (414) – 31.08.1989, Нн, возраст 30 лет (Novonikolskoye, age of trees is 30 years); 3 (221) – 16.08.1986, Ла (Larino); 4* (398) – 25.08.1989, Нн; 5 (216) – 14.08.1986, Ла; 6 (89) – 30.08.1987, Нн; 7 (94) – 01.09.1987, Нн, о-в Верхний Пырчинский (Novonikolskoye, Verkhny Pырchinsky island); 8 (202) – 14.08.1986, Ла; 9 (204) – 14.08.1986, Ла; 10 (206) – 14.08.1986, Ла; 11 (227) – 16.08.1986, Ла; 12 (90) – 30.08.1987, Нн; 13 (86) – 26.08.1987, Ал, о-в Кичановский (Aleksandrovskoye, Kichanovsky island); 14 (434) – 07.09.1989, Нн; 15 (430) – 05.09.1989, Нн, диаметр от 75 (осокорь, ПП 3%) до 115 см (ветла, ПП 5%) (Novonikolskoye, chest high diameter from 75 cm, black poplar, projective cover 3%, to 115 cm, willow, projective cover 5%). Автор описаний Г.С. Таран (author of the relevés is G.S.Taran).

Состав ценофлоры. В осокорниках выявлено 76 видов сосудистых, в том числе 4 вида настоящих деревьев (*Populus nigra*, *Salix alba*, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*), 4 – кустовидных деревьев (*Salix dasyclados*, *Salix viminalis*, *Padus avium*, *Sorbus sibirica*), 5 – кустарников (*Swida alba*, *Ribes nigrum*, *Rosa majalis*, *Viburnum opulus*, *Salix rosmarinifolia*), 2 – полукустарников (*Solanum kitagawae*, *Rubus caesius*), 1 – полукустарничков (*Comarum palustre*) и 60 видов трав. Средняя видовая насыщенность сообществ сосудистыми составляет 32,8 вида на 100 м².

Ежевика (*Rubus caesius*) в описаниях не отмечена; в виде небольшой куртины она только раз найдена на острове Нижнем Пырчинском у с. Новоникольское.

Структура. Древостой осокорников обычно одноярусный, одновозрастный, семенного происхождения. На пониженных участках, где топольники граничат с лесами из ветлы (*Salix alba*), последняя может выступать в роли содоминанта I яруса (оп. 8). В менее благоприятных условиях она формирует разреженный II ярус, где значительной может быть примесь *Salix dasyclados* и *Salix viminalis* (оп. 12–14). В редких случаях II ярус может быть образован подростом *Betula pubescens* (оп. 7, 10).

Подлесок в осокорниках слабо развит (ПП не более 8%) и представлен в лучшем случае рослыми, но далеко отстоящими друг от друга кустами *Swida alba*, реже *Padus avium*.

Травостой разнотравный либо разнотравно-злаковый, его общее ПП (ОПП) в среднем составляет 40% при средней высоте 80 см. Среди агроботанических групп преобладают разнотравье (ОПП в описаниях варьирует от 3,5 до 50% при среднем значении 22,7%) и злаки (ОПП 0,6–35%; среднее – 16,4%). Вклад бобовых и осок в структуру травостоя невелик (среднее ОПП 0,9 и 0,3% соответственно).

Ареал. Асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* распространена в пойме Оби в подзоне средней тайги [2, 15, 17]. Близкие по составу сообщества указываются для таежного отрезка нижнего Иртыша [18].

Топографическая приуроченность. Осокорники встречаются преимущественно вдоль главного русла Оби в виде небольших массивов размером до 5 га [1]. Наиболее обычные местообитания зрелых осокорников – приверхи обских островов и участки прирусловой зоны Оби.

В северной половине Александровской поймы осокорники занимают 1,1% ее площади [8]. Если принять этот показатель и для южной ее половины, то суммарную площадь осокорников Александровской поймы можно оценить в 53 км². Пропорция насаждений разного возраста на период исследований была такова: 36% – молодняки, 57% – приспевающие и средневозрастные, 7% – перестойные [8].

Возрастная динамика. А.Ф. Алехина [5] в развитии обских тополевых лесов выделяет 6 возрастных стадий: заселения (первые 3 года), чащи (следующие 10–12 лет), жердняка (временной интервал не указан), созревания древостоя (до возраста 40–45 лет), естественной спелости (до возраста 70–

75 лет), распада (после 75 лет). В.Т. Бакулин [19] для стадии жердняка указывает возрастной интервал от 20 до 30 лет.

В соответствии с этим делением наши описания относятся к стадиям жердняка (оп. 1–2, возраст 30 лет), созревания древостоя (оп. 3–10), естественной спелости (оп. 11–13) и распада (оп. 14–15).

С.В. Васильев [7] выделяет 5 возрастных стадий, но подчеркивает, что стадия заселения и следующая за ней стадия им не наблюдались. Изученные осокорники он делит на 3 возрастные группы:

- 1) молодняки;
- 2) приспевающие и средневозрастные;
- 3) спелые и перестойные [8].

Таким образом, начальные стадии развития обских топольников наименее известны. Для примера приводим описание ювенильного ивово-тополевого ценоза: Томская обл., Александровский р-н, окр. с. Новоникольское, о-в Нижний Пырчинский, 26.08.1989, оп. 405, площадь 100 м², автор Г.С. Таран.

Приверх молодой, едва начавшей формироваться гривы в ухвостье острова. Грунт сверху илистый, разделен на полигоны трещинами, ширина которых 1,5–3 см, глубина 6 см; размер полигонов 30–50 см. Под шестисантиметровым слоем ила залегает такой же толщины слой супеси, ниже – илистый нанос.

ОПП сеянцев пионерных пород 25%; высота ив 70 см, осокоря – от 15 (ПП 5%) до 40 см (ПП 10%). Возраст сеянцев от 1 до 3 лет. Ивы распределены равномерно, тополь – главным образом полосами. ОПП травостоя 15%, высота 20 см. Травостой неравномерный (пятнистый) и в значительной мере – в виде полос, параллельных руслу реки. ОПП мохообразных 3%.

Видовой состав (ПП указано в %): *Populus nigra* (juv.) 15, *Salix alba* (juv.) 5, *S. triandra* (juv.) 5, *S. viminalis* (juv.) 1, *Agrostis stolonifera* 5, *Equisetum arvense* 3, *Rorippa palustris* 3, *R. amphibia* 2, *Bidens radiata* 0,5, *Plantago major* 0,3, *Rumex ucranicus* 0,3; с ПП «+» отмечены: *Alopecurus aequalis*, *Bidens tripartita*, *Carex acuta*, *Chenopodium rubrum*, *Ch. suecicum*, *Cirsium setosum*, *Eleocharis palustris*, *Elytrigia repens*, *Filaginella pilularis*, *Inula britannica*, *Juncus compressus*, *Limosella aquatica*, *Mentha arvensis*, *Persicaria scabra*, *Phalaroides arundinacea*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, *Rumex maritimus*, *Stachys palustris*, *Stellaria crassifolia*; мохообразные: *Physcomitrella patens* 3, *Riccia frostii* Aust. +.

По набору видов стадия заселения осокоря близка стадии заселения ивовых (*Salix triandra*, *S. viminalis*, *S. alba*) лесов [20: оп. 7–11 в табл. 1].

Флористическая специфика этой стадии обусловлена высоким постоянством пойменных эфемеров [21].

Данные о густоте всходов осокоря на отмелях приводит А.Ф. Алехина [22]. В июле 1968 г. на острове у с. Амбары, что в 26 км к ССЗ от с. Новоникольское, была заложена серия площадок размером 4 м².

Высота двулетних сеянцев составляла 60 см, в среднем на 4 м² насчитывалось 17 сеянцев осокоря и 29 сеянцев ив, что соответствует плотности 115 тысяч экземпляров на гектар.

Типологическое разнообразие. А.Ф. Алехина [5] указывает, что типы леса оформляются в конце стадии жердняка, когда в достаточной степени смыкается травяной покров. Для Александровской поймы она приводит 5 типов леса: осокорники осоковый, осоково-злаковый, разнотравно-злаковый, разнотравный, кустарниково-разнотравный.

Е.П. Прокопьев [4] приводит 4 эколого-фитоценотические ассоциации осокорников: разнотравно-вейниково-осоковую, разнотравно-канареечничково-вейниковую, разнотравную и кустарниково-разнотравную.

С.В. Васильев [7] топольники Александровской поймы разделил на 5 эколого-фитоценотических ассоциаций: *Populetum nigrae caricosum acutae*, *P. n. naumburgiosum thyrsiflorae*, *P. n. phalaroidosum arundinaceae*, *P. n. calamagrostiosum langsдорffii*, *P. n. swidosum albae*.

Поскольку все перечисленные классификации характеризуют один и тот же набор лесных сообществ, постольку их фитоценотические единицы по объему включаемых фитоценозов в известной мере равнозначны. Особняком стоит асс. *Populetum nigrae naumburgiosum thyrsiflorae*, травостой которой образован, главным образом, аллювиофильными гемигидрофитами и гидромезофитами [2]: *Naumburgia thyrsiflora* (доминант), *Thalictrum flavum*, *Ranunculus repens*, *Stachys palustris*, *Carex acuta* [23].

В типологическом отношении наши описания соответствуют осокорникам разнотравно-злаковому (оп. 5, 6, 8, 9, 11, 12, 14) и разнотравному (оп. 1, 3, 4, 7, 10, 13, 15) А.Ф. Алехиной. Оп. 2 ближе всего к осокорнику беспокровному, который для подзоны средней тайги ею не указывался.

Мы не встретили сообществ, которые можно отнести к осокорникам осоковому и осоково-злаковому А.Ф. Алехиной и осокорнику разнотравно-вейниково-осоковому Е.П. Прокопьева и которые, по утверждению первого из авторов, широко распространены в подзоне средней тайги. Вероятно, это связано с погодичной динамикой гидрологического режима поймы. Наши материалы получены в средне- и маловодные 1986–1989 гг. (обеспеченность уровней затопления 50, 75, 60, 97%), когда вектор флуктуаций травяного яруса был смещен к мезофильному полюсу.

Напротив, исследования А.Ф. Алехиной и Е.П. Прокопьева проведены в 1967–1968 гг., которым предшествовал экстремально многоводный 1966 г. (обеспеченность максимального уровня затопления 2,5%), что, видимо, и обусловило значительную гидрофитизацию травостоя топольников.

Осокорник кустарниково-разнотравный отмечен А.Ф. Алехиной [22] только в окрестностях с. Верхневартовское, которые нам не удалось обследовать.

Е.П. Прокопьев любезно ознакомил нас со своими описаниями топольников из Александровской поймы. Выяснилось, что диагностические виды

асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* (*Anemonidium dichotomum*, *Lathyrus palustris* s.l., *Ptarmica cartilaginea*) встречаются в этих описаниях с IV-V классами постоянства. Таким образом, все 4 эколого-фитоценоотические ассоциации Е.П. Прокопьева полностью включаются в эколого-флористическую асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae*.

Распределение в пространстве. Согласно А.Ф. Алехиной [1. С. 57], осоковый массив «формируется одним типом леса, реже наблюдается смена типов леса в направлении от русла реки к центральной части поймы, но количество типов в массиве не превышает трех». На самых высоких участках располагаются осокорники кустарниково-разнотравные [5, 6].

По мере понижения рельефа они последовательно сменяются осокорниками разнотравными, разнотравно-злаковыми, осоково-злаковыми, осоковыми.

Сходную картину распределения тополевых ассоциаций по мере понижения рельефа рисует Е.П. Прокопьев [4]: осокорник кустарниково-разнотравный → о. разнотравный → о. разнотравно-канареечниково-вейниковый → о. разнотравно-злаково-осоковый.

Сукцессионная динамика. Осокорь не способен возобновляться под материнским пологом. По мнению Е.П. Прокопьева [4], после распада тополевого древостоя осокорники сменяются лугами.

Сходных взглядов придерживается А.Ф. Алехина [5], исключая из этой схемы лишь осокорник кустарниково-разнотравный, который, по ее наблюдениям, замещается березовыми и осиновыми лесами.

С.В. Васильев [7] выделяет 2 типа аллювиогенных смен. Первичные смены, приуроченные к молодым прирусловым поверхностям, активно растущим в высоту за счет отложения все новых и новых слоев аллювия, образуют следующий сукцессионный ряд ассоциаций: *Populetum nigrae caricosum acutae* → *P. n. phalaroidosum arundinaceae* → *P. n. calamagrostiosum langsdorffii*. Вторичные аллювиогенные смены наблюдаются в прирусловой зоне подмываемых Обью берегов: *P. n. naumburgiosum thyr-siflorae* → *P. n. swidosum albae* → *Betuletum pubescentis swidosum albae* либо *P. n. phalaroidosum arundinaceae* → *Betuletum pubescentis swidosum albae*.

По нашим наблюдениям, в подзоне средней тайги осокорники сменяются березняками и осинниками, выделенными в асс. *Spiraeo salicifoliae-Populetum tremulae* Taran 1993 [24], при антропогенном воздействии (выжигание, рубка) – влажными лугами порядка *Molinietalia* [25]. Изредка и на очень небольших участках они могут сменяться смешанными лесами: сосново-березовыми – на обских островах, кедрово-березовыми – на самых высоких участках вторично-прирусловой зоны [24: оп. 21, 23–25 в табл. 2]. В отношении сукцессионного замещения осокорников осоково-злакового и осокового сведений нет, поскольку эти варианты топольников нами не наблюдались.

В первой половине прошлого века в северных районах Томской области осокорь вырубался для сбора коры, из которой изготовлялась балбёра (поплавки для сетей), вывозимая на рыбные промыслы Каспийского и Аральского морей [26, 27]. Массовые заготовки начались в 1910 г. [27] и продолжались, по крайней мере, до конца сороковых годов [28]. Самая качественная балбёра добывалась с деревьев в возрасте 80–100 лет [28].

Только за 1926–1934 гг. было заготовлено 77 876 ц балберы, в частности, в Александровском районе за 1929–1930 гг. – 13 096 ц [27].

Это позволяет оценить масштаб рубок. Масса одного кубометра балберы составляет 350–400 кг [29]. По данным А.А. Дунина-Горкавича [30], с одного осокоря срезается от 0,04 до 0,13 м³ товарной балберы, или от 15 до 50 кг, следовательно, для получения центнера готовой продукции необходимо срубить от 2 до 6–7 деревьев. Таким образом, за упомянутые два года в Александровском районе могло быть повалено от 26 до 85 тысяч осокорей, а всего в Томской области за 1926–1934 гг. – от 156 до 506 тысяч. Многие острова на Оби превратились в «настоящие кладбища осокоря» [26. С. 77].

С появлением пенопласта добыча балберы прекратилась, что сохранило обские осокоревые леса от почти полного уничтожения, как это случилось на Иртыше. Но до сих пор на средней Оби редко встречаются осокори диаметром 80 см и совсем не известны экземпляры полутораметровой толщины, отмечавшиеся ранее [27, 28].

Заключение

Площадь обских осокорников в границах Александровского района Томской области можно оценить в 53 км².

Ценофлора осокорников Александровской поймы от стадии жердняка до стадии распада древостоя насчитывает 76 видов сосудистых, в том числе 4 – настоящих деревьев (*Populus nigra*, *Salix alba*, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*), 4 – кустовидных деревьев (*Salix dasyclados*, *Salix viminalis*, *Padus avium*, *Sorbus sibirica*), 5 – кустарников (*Swida alba*, *Ribes nigrum*, *Rosa majalis*, *Viburnum opulus*, *Salix rosmarinifolia*), 2 вида полукустарников (*Solanum kitagawae*, *Rubus caesius*), 1 вид полукустарничков (*Comarum palustre*) и 60 видов трав. Средняя видовая насыщенность сообществ сосудистыми составляет 32,8 вида на 100 м².

Стадия поселения осокоря на первичном аллювии резко отличается от последующих стадий по флористическому составу благодаря высокому постоянству видов пойменного эфемертума и других однолетников (*Filaginella pilularis*, *Limosella aquatica*, *Physcomitrella patens*, *Riccia frostii*, *Alopecurus aequalis*, *Bidens radiata*, *B. tripartita*, *Chenopodium rubrum*, *Ch. suecicum*, *Persicaria scabra*, *Rumex maritimus*, *R. ucranicus*). Видовая насыщенность изученного ювенильного ивово-тополевого ценоза составила 31 вид сосудистых и 2 вида мохообразных на 100 м².

Приведенные в статье оригинальные описания можно отнести к 3 типам леса А.Ф. Алехиной: осокорникам разнотравно-злаковому, разнотравному и беспокровному. Последний для Александровской поймы указывается впервые.

Все типы леса и эколого-фитоценоотические ассоциации осокорников, выделенные в Александровской пойме А.Ф. Алехиной, Е.П. Прокопьевым и С.В. Васильевым, по видовому составу включаются в одну эколого-флористическую асс. *Anemonidio dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993 из класса *Salicetea purpureae* Moor 1958.

Благодарим Е.П. Прокопьева за возможность ознакомиться с выполненными в 1967–1968 гг. описаниями осокорников, Е.В. Иванову (Рыбинскую), Л.В. Бардунова, С.Г. Казаковского и В.А. Бакалина – за просмотр и определение отдельных гербарных образцов.

Литература

1. Алехина А.Ф. Осокорники поймы р. Оби // Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Сер. биол. наук. 1970. Вып. 2. С. 53–58.
2. Таран Г.С., Седельникова Н.В., Писаренко О.Ю., Голомолзин В.В. Флора и растительность Елизаровского государственного заказника (нижняя Обь). Новосибирск : Наука, 2004. 212 с.
3. Таран Г.С. К синтаксономии пойменных лесов (*Salicetea purpureae* Moor 1958) рек Иртыш и Черный Иртыш // Растительность России. 2005. № 7. С. 82–92.
4. Прокопьев Е.П. Пойменные леса рек северной части Томской области // Тр. НИИ биологии и биофизики при Том. ун-те. 1974. Т. 3. С. 104–116.
5. Алехина А.Ф. Топольники поймы реки Оби : дис. ... канд. сельскохозяйств. наук. Свердловск : Уральский лесотехнический институт, 1971. 175 с.
6. Алехина А.Ф. Закономерности размещения топольников в пойме Оби и повышение их хозяйственной роли // Повышение эффективности лесного хозяйства в Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1976. С. 137–142.
7. Васильев С.В. Лесообразование в пойме средней Оби : дис. ... канд. биол. наук. Красноярск : ИЛИД СО АН СССР, 1988. 211 с.
8. Васильев С.В., Седых В.Н. Пойма Оби на аэрокосмических снимках. Красноярск : ИЛИД СО АН СССР, 1984. 46 с.
9. Окишева Л.Н. Климат. Общая характеристика // Природа и экономика Александровского нефтеносного района (Томская область). Томск : Изд-во Том. ун-та, 1968. С. 63–80.
10. Максимов А.А., Золотарев С.Ю. Анализ разливов в пойме р. Оби за 1936–1982 гг. в связи с экологическими исследованиями // Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Сер. биол. наук. 1987. Вып. 3. С. 82–91.
11. Усачев В.Ф., Прокачева В.Г., Бородулин В.В. Оценка динамики озерных льдов, снежного покрова и речных разливов дистанционными средствами. Л. : Гидрометеиздат, 1985. 104 с.
12. Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11, № 5. P. 739–768.
13. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.
14. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

15. Таран Г.С. Синтаксономический обзор лесной растительности поймы средней Оби (александровский отрезок) // Сибирский биологический журнал. 1993. Вып. 6. С. 85–91.
16. Таран Г.С. К синтаксономии тополевых лесов Обь-Иртышского бассейна // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1997. Вып. 3. С. 70–76.
17. Таран Г.С., Тюрин В.Н. Очерк растительности поймы Оби у города Сургута // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2006. Вып. 9. С. 3–54.
18. Прокопьев Е.П. Синтаксономический обзор лесной растительности поймы р. Иртыш // Krylovia. 2001. Т. 3, № 1. С. 13–23.
19. Бакулин В.Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск : Гео, 2007. 121 с.
20. Таран Г.С. Ивовые леса поймы Оби между устьями Тыма и Ваха (*Salicetea purpureae* Moog 1958) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1999. Вып. 5. С. 47–56.
21. Таран Г.С. Ассоциация *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) в пойме средней Оби // Растительность России. 2001. № 1. С. 43–56.
22. Алехина А.Ф. Топольные леса поймы Оби // Эффективность использования лесных ресурсов и их восстановление в Западной Сибири. Новосибирск : НТО лесн. пром-ти и лесн. хоз-ва, 1971. С. 149–155.
23. Васильев С.В. Три типа ивняков прирусловой поймы средней Оби // Леса Приобья. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1989. С. 38–48.
24. Таран Г.С. Осиновые и березовые леса поймы средней Оби (*Spiraeo salicifoliae-Populetum tremulae* Taran 1993) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1998. Вып. 4. С. 82–89.
25. Таран Г.С. Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы средней Оби (в пределах Александровского района Томской области). Новосибирск, 1995. 76 с. (Препринт / ЦСБС СО РАН)
26. Виноградова А.Н. Осокорь на Оби // Материалы по изучению Сибири. Томск : Изд-во ТГУ, 1931. Т. 3. С. 76–86.
27. Промысел балберы в Нарымском округе // Проблемы освоения севера Западной Сибири. Новосибирск : Западно-Сибирское краевое изд-во, 1935. С. 184–187.
28. Хороших П.П. Черный тополь в Нарыме // Природа. 1948. № 2. С. 63.
29. Орудия промышленного рыболовства Сибири и Урала : справочник. Новосибирск: Западно-Сибирское книжное изд-во, 1972. 375 с.
30. Дунин-Горкавич А.А. Производство балберы (поплавок). Тобольск: Губернская типография, 1907. 4 с.

*Поступила в редакцию 13.12.2013 г.;
принята 15.02.2014 г.*

Таран Георгий Семенович – канд. биол. наук, с.н.с. Западно-Сибирского филиала Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Новосибирск, Россия).
E-mail: gtaran@mail.ru

Georgy S. Taran

West-Siberian Branch of V.N. Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation.

E-mail: gtaran@mail.ru

Black poplar forests of the Ob River floodplain on the north of Tomsk oblast (Western Siberia, Russia)

We characterized natural black poplar (*Populus nigra* L.) forests of the Ob River floodplain within the limits of Aleksandrovsky district of Tomsk oblast, Western Siberia, Russia. The northern limit of Aleksandrovsky district crosses the Ob channel at the coordinates 60°42' N, 77°04' E and the southern one – at the coordinates 59°30' N, 77°04' E. The study area is located in middle taiga subzone. We collected data in the vicinities of Larino (61°31' N, 74°40' E), Aleksandrovskoye (60°26' N, 77°22' E) and Novonikolskoye (59°46' N, 79°12' E) villages in 1986-1989. According to Braun-Blanquet classification, black poplar forests of Aleksandrovsky floodplain area belong to the association *Anemonidion dichotomi-Populetum nigrae* Taran 1993, alliance *Equiseto hyemalis-Populion nigrae* Taran 1997, order *Salicetalia purpureae* Moor 1958 and class *Salicetea purpureae* Moor 1958. The association diagnostic species are *Populus nigra* (dominant), *Anemonidium dichotomum*, *Lathyrus palustris*, *Lathyrus pilosus*, *Ptarmica cartilaginea*. 15 original relevés of poplar forests, from 30 years old to stage of timber stand decomposition, are presented. Standard plot area of the relevés is 100 m². The average timber stand height in the relevés varies from 14 to 27 m, the average chest high diameter is from 15 to 80 cm, the total projective cover of timber stand is from 8 to 60%, the total projective cover of shrub layer is from + to 8%. The average total projective cover (TPC) of herbage is 40%; herbs (TPC 23%) and grasses (TPC 16%) prevail in it, participation of legumes and sedges is insignificant (TPC 0.9% and 0.3% consequently). In the black poplar forests, 76 vascular plant species are noted including 4 species of trees (*Populus nigra*, *Salix alba*, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*), 4 bushy trees (*Salix dasyclados*, *Salix viminalis*, *Padus avium*, *Sorbus sibirica*), 5 shrubs (*Swida alba*, *Ribes nigrum*, *Rosa majalis*, *Viburnum opulus*, *Salix rosmarinifolia*), 2 subshrubs (*Solanum kitagawae*, *Rubus caesius*), one dwarf subshrub (*Comarum palustre*) and 60 species of herbs. The average species saturation of the poplar stands with vascular plants is 32.8 species per 100 m². We characterized black poplar initial stage (poplar seedlings age is from 1 to 3 summers) on low river banks basing on one relevé. We showed that in their species composition, juvenile poplar coenoses differ sharply from subsequent stages of their development. Initial stage specificity is due to a high constancy of wetland ephemers and other annuals (*Filaginella pilularis*, *Limosella aquatica*, *Physcomitrella patens*, *Riccia frostii*, *Alopecurus aequalis*, *Bidens radiata*, *B. tripartita*, *Chenopodium rubrum*, *Ch. suecicum*, *Persicaria scabra*, *Rumex maritimus*, *R. ucranicus*). We noted 31 species of vascular plants and 2 species of bryophyta on a plot of 100 m². According to our estimates, the total black poplar forests area within the limits of Aleksandrovsky district of Tomsk oblast is 53 km².

The article contains 1 figure, 1 table, 30 ref.

Key words: middle taiga subzone; floodplain vegetation; Ob River; syntaxonomy; Braun-Blanquet approach; poplar forests; black poplar; *Populus nigra*.

References

1. Alekhina AF. Osokorniki poymy r. Obi [Black poplar forests of the Ob River floodplain]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Ser. biol. nauk – Proceedings of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR. Series of Biological Sciences.* 1970;2:53-58. In Russian
2. Taran GS, Sedelnikova NV, Pisarenko OY, Golomolzin VV. Flora i rastitel'nost' Elizarovskogo gosudarstvennogo zakaznika (nizhnaya Ob') [Flora and vegetation of Elizarovsky State Reserve (the lower Ob)]. Novosibirsk: Nauka; 2004. 212 p. In Russian
3. Taran GS. On syntaxonomy of floodplain forests (*Salicetea purpureae* Moor 1958) of the Irtysh and Black Irtysh Rivers. *Rastitel'nost' Rossii – Vegetation of Russia.* 2005;7:82-92. In Russian
4. Prokopiev EP. Poymennye lesa rek severnoy chasti Tomskoy oblasti [Floodplain forests of Tomsk oblast northern part rivers]. Tomsk: *Transactions of Scientific and Research Institute of Biology and Biophysics at Tomsk State University.* 1974;3:104-116. In Russian
5. Alekhina AF. Topol'niki poymy reki Obi [Poplar forests of the Ob River floodplain] [CandSci Dissertation]. Sverdlovsk: Ural Forest Engineering Institute; 1971. 175 p. In Russian
6. Alekhina AF. Zakonomernosti razmeshcheniya topol'nikov v poyme Obi i povyshenie ikh khozyaystvennoy roli [Patterns of distribution of poplar forests in the Ob floodplain and upsurge of their economic role]. *Povyshenie effektivnosti lesnogo khozyaystva v Zapadnoy Sibiri* [In: *Upsurge of efficiency of forestry in Western Siberia*]. Novosibirsk: Nauka; 1976. p. 137-142. In Russian
7. Vasiliev SV. Lesoobrazovanie v poyme sredney Obi [Forest forming in the middle Ob floodplain] [CandSci Dissertation]. Krasnoyarsk: Institute of Forest and Wood of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR; 1988. 211 p.]. In Russian
8. Vasiliev SV, Sedykh VN. Poyma Obi na aerokosmicheskikh snimkakh [The Ob floodplain in aerial and space views]. Krasnoyarsk: Institute of Forest and Wood of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR; 1984. 46 p. In Russian
9. Okisheva LN. Klimat. Obshchaya kharakteristika [Climate. General characteristics]. *Priroda i ekonomika Aleksandrovskogo neftenosnogo rayona (Tomskaya oblast')* [In: *Nature and economics of Aleksandrovsky oil-bearing district (Tomsk oblast')*]. Tomsk: Tomsk State University Press; 1968. p. 63-80. In Russian
10. Maximov AA, Zolotarev SY. Analiz razlivov v poyme r. Obi za 1936-1982 gg. v svyazi s ekologicheskimi issledovaniyami [An analysis of the overflows in the floodplain of the Ob River during 1936-1982 in connection with ecological research]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Ser. biol. nauk – Proceedings of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR. Series of Biological Sciences.* 1987;3:82-91. In Russian
11. Usachev VF, Prokacheva VG, Borodulin VV. Otsenka dinamiki ozernykh l'dov, snezhnogo pokrova i rechnykh razlivov distantsionnymi sredstvami [Evaluation of dynamics of lake ice, snow cover and river floods by remote means]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1985. 104 p. In Russian
12. Weber HE, Moravec J, Theurillat J-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. *J. Veg. Sci.* 2000;11(5):739-768. doi: 10.2307/3236580
13. Czerepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. Moscow: World and Family-95 Ltd.; 1995. 992 p. In Russian
14. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa.* 2006;15:1-130.
15. Taran GS. Syntaxonomical survey of forest vegetation of the middle Ob floodplain (Aleksandrovskoye piece). *Sibirskiy biologicheskiy zhurnal – Siberian Journal of Biology.* 1993;6:85-91. In Russian

16. Taran GS. On syntaxonomy of poplar forests of Ob and Irtysh basin. *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana – Botanical Investigations of Siberia and Kazakhstan*. 1997;3:70-76. In Russian
17. Taran GS, Tyurin VN. Review of the Ob floodplain vegetation near Surgut city. *Biologicheskie resursy i prirodopol'zovanie – Biological resources and nature management*. 2006;9:3-54. In Russian
18. Prokoviev EP. Syntaxonomical review of forest vegetation of the Irtysh River floodplain. *Krylovia*. 2001;3(1):13-23. In Russian
19. Bakulin VT. Topol' chernyy v Zapadnoy Sibiri [Black poplar in Western Siberia]. Novosibirsk: Academic Publishing "Geo"; 2007. 121 p. In Russian
20. Taran GS. Willow forests of the Ob floodplain between mouths of the Tym and the Vakh Rivers (*Salicetea purpureae* Moor 1958). *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana – Botanical Investigations of Siberia and Kazakhstan*. 1999;5:47-56. In Russian
21. Taran GS. Association Cypero-Limoselletum (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) in the middle Ob River floodplain. *Rastitel'nost' Rossii – Vegetation of Russia*. 2001;1:43-56. In Russian
22. Alekhina AF. Topolevyie lesa poymy Obi [Poplar forests of the Ob floodplain]. *Effektivnost' ispol'zovaniya lesnykh resursov i ikh vosstanovlenie v Zapadnoy Sibiri* [In: *Efficiency of use of forest resources and their recovery*]. Novosibirsk: Scientific and Technical Society of Forest Industry and Forestry; 1971. p. 149-155. In Russian
23. Vasiliev SV. Tri tipa ivnyakov priuslovoy poymy sredney Obi [Three types of willow stands of the middle Ob riverine floodplain]. *Lesa Priob'ya – Forests of the Ob area*. Krasnoyarsk: Institute of Forest and Wood of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR; 1989. p. 38-48. In Russian
24. Taran GS. Asp and birch forests of the middle Ob floodplain (*Spiraeo salicifoliae-Populetum tremulae* Taran 1993). *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana – Botanical Investigations of Siberia and Kazakhstan*. 1998;4:82-89. In Russian
25. Taran GS. Sintaksonomiya lugovo-bolotnoy rastitel'nosti poymy sredney Obi (v predelakh Aleksandrovsogo rayona Tomskoy oblasti) [Syntaxonomy of meadow and fen vegetation of the middle Ob floodplain (within the limits of Aleksandrovsky district of Tomsk oblast)]. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; 1995. 76 p. In Russian
26. Vinogradova AN. Osokor' na Obi [Black poplar on the Ob River]. *Materialy po izucheniyu Sibiri* [In: *Materials for the study of Siberia*]. Vol. 3. Tomsk: Tomsk State University Press; 1931. p. 76-86. In Russian
27. Promysel balbery v Narymskom okruge [Black poplar bark business in the Narym Okrug]. *Problemy osvoeniya severa Zapadnoy Sibiri* [In: *Problems of development of the north of Western Siberia*]. Edel'man SYa, editor. Novosibirsk: Zapadno-Sibirskoe kraevoe izdatel'stvo; 1935. p. 184-187. In Russian
28. Khoroshikh PP. Chernyy topol' v Naryme [Black poplar in the Narym]. *Priroda*. 1948;2:63. In Russian
29. Orudiya promyshlennogo rybolovstva Sibiri i Urala: spravochnik [Instruments of commercial fishing of Siberia and the Urals: Manual]. Petkevich AN, editor. Novosibirsk: Zapadno-Sibirskoe knizhnoe izd-vo; 1972. 375 p. In Russian
30. Dunin-Gorkavich AA. Proizvodstvo balbery (poplavykov). [Manufacture of balbera (black poplar bark floats)]. Tobolsk: Gubernskaya tipografiya; 1907. 4 p. In Russian

Received 13 December 2013;

Accepted 15 February 2014

ЗООЛОГИЯ

УДК 595.799

**О.Л. Конусова, С.И. Михайлова, А.С. Прокопьев,
А.А. Акинина, А.А. Литвинов**

Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Шмели (Hymenoptera, Apidae) – посетители недотроги железконосной *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae) на территории г. Томска

*В качестве посетителей цветков недотроги железконосной *Impatiens glandulifera* в парках и на застроенных территориях г. Томска зарегистрировано 14 видов шмелей, в том числе три массовых, пять обычных и шесть редких на данной территории. Лёт шмелей на недотрогу продолжался со второй декады июля (начало массового цветения растения) до второй декады сентября. Доминировали шмель полевой *Bombus pascuorum* (Scopoli) (54,6%) и шмель городской, или дупловой, *B. humorum* (L.) (10,1%). В обножках рабочих особей шмелей различных видов, собранных на цветках недотроги, преобладали пыльцевые зёрна данного растения (79–100%).*

Ключевые слова: *Impatiens glandulifera*; *Bombus*; урбанизированная территория.

Введение

Одной из первоочередных задач новой научной дисциплины – инвазионной биологии – является изучение эволюции систем консортивных связей инвазионных видов растений как с возбудителями болезней и вредителями, так и с насекомыми-опылителями, и оценка роли этих факторов в дальнейшей экспансии заносных видов.

Недотрога железконосная *Impatiens glandulifera* Royle широко известна в настоящее время как агрессивный чужеродный вид гималайского происхождения в умеренных областях Европы, в Азии, Северной Америке и Новой Зеландии. Это представитель инвазионных (инвазивных) видов растений с высокой конкурентной способностью и репродуктивным успехом, которые нередко натурализуются в естественных фитоценозах, занимая местообитания нативных видов растений. Данный вид культивируется в садах и легко дичает, одичавшим встречается по берегам ручьев и озер, оврагам и мусорным местам [1].

Благодаря обильному и продолжительному цветению, высокому содержанию в цветках нектара и пыльцы, *I. glandulifera* является весьма привлекательным для медоносных пчёл и шмелей растением и, выигрывая в конкуренции за опылителей на «рынке цветов», представляет угрозу флоре влажных местообитаний Европы и ряда районов Северной Америки [2].

Взаимоотношения *I. glandulifera* и насекомых-опылителей являлись в последние годы объектом внимания европейских и, в меньшей степени, российских учёных [3–5]. Более высокий репродуктивный успех недотроги по сравнению с нативными видами растений показали Chittka & Schurkens [6]. По данным Б.Н. Миркина [2], на территории Башкирии основные опылители недотроги – шмели – полностью переключились на питание нектаром недотроги. Однако Bartomeus et al. [7], Lopezaraiza-Mikel et al. [3] и Cawoy et al. [5] не выявили какого-либо влияния от внедрения недотроги в экосистемы на эффективность опыления местных растений. Таким образом, в настоящее время среди европейских ученых не существует единого мнения о том, вступает ли *I. glandulifera* в конкурентные отношения с аборигенными видами энтомофильных растений, снижая их репродуктивный успех.

По мере всестороннего изучения биологических особенностей вида наряду с негативными свойствами, обуславливающими его инвазионный характер, выявлен ряд полезных. Публикации по консортивным связям этого растения показывают его важную роль в сохранении видового состава насекомых-опылителей на территории Средней Европы [8, 9]. Ценность недотроги как медоносного растения позволяет включить её в состав растений, рекомендуемых для улучшения кормовой базы шмелей в условиях города [10].

Обладающая высоким средообразующим потенциалом недотрога железконосная становится важным элементом городской флоры. Во флоре г. Томска недотрога начала активно распространяться с 80-х гг. прошлого века [11]. В начале XXI в. этот вид отмечен как широко распространенный в Томске и ряде населенных пунктов Томской области [12, 13]. Широкой экспансии недотроги железконосной в Томске способствует ряд обстоятельств: большие площади старой застройки с частными домами и палисадниками, наличие рудеральной растительности, а также благоприятные почвенно-климатические условия. Особенно активно недотрога разрастается на участках с близким залеганием грунтовых вод на богатых гумусом почвах, образуя устойчивые сообщества вместе с такими видами, как *Acer negundo* L., *Urtica dioica* L., *Artemisia vulgaris* L., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Chenopodium album* L.

Предварительные исследования видового состава насекомых – посетителей недотроги железконосной на территории Томска, проведённые в 2011 г., показали активное посещение цветков растения осой обыкновенной *Vespula vulgaris* L. (Hymenoptera, Vespidae), пчелой медоносной *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae, Apini), представителями нескольких видов шмелиных (Hymenoptera: Apidae, Bombini) [11].

Вопросы фауны и экологии шмелей в урбанизированных ценозах привлекают особое внимание исследователей. Их изучение создаёт основу для охраны и восстановления популяций этих насекомых вблизи крупных населённых пунктов, а также для использования в качестве объектов экологического мониторинга [14].

Шмели г. Томска и его окрестностей исследовались в 1995–2003 гг. [15]. Было показано, что группировки шмелей различных городских парков включали от 10 до 14 видов. Численно преобладали урботолерантные виды, при этом по мере приближения к застроенным территориям увеличивался вклад факультативно синантропного *Bombus hypnorum* (L.). На застроенных территориях – в зонах деревянной и средневысотной кирпичной застройки – было выявлено по шесть видов шмелей.

Специальных исследований комплексов шмелей – посетителей недротроги железнокопной на территории Томска не проводилось. Мы считаем необходимым восполнить этот пробел, в том числе и в связи с тем, что заросли недротроги с длительным, охватывающим вторую половину лета и начало осени периодом цветения могут сыграть важную роль в мониторинговых исследованиях шмелей на урбанизированных территориях.

Цель данной работы – изучение видового состава и некоторых экологических особенностей комплекса шмелей – посетителей недротроги на территории г. Томска.

Материалы и методики исследования

Основой для данной работы послужил материал, собранный в течение вегетационного сезона 2012 г. Обследовались достаточно крупные (не менее 10–20 м²) массивы недротроги, расположенные на территории парков и в зонах застройки различного типа. При выборе ключевых участков, характеристика которых приводится ниже, учитывалась возможность систематического сбора шмелей и на других энтомофильных растениях.

1. Лагерный сад. Парк в юго-западной части города, расположенный на правом высоком берегу р. Томь. На территории парка, представленной двумя основными растительными формациями – елово-берёзовым лесом и злаково-полынно-разнотравным лугом на береговом склоне – имеются условия для гнездования и фуражировки шмелей. Заросли недротроги присутствуют в западной части парка вдоль грунтовой дороги и на параллельной ей просеке ЛЭП.

2. Университетская роща и прилегающий к ней Заповедный парк Сибирского ботанического сада. Располагаются в юго-западной части города в пределах поймы и второй надпойменной террасы Томи. Здесь также существуют условия, подходящие как для гнездования, так и для фуражировки шмелей. Значительные площади заняты растениями, необходимыми для питания перезимовавших самок весной (хохлатка крупноприцветниковая *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., будра плющевидная *Glechoma hederacea* L.).

Летняя энтомофильная флора представлена липой сердцевидной *Tilia cordata* Mill., рябинником рябинолистным *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., различными декоративными травянистыми растениями. Недотрога произрастает в пойменной части роши по берегам ручьёв, впадающих в Университетское озеро.

3. Средневысотная застройка в юго-западной части города (район пр. Ленина и ул. Учебной). Кормовая база менее стабильна, чем в парках. Газоны вдоль пр. Ленина регулярно выкашиваются, цветочные клумбы во дворах немногочисленны. Однако и здесь имеются условия для питания шмелей (посадки сирени и черёмухи на придомовых территориях, липы вдоль проезжей части; рудеральные участки, заросшие лопухом войлочным *Arctium tomentosum* Mill., иногда с примесью пустырника пятилопастного *Leonurus quinquelobatus* Gilib. и повоя заборного *Calystegia sepium* (L) R. Br.). Такие участки могут быть пригодны для поселения некоторых видов шмелей, сооружающих подземные и наземные гнёзда. Кроме того, на застроенных территориях значительно расширяются возможности для обитания шмелей, способных заселять чердаки и балконы домов. Скопления недротроги встречаются во дворах нескольких сохранившихся в этом районе малоэтажных домов и на мусорных местах.

4. Малоэтажная застройка в районе пересечения ул. Красноармейской и пр. Фрунзе (центр города). Заросли недротроги встречаются во дворах частных домов.

На каждом участке в массивах недротроги закладывалось по три площадки (2 м² каждая). Сборы насекомых с цветков проводили со второй декады июля (начало посещения недротроги шмелями) по первую декаду сентября (окончание лёта шмелей). Практиковался безвыборочный отлов насекомых в течение часа два раза в декаду, во время утреннего или вечернего максимума лёта. В июле были проведены сборы на заросших недротрогой газонах в пределах многоэтажной застройки (ул. Вокзальная, северо-восточная часть города). Впоследствии растительность газонов была скошена, поэтому собранный на данном участке материал использован как дополнительный при рассмотрении распространения и трофических связей некоторых видов на территории города.

Сборы шмелей вне зарослей недротроги проводили по той же методике на площадках, которые были заложены в пределах ключевых участков с учётом состояния энтомофильной растительности в разные периоды вегетационного сезона и наличия скоплений цветущих растений площадью не менее 10 м². Так, в Лагерном саду в июне площадки были расположены в местах сплошного произрастания горошка мышиного *Vicia cracca* L., чины луговой *Lathyrus pratensis* L., клевера лугового *Trifolium pratense* L. В условиях жаркой и засушливой погоды, установившейся в июне–июле 2012 г., бобовые на лугах береговых склонов ко времени зацветания недротроги почти отцвели. На смену им пришли сложноцветные растения (серпуха венценосная *Serratula coronata* L. на склоне, лопух войлочный на периферии лесного массива и вдоль некоторых аллей), поэтому локализация площадок частично

изменилась. На застроенной территории шмелей отлавливали в июле на растительности рудеральных участков (в основном на лопухе войлочном). На территории Заповедного парка и Университетской рощи для сборов шмелей в мае были выбраны участки, покрытые цветущей хохлаткой, в июне – будрой, в июле использовали небольшие, обильно цветущие кусты рябинника и группы декоративных растений (в основном сложноцветных). В августе – начале сентября учётные сборы шмелей на всех участках проводили только на недотроге, так как в это время другие цветущие энтомофильные растения были представлены разрозненными небольшими группами. На этих растениях насекомых отлавливали для уточнения видового состава шмелей городской территории.

В целом на участках 1–4 была собрана коллекция, включающая 924 экземпляра шмелей, из них на недотроге – 515. Классы обилия видов выделялись по их долям в сборах [16] и по пятибалльной логарифмической шкале [17]. В первом случае выделяют четыре класса обилия видов: очень редкие – менее 0,5% сборов, редкие – 0,5–1,9%, обычные – 2–10%, массовые – более 10%. Во втором случае виды с 1–2 баллами оцениваются как малочисленные, с 3 баллами – как обычные, с 4 и 5 баллами – как численно преобладающие (доминирующие). Классификация видов шмелей по длине хоботка приводится по Д.А. Адаховскому [18]. При обсуждении результатов использованы сведения по фенологии и кормовым растениям шмеля *Bombus consobrinus* Dhlb., полученные О.Л. Конусовой в 2012 г. на территории междуречья Томь – Яя.

Для более детальной характеристики трофических связей шмелей был исследован состав пыльцевых обножек рабочих особей, собранных на цветках недотроги. Препараты из пыльцевых обножек шмелей изготавливались следующим образом: обножка помещалась в пробирку с дистиллированной водой и размачивалась в течение 30 мин. Затем каплю полученного раствора наносили на предметное стекло, окрашивали ацетоорсеином и накрывали покровным стеклом. Полученный препарат рассматривали и фотографировали на световом микроскопе Микмед 6 (ЛОМО, Россия) при увеличении $\times 40$ и $\times 90$. В каждой обножке идентифицировали более 300 пыльцевых зёрен, сопоставляя с эталонными препаратами из гербарных материалов. Статистическая обработка всех данных осуществлялась в редакторе Microsoft Excel. Данные представлены в виде среднего арифметического с ошибкой.

Кроме того, изготавливали препараты из пыльцевых обножек для работы на электронном микроскопе. Размельченную обножку наносили на клейкую основу металлической пластины и напыляли тонким слоем серебра. Полученный препарат рассматривали и фотографировали при помощи электронного микроскопа Philips SEM 515 (Нидерланды), изображения пыльцевых зёрен также сопоставляли с эталонными. Всего было исследовано 30 пыльцевых обножек.

Авторы выражают благодарность студенту Биологического института ТГУ Э.И. Кривошеину за помощь в сборе материала.

Результаты исследования и обсуждение

Взаимоотношения важных компонентов биоты городской среды – нектароносного и пыльценосного растения *I. glandulifera* и шмелей – определяются их биологическими особенностями, в том числе характеристиками жизненных и сезонных циклов.

В условиях г. Томска недротрога проходит полный цикл развития. Массовые всходы появляются в конце апреля, в течение мая–июня происходит активный рост растений, период цветения растянут с I декады июля до наступления осенних заморозков (II–III декады сентября) [11]. Структура зарослей и расположение цветков недротроги очень удобны для посещения насекомыми-опылителями. Особенностью этого вида является образование зарослей площадью 8–20 м². Одиночные растения встречаются только на первых этапах колонизации территории. Высота растений колеблется от 2,0–2,7 м в центре зарослей до 1–1,5 м на ее периферии, что обеспечивает свободный доступ к цветкам. Кроме того, на растениях, находящихся в центре зарослей, основная масса соцветий формируется только в пазухах верхних листьев. На одном растении одновременно распускается 20–40 цветков, а в заросли площадью 10 м² – около 400. Трубчатая форма венчика цветка обеспечивает относительно постоянный запас нектара [19]. Цветки *I. glandulifera* протандричные, поэтому опыление их облигатно-перекрестное. Однако может иметь место опыление между цветками с одного и того же растения.

Успешно развивающиеся колонии общественных видов шмелей подходят к периоду зацветания недротроги, имея значительное количество фуражиров, доставляющих питание в гнезда. В некоторых семьях уже появляются первые самцы и молодые самки. Пыльца и нектар недротроги могут стать важным источником питания личинок как позднелетнего поколения рабочих шмелей, так и репродуктивных особей, в том числе шмелей-кукушек (подрод *Psithyrus*), выкармливаемых в некоторых гнездах. Для взрослых особей благоприятным фактором является обилие нектара в цветках. На недротроге вероятно обнаружение большинства видов шмелей, обитающих в городе, что и подтверждается данным исследованием.

С мая по сентябрь 2012 г. в парках и жилых кварталах Томска было зарегистрировано 17 видов шмелей восьми подродов (табл. 1). Три вида относят к паразитическому подроду *Psithyrus*.

Структура населения характерна для урбанизированных территорий: доминируют эвритоппные *B. lucorum* (шмель малый земляной) и *B. pascuorum* (шмель полевой), а также факультативно синантропный вид *B. hypnorum* (шмель дупловой). Круг посещаемых этими насекомыми растений очень широк. По численности резко преобладает *B. pascuorum*, составивший более 40% сборов. К обычным видам относят *B. hortorum* (шмель садовый), *B. schrencki* (шмель Шпенка), *B. consobrinus* (шмель родственный), *B. distinguendus*, *B. veteranus*.

Таблица 1 / Table 1

**Видовой состав шмелей в парках и на застроенных территориях г. Томска,
участки 1–4 /**

**Species composition of bumblebees in parks and on built-over lands
of Tomsk, sections 1–4**

Вид / Species	Количество экз. / Number of specimens	Относительное обилие, % / Relative abundance, %	Класс обилия / Abundance class
<i>Bombus (Bombus) lucorum</i> (L.)	162	17,53	4
<i>B. (B.) patagiatus</i> Nyl.	2	0,2	1
<i>B. (Cullumanus) semenoviellus</i> Scor.	4	0,4	1
<i>B. (Megabombus) consobrinus</i> Dhlb.	22	2,4	3
<i>B. (Mg.) hortorum</i> (L.)	73	7,9	3
<i>B. (Melanobombus) sichelii</i> Rad.	11	1,2	2
<i>B. (Psithyrus) bohemicus</i> Seidl	6	0,6	2
<i>B. (P.) rupestris</i> (F.)	2	0,2	1
<i>B. (P.) quadricolor</i> (Lep.)	1	0,1	1
<i>B. (Pyrobombus) hypnorum</i> (L.)	128	13,3	4
<i>B. (Subterraneobombus) distinguendus</i> F. Mor.	38	4,1	3
<i>B. (St.) subterraneus</i> (L.)	2	0,2	1
<i>B. (Thoracobombus) pascuorum</i> (Scopoli)	389	42,1	5
<i>B. (Th.) pseudobaicalensis</i> Vogt	2	0,2	1
<i>B. (Th.) schrencki</i> F. Mor.	57	6,2	3
<i>B. (Th.) humilis subbaicalensis</i> Vogt	2	0,2	1
<i>B. (Th.) veteranus</i> (F.)	23	2,5	3
Всего экземпляров / Total of specimens	924	100	
Всего видов / Total of species	17		

Обращает на себя внимание значительная доля редких и очень редких шмелей, представленных девятью видами, большинство из которых немногочисленны не только в городе, но и в других местообитаниях, известных на территории области. Например, шмель Семёнова-Тян-Шанского (*Bombus semenoviellus*) – обитатель лугов, встречающийся обычно вблизи сосновых лесов. В Томской области известны единичные находки этого вида [20].

Начало массового цветения *I. glandulifera* и лёта на неё шмелей зафиксировано во второй декаде июля. Закончился лёт шмелей в первой декаде сентября, до завершения цветения недотроги. На цветках *I. glandulifera* зарегистрировано 14 видов шмелей семи подродов, или 82% видового состава в целом (табл. 2). Не обнаружены на недотроге два представителя социальных шмелей – *B. patagiatus* и *B. semenoviellus*, а также шмель-кукушка *B. quadricolor* – все из группы редких на территории Томска видов. В то же время только на недотроге отмечены редкие виды *B. pseudobaicalensis* и *B. humilis subbaicalensis*. Наибольшее количество видов шмелей (10) зарегистрировано на недотроге в пределах участка 2 (Университетская роща

и Заповедный парк) в районе Университетского озера. В Лагерном саду отмечено 9 видов, на двух застроенных территориях – по 8. Впервые для жилых кварталов Томска указаны такие виды, как *B. consobrinus*, *B. sichelii*, *B. subterraneus*. Шесть видов были представлены только репродуктивными формами, эпизодически посещавшими цветы недротроги. В эту группу вошли социальные виды *B. sichelii*, *B. distinguendus*, *B. pseudobaicalensis*, *B. humilis subbaicalensis* и, в соответствии с указанными выше биологическими особенностями, шмели-кукушки *B. bohemicus* и *B. rupestris*.

Регулярно посещали недротрогу на всех участках и представлены как рабочими, так и репродуктивными особями также шесть видов шмелей. Это не только хорошо приспособляющиеся к городским условиям виды *B. pascuorum*, *B. hypnorum*, *B. lucorum*, *B. hortorum*, но и типичные обитатели лесов *B. consobrinus* и *B. shrencki*.

Шмель *B. veteranus* (рабочие и репродуктивные особи) встречался лишь на территории парков. Интересна находка в центре города, в районе пересечения двух крупных автомобильных магистралей, рабочей самки *B. subterraneus* – одного из видов шмелей, наиболее чувствительных к загрязнению солями тяжёлых металлов [21]. Ранее этот вид отмечался в городской черте только на разнотравье склонов Лагерного сада.

На всех участках массовым посетителем недротроги был шмель полевой *B. pascuorum*, доля особей этого вида за сезон составила 54,6% (см. табл. 2). Доминирование *B. pascuorum* на цветках *I. glandulifera* при относительном обилии 77% ранее отмечалось на территории Средней Европы [22].

На участках 2–4 наблюдался резкий разрыв по численности шмеля полевого и других локально доминирующих видов (*B. lucorum* в Университетской роще; *B. schrencki* в районе пр. Ленина; *B. hypnorum* на ул. Красноармейская). Доля *B. pascuorum* составила на этих участках от 52 до 65,7%. В Лагерном саду (участок 1) в состав доминантов вошло большее количество видов (кроме *B. pascuorum*, также *B. hortorum*, *B. consobrinus* и *B. hypnorum*), в результате обилие шмеля полевого составило 25%.

Представители шмеля дуплового *B. hypnorum* охотно посещали недротрогу с самого начала её цветения, но показатель их относительного обилия на этом растении составил за сезон только 10,1% (см. табл. 2). Неуклонное падение доли *B. hypnorum* в сборах к первой декаде августа (рис. 1), связано с особенностями его биологии – большинство колоний распадается к концу июля. При этом единичные рабочие особи с обножкой, а также репродуктивные особи шмеля дуплового встречались на недротроге и в конце августа.

Резкий рост доли особей *B. pascuorum* в сборах на недротроге в первой декаде августа (см. рис. 1) можно связать с массовым вылетом самцов и самок этого вида, сокращением кормовой базы, представленной другими видами растений, а также с падением численности шмеля дуплового *B. hypnorum*.

Таблица 2 / Table 2

Видовой состав и относительное обилие (%) шмелей на недотроге железконосной,
г. Томск, 2012 г. /

Species composition and relative abundance (%) of bumblebees
on *Impatiens glandulifera*, Tomsk, 2012

Вид / Species	Участок / Section								Всего на участках 1–4 / Total on sections 1–4	
	1		2		3		4			
	Кол-во экз. / Number of specimens	%	Кол-во экз. / Number of specimens	%	Кол-во экз. / Number of specimens	%	Кол-во экз. / Number of specimens	%	Кол-во экз. / Number of specimens	Класс обилия / Abundance class
<i>Bombus lucorum</i>	5	4,9	20	13,5	11	8,7	5	3,7	41	$\frac{8.0}{3}$
<i>B. consobrinus</i>	13	12,6	2	1,4	5	3,9	1	0,8	21	$\frac{4.1}{2}$
<i>B. hortorum</i>	30	29,1	7	4,7	7	5,5	4	2,9	48	$\frac{9.3}{3}$
<i>B. sichelii</i>	–	–	–	–	1	0,8	1	0,7	2	$\frac{0.4}{1}$
<i>B. bohemicus</i>	3	2,9	–	–	–	–	–	–	3	$\frac{0.6}{1}$
<i>B. rupestris</i>	1	1,0	–	–	–	–	–	–	1	$\frac{0.2}{1}$
<i>B. hypnorum</i>	15	14,6	6	4,1	9	7,1	22	16,1	52	$\frac{10.1}{3}$
<i>B. distinguendus</i>	–	–	3	2,0	3	2,4	–	–	5	$\frac{1.0}{1}$
<i>B. subterraneus</i>	–	–	–	–	–	–	1	0,7	1	$\frac{0.2}{1}$
<i>B. pascuorum</i>	26	25,2	92	62,2	73	52,0	90	65,7	281	$\frac{54.6}{5}$
<i>B. pseudobaicalensis</i>	–	–	2	1,4	–	–	–	–	2	$\frac{0.4}{1}$
<i>B. schrencki</i>	1	1,0	6	4,1	18	14,2	13	9,5	38	$\frac{7.4}{3}$
<i>B. humilis subbaicalensis</i>	–	–	2	1,4	–	–	–	–	2	$\frac{0.4}{1}$
<i>B. veteranus</i>	9	8,7	8	5,4	–	–	–	–	17	$\frac{3.0}{2}$
Всего экземпляров / Total of specimens	103	100	148	100	127	100	137	100	515	100
Всего видов / Total of species	9		10		8		8		14	

Ещё один массовый на городских территориях вид *B. lucorum* в июле – начале августа на недотроге был представлен единичными особями. Во второй

декаде августа на цветках недотроги стали концентрироваться репродуктивные особи, но даже в сентябре регистрировались и рабочие, собиравшие пыльцу. При благоприятных условиях колонии *B. lucorum* функционируют достаточно долго. Со второй декады августа до начала сентября на недотроге кормились молодые самки и самцы *B. lucorum*, *B. hortorum*, *B. schrencki*, *B. consobrinus*, а доля особей шмеля полевого постепенно снижалась.

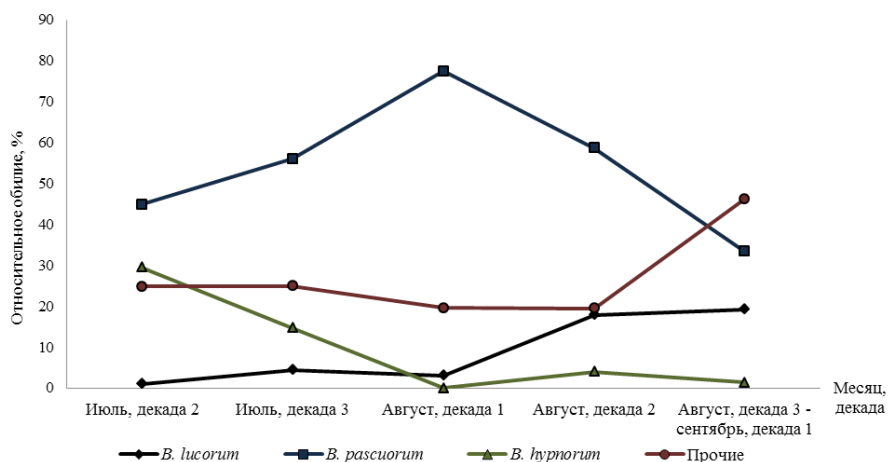


Рис. 1. Сезонная динамика относительного обилия различных видов шмелей на недотроге (участки 1–4) /

Fig. 1. Seasonal dynamics of relative abundance of different bumblebee species on *Impatiens glandulifera* (sections 1–4)
(on the ordinate axis – Relative abundance, %; on the abscissa axis – Month, decade)

Распределение разных видов *Bombus* по одновременно цветущим на территории города растениям во второй и третьей декадах июля хорошо объясняется предпочтением шмелями цветков, глубина венчика которых соответствует длине хоботка, что обеспечивает наиболее эффективную фуражировку. Так, на недотроге с её глубоким венчиком преобладали представители длиннохоботковых видов при доминировании *B. pascuorum*. Виды с хоботком средней длины уступали им по численности более чем в два раза. Доля особей видов с коротким хоботком составила немногим более 3% (рис. 2).

На сложноцветных – серпухе венценосной и лопухе войлочном – почти половину особей составили представители видов с хоботком средней длины. В подавляющем большинстве это были особи *B. hypnorum*. Довольно равномерно они распределились между недотрогой и рябинником (см. рис. 2) – растениями, цветки которых резко различаются по доступности нектара.

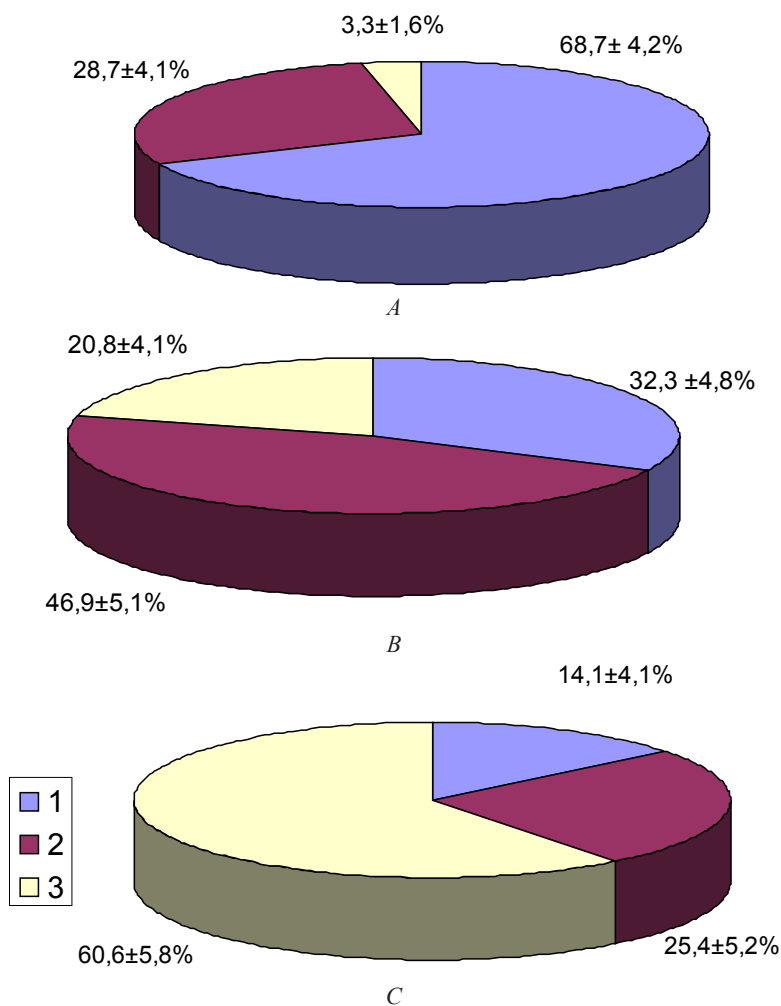


Рис. 2. Распределение групп шмелей, различающихся по длине хоботка (относительное обилие), по одновременно цветущим на городских территориях растениям во второй–третьей декадах июля /

Fig. 2. Distribution of bumblebee groups different proboscis length (relative abundance) according to simultaneously flowering plants on urban territories in the second and in the third decade of July:

- 1 – длиннохоботковые / long-tongued (*B. consobrinus*, *B. hortorum*, *B. distinguendus*, *B. humilis subbaicalensis*, *B. schrencki*, *B. pascuorum*);
 2 – среднехоботковые / middle-tongued (*B. hypnorum*, *B. sichelii*, *B. veteranus*, *B. pseudobaicalensis*, *B. subbaicalensis*); 3 – короткохоботковые / short-tongued (*B. lucorum*, *B. semenoviellus*);
 A – недотрога (*Impatiens glandulifera*);
 B – лопух и серпуха (*Arctium tomentosum*, *Serratula coronata*);
 C – рябинник (*Sorbaria sorbifolia*)

На рябиннике, нектар которого доступен многим насекомым, более половины сборов составили короткохоботковые шмели. В этой группе доминировал один вид – *B. lucorum*.

В течение всего периода посещения шмелями цветков недотроги доля особей длиннохоботковых видов составила $77,3 \pm 1,01\%$, а среднехоботковых и короткохоботковых – $14,7 \pm 1,57$ и $8,0 \pm 1,20\%$ соответственно. Как рабочие, так и репродуктивные особи шмелей, посещающие цветки недотроги ради нектара, участвуют в опылении растения, перенося пыльцу на дорсальной поверхности тела.

Исследование обножек фуражиров, отловленных на цветках недотроги, показало преобладание в них пыльцевых зерен данного кормового растения (79% и выше). В некоторых случаях обножки были полностью однородны, т.е. монофлорны (рис. 3).

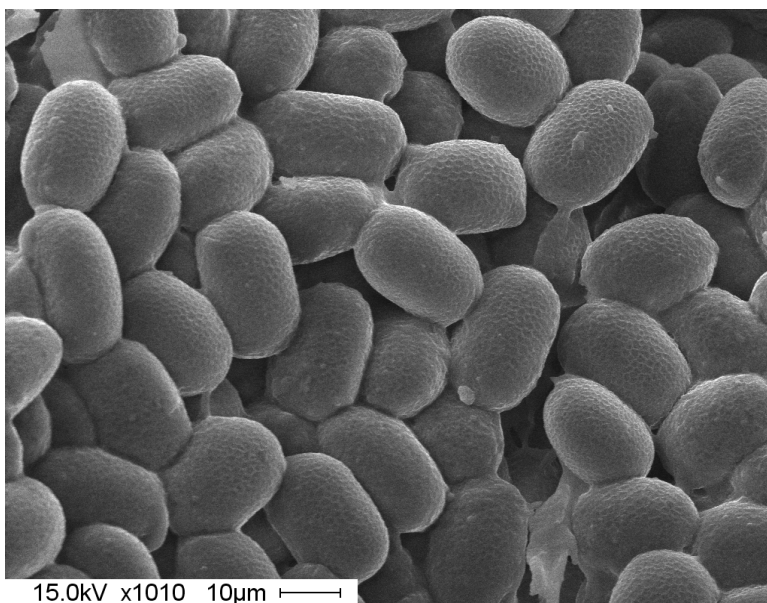


Рис. 3. Фрагмент обножки шмеля родственного, состоящей из пыльцевых зерен недотроги железконосной (участок 4, ул. Красноармейская). Фото А.А. Акинина

Fig. 3. Fragment of bumblebee pollen load, consisting of *Impatiens glandulifera* pollen grains (section 4, Krasnoarmeyskaya street). Photo A.A. Akinina

Доля пыльцы недотроги в пыльцевых обножках шмелей зависела от места сбора насекомых, а не от их видовой принадлежности. Так, в образцах обножек представителей массовых видов, собранных в зоне многоэтажной застройки, доля пыльцы недотроги оказалась наименьшей (рис. 4), хотя и здесь она весьма существенна (79–82%).

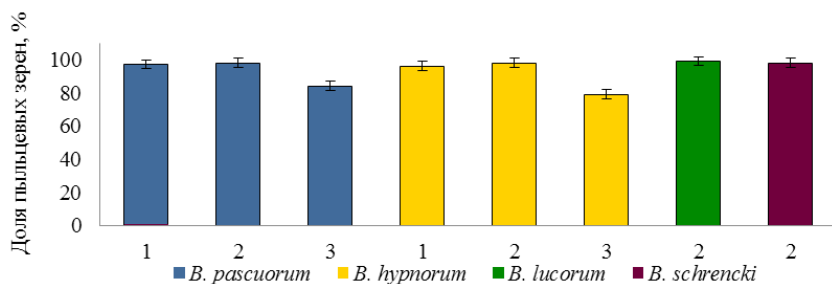


Рис. 4. Доля пыльцевых зерен недотроги железконосной в обножках массовых видов шмелей: 1 – Университетское озеро; 2 – ул. Красноармейская; 3 – ул. Вокзальная

Fig. 4. Percentage of *Impatiens glandulifera* pollen grains (% on the ordinate axis) in pollen loads of dominant bumblebee species: 1 – University lake; 2 – Krasnoarmeyskaya street; 3 – Vokzalnaya street

Таким образом, *I. glandulifera* на урбанизированной территории может рассматриваться как важное звено нектарно-пыльцевого конвейера, поддерживающего существование городских популяций шмелей. Особенно это касается, по-видимому, шмеля, родственного *Bombus consobrinus*, фуражирующего на цветах с длинными венчиками и отличающегося довольно поздним развитием колоний. Так, в 2012 г. собирающие пыльцу особи стали появляться на кормовых растениях только в третьей декаде июля в городе – на *I. glandulifera*, а в пригородных лесах на – обычном для этого вида *Aconitum septentrionale* Koelle (аконите северном). Цветущий до сентября аконит вьющийся (*Aconitum volubile* Pall. Ex. Koelle) обеспечивал в естественных условиях дальнейшее развитие колоний, питание молодых самок и самцов. В черте Томска шмель родственник зарегистрирован как посетитель *Impatiens glandulifera* на всех исследованных участках, включая район многоэтажной застройки; в обножках фуражиров преобладала пыльца недотроги. Шмель *B. consobrinus* характеризуется как вид естественных мест обитания, исчезающий при полной антропогенной трансформации коренных биотопов [23], поэтому процесс освоения им урбанизированных территорий заслуживает глубокого изучения, которое должно включать не только исследование трофических связей, но и почти не известных для данного вида мест и способа гнездования.

С точки зрения участия нативных видов растений и недотроги в конкуренции за опылителей, возможной в случае внедрения этого чужеродного вида в естественные фитоценозы, интерес для специальных исследований представляют растения, цветки которых имеют глубокий венчик и привлекают шмелей во второй половине лета. В частности, такими видами могут стать основные кормовые растения *B. consobrinus* – борец северный и борец вьющийся, привлекательные также для других длиннохоботковых видов – *B. hortorum*, *B. pascuorum* и *B. schrencki*.

Заключение

Недотрога железконосная (*Impatiens glandulifera*) на урбанизированной территории может рассматриваться как важное звено нектарно-пыльцевого конвейера, поддерживающего существование городских популяций шмелей. В парках и жилых кварталах в черте г. Томска на цветках недотроги железконосной отмечено 14 видов шмелей, в том числе три массовых, пять обычных и шесть редких на данной территории. Во второй половине лета – начале осени недотрога являлась важнейшим источником нектара для рабочих и репродуктивных особей длиннохоботковых видов шмелей. На цветках *I. glandulifera* доля особей шести видов таких шмелей составила 77,3%. В обножках рабочих особей шмелей различных видов, собранных на цветках недотроги, преобладали пыльцевые зерна этого же растения (79–100%).

В дальнейшем необходимо изучить эффективность опыления недотроги насекомыми, прежде всего массовым видом *Bombus pascuorum*, и оценить возможные последствия внедрения данного растения в естественные биотопы, а также продолжить исследования его роли в сохранении городских популяций шмелей.

Литература

1. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС. 2010. 512 с.
2. Миркин Б.М. Европейские шмели предпочитают гималайских красавиц // Вестник АН Республики Башкортостан, 2001. № 4. С. 86.
3. Lopezaraiza-Mikel M.E., Hayes R.B., Whalley M.R., Memmott J. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach // Ecology Letters. 2007. Vol. 10. P. 539–550.
4. Nienhuis C., Stout J. Effectiveness of native bumblebees as pollinators of the alien invasive plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae) in Ireland // Journal of Pollination Ecology. 2009. Vol. 1. P. 1–11.
5. Cawoy V., Jonard M., Mayer C., Jacquemart A.-L. Do abundance and proximity of the alien *Impatiens glandulifera* affect pollination and reproductive success of two sympatric co-flowering native species? // Journal of Pollination Ecology. 2012. Vol. 10. P. 130–139.
6. Chittka L., Schurkens S. Successful invasion of a floral market // Nature. 2001. № 411. P. 653.
7. Bartomeus I., Vilà M., Steffan-Dewenter I. Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. P. 440–450.
8. Stary P., Tkalcu B. Bumble-bees (Hym., Bombidae) associated with the expansive touch-me-not, *Impatiens glandulifera* in wetland biocorridors // Anz. Schadlingsk., Pflanzenschutz, Umweltschutz. 1998. Vol. 71, № 5. P. 85–87.
9. Schmitz G. Nutzung der Neophyten *Impatiens glandulifera* Royle und I // Parviflora D.C. durch phytophage Insekten im Raum Bonn. Entomol. Nachr. Und. Ber. 1991. Vol. 35, № 4. P. 260–264.
10. Коновалова И.Б. Опыт улучшения обеспеченности шмелей кормовыми ресурсами в условиях города // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке: материалы Международной научной конференции / под ред. В.Е. Кипяткова, Д.Л. Мусолина. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2011. 198 с.

11. Михайлова С.И., Конусова О.Л., Кривошеин Э.И. Биологические особенности и опылители *Impatiens glandulifera* Royle в условиях города Томска // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья : материалы IV Международной научной конференции / под ред. О.Г. Барановой, А.Н. Пузырева. Москва ; Ижевск : Институт компьютерных исследований, 2012. С. 143–145.
12. Пяк А.И., Мерзлякова И.Е. Сосудистые растения города Томска : учеб. пособие. Томск, 2000. 80 с.
13. Эбель А.Л. О распространении некоторых эуконофитов на юге Сибири // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ : материалы Международной научной конференции / под ред. В.С. Новикова и А.В. Щербакова. М., 2003. С. 128–130.
14. Еремеева Н.И. Влияние факторов городской среды на структуру населения шмелей // Сибирский экологический журнал. 2002. № 4. С. 441–448.
15. Колесниченко Л.Г., Конусова О.Л., Миловидов С.П. Экологические проблемы Томска и пути их решения // Экологический мониторинг. Состояние окружающей среды Томской области в 2006 году. Томск : Графика Пресс, 2007. С. 98–107.
16. Сысолетина Л.Г. Фауна шмелей тайги Среднего Поволжья // Ученые записки Чувашского госпединститута. 1970. Вып. 31. С. 118–129.
17. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.
18. Адаховский Д.А. Изучение фауны, экологии и разнообразия шмелиных Удмуртии. Ижевск, 2007. 112 с.
19. Brian M.V. Social Insects, Ecology and Behavioural Biology. London : Chapman and Hall., 1983. 377 p.
20. Конусова О.Л., Гришина Е.М., Гришаев Л.В. Шмели Томской области : учеб. пособие. Томск : Изд-во Томского госуниверситета, 2008. 80 с.
21. Березин М.В., Бейко В.Б., Березина Н.В. Анализ структурных изменений населения шмелей (*Bombus*, *Apidae*) Московской области за последние 40 лет // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 212–221.
22. Feldmann R. Das Drusige Springkraut (*Impatiens glandulifera*) als Trachtpflanze für Hummeln // Natur und Heimat. 1995. Vol. 55, № 4. P. 97–101.
23. Конусова О.Л. Сведения по экологии и поведению шмеля родственного *Bombus consobrinus* (Dachlbom, 1832) (Hymenoptera, Apidae) из окрестностей города Томска // Евразийский энтомологический журнал. 2010. Т. 9, вып. 3. С. 495–500.

Поступила в редакцию 05.09.2013 г.;
принята 19.04.2014 г.

Авторский коллектив:

Конусова Ольга Леонидовна – старший преподаватель кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск, Россия).
E-mail: insect@bio.tsu.ru

Михайлова Светлана Ивановна – канд. биол. наук, доцент кафедры агрономии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: mikhailova.si@yandex.ru

Прокопьев Алексей Сергеевич – канд. биол. наук, зав. лаб. биоморфологии и цитогенетики редких и исчезающих растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: alexey@sibmail.com

Акинина Алёна Александровна – старший лаборант лаборатории биоморфологии и цитогенетики редких и исчезающих растений Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: miracle-sun@list.ru

Литвинов Андрей Александрович – студент кафедры зоологии беспозвоночных Биологического института Томского государственного университета (г. Томск).
E-mail: insect@bio.tsu.ru

*Olga L. Konusova¹, Svetlana I. Mikhailova², Alexey S. Prokopyev³,
Alyona A. Akinina³, Andrey A. Litvinov¹

¹ Department of Invertebrate Zoology, Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation. *E-mail: insect@bio.tsu.ru

² Department of Agronomy, Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.

³ Laboratory of Rare Plants Cytogenetics and Biomorphology, Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.

Bumblebees (Hymenoptera, Apidae) as visitors of *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae) in the city of Tomsk (Western Siberia, Russia)

Impatiens glandulifera Royle is now widely known as an aggressive alien species of Himalayan origin in the temperate regions of Europe, Asia, North America and New Zealand. Having high potential for habitat-forming, *Impatiens glandulifera* becomes an important element of urban flora. Thanks to abundant and prolonged flowering, high content of nectar and pollen in the flowers, *Impatiens glandulifera* is very attractive to honey bees and bumblebees. In the flora of Tomsk, *Impatiens glandulifera* began to spread actively from the 80-ies of the last century.

The given research is based on the material collected during the growing season in 2012. We studied the species composition and ecological characteristics of some complex bumblebees – *Impatiens glandulifera* visitors in parks and in built over areas of Tomsk (Western Siberia, Russia). In general, we collected 924 specimens of bumblebees, of which 515 from *Impatiens*. Species abundance classes were distinguished by their proportions in collections (Sysoletina LG) and according to a logarithmic five point scale (Pesenko YA). Bumblebee species are classified by their proboscis length according to Adakhovsky DA. For more detailed characteristics of bumblebee trophic interactions, we investigated the composition of pollen loads of workers collected on *Impatiens* flowers. We registered 14 species of bumblebees, including three dominant, five common and six rare species in the area. Visits of bumblebees on *Impatiens glandulifera* lasted from the middle of July (the beginning of the mass plant flowering) until the second decade of September. *Bombus pascuorum* (54.6%) and *B. hypnorum* (10.1%) dominated.

We showed that forest species of bumblebees *Bombus consobrinus* and *B. schrencki* live on the territory of Tomsk and visit *Impatiens glandulifera* for pollen and nectar. In the second half of summer and early autumn, *impatiens* was an important source of nectar for workers and reproductive individuals of long-tongued species of bumblebees. On the flowers of *Impatiens glandulifera* the proportion of individuals of six species of long-tongued bumblebees was 77.3%. In the pollen loads of working individuals of different bumblebee species collected on *Impatiens glandulifera* flowers, pollen grains of the same plant prevailed (79-100%). In the future it is necessary to study the effectiveness of *Impatiens glandulifera* pollination by insects, especially dominant species *Bombus pascuorum*, and to assess a possible introduction of this plant in natural biotic communities, as well as a further research of its role in the preservation of the urban populations of bumblebees.

The article contains 2 tables, 4 figures, 23 ref.

Key words: *Impatiens glandulifera*; *Bombus*; urbanized area.

References

1. Vinogradova YK, Mayorov SR, Khorun LV. Chernaya kniga flory Sredney Rossii [The black data book of the flora of Middle Russia]. Moscow: GEOS; 2010. 512 c. In Russian
2. Mirkin BM. Evropeyskie shmeli predpochitayut gimalayskikh krasavits [European bumblebees prefer Himalayan beauties]. *Vestnik Akademii nauk Respubliki Bashkortostan – The Herald of the ASRB*. 2001;4:86. In Russian
3. Lopezaraiza-Mikel ME, Hayes RB, Whalley MR, Memmott J. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters*. 2007;10:539-550. doi: 098080980980980
4. Nienhuis C, Stout J. Effectiveness of native bumblebees as pollinators of the alien invasive plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae) in Ireland. *Journal of Pollination Ecology*. 2009;1:1-11.
5. Cawoy V, Jonard M, Mayer C, Jacquemart A.-L. Do abundance and proximity of the alien *Impatiens glandulifera* affect pollination and reproductive success of two sympatric co-flowering native species? *Journal of Pollination Ecology*. 2012;10:130-139.
6. Chittka L, Schurkens S. Successful invasion of a floral market. *Nature*. 2001;411:653. doi:10.1038/35079676
7. Bartomeus I, Vilà M, Steffan-Dewenter I. Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape structure on native plant pollination. *Journal of Ecology*. 2010;98:440-450.
8. Sary P, Tkalcu B. Bumble-bees (Hym., Bombidae) associated with the expansive touch-me-not, *Impatiens glandulifera* in wetland biocorridors. *Anz. Schadlingsk., Pflanzenschutz, Umweltschutz*. 1998;71(5):85-87. doi: 10.1007/BF02770639
9. Schmitz G. Nutzung der Neophyten *Impatiens glandulifera* Royle und *I. parviflora* D. C. durch phytophage Insekten im Raum Bonn. *Entomol. Nachr. Ber.* 1991;35(4):260-264.
10. Konovalova IB. Experience of improving the availability of feed resources for bumblebees in the urban environment. Kipyatkov VE, Musolin DL, editors. Proceedings of International Scientific Conference *Fundamental problems of Entomology in the XXI century*. St. Petersburg: St.Petersburg University Publishing House; 2011. p. 198. In Russian
11. Mikhailova SI, Konusova OL, Krivoshein EI. Biological peculiarities and pollinators of *Impatiens glandulifera* Royle in Tomsk. Proceedings of the IV International Scientific Conference *Problems of Studying Adventive and Synanthropic Flora of Russia and the CIS Countries*. Baranova OG and Puzyrev AN, editors. Moscow-Izhevsk: Institute of computer sciences; 2012. p. 143-145. In Russian
12. Pyak AI, Merzlyakova IE. Sosudistye rasteniya goroda Tomsk [Vascular plants of Tomsk: Study guide]. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 2000. 80 p. In Russian
13. Ebel AL. O rasprostraneni nekotorykh eukenofov na yuge Sibiri [On distribution of some eukenofov on the south of Siberia]. In: *Problemy izucheniya adventivnoy i sinantropnoy flory v regionakh SNG* [Proceedings of International Scientific Conference *Problems of Studying Adventive and Synanthropic Flora in the CIS regions*]. Novikov VS and Shcherbakov AV, editors. Moscow. 2003. p. 128-130. In Russian
14. Eremeeva NI. Influence of urban factors on the bumblebee population structure. *Siberian Journal of Ecology*. 2002;4:441-448. In Russian
15. Kolisnichenko LG, Konusova OL, Milovidov SP. Ekologicheskie problemy Tomsk i puti ikh resheniya [Ecological problems of Tomsk and ways of solutions]. *Ekologicheskiy monitoring. Sostoyaniye okruzhayushchey sredy Tomskoy oblasti v 2006 godu* [In: *Environmental monitoring. The state of the environment of Tomsk oblast in 2006*]. Tomsk: Grafika Press; 2007. p. 98-107. In Russian
16. Sysoletina LG. Fauna shmeley taygi Srednego Povolzh'ya [The bumblebee fauna of the taiga in the Middle Volga basin]. *Uchenye zapiski Chuvashskogo gospedinstituta – Proceedings of Chuvash State Pedagogical University*. 1970. Iss. XXXI. p. 118-129. In Russian

17. Pesenko YA. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies]. Moscow: Nauka; 1982. 287 p. In Russian
18. Adakhovsky DA. Izuchenie fauny, ekologii i raznoobraziya shmelynykh Udmurtii [Study of fauna, ecology and diversity of bumblebees of Udmurtia]. Izhevsk: Udmurtskiy gos. un-t; 2007. 112 p. In Russian
19. Brian MV. Social Insects, Ecology and Behavioural Biology. London: Chapman and Hall; 1983. 377 p.
20. Konusova OL, Grishina EM, Grishaev LV. Shmeli Tomskoy oblasti [Bumblebees of Tomsk oblast: Study guide]. Tomsk: Tomsk State University Publishing House; 2008. 80 p. In Russian
21. Berezin MV, Beiko VB, Berezina NV. Analysis of structural changes in the bumblebee (*Bombus*, Apidae) population of Moscow oblast over the last 40 years. *Zoologicheskii zhurnal – The Russian Journal of Zoology*. 1996;75(2):212-221. In Russian
22. Feldmann R. Das Drusige Springkraut (*Impatiens glandulifera*) als Trachtpflanze für Hummeln. *Natur und Heimat*. 1995;55(4):97-101.
23. Konusova OL. Data on the ecology and behaviour of *Bombus consobrinus* (Dachlbom, 1832) (Hymenoptera, Apidae) from vicinity of Tomsk. *Euroasian Entomological Journal*. 2010;9(3):495-500.

Received 5 September 2013;

Accepted 19 April 2014

УДК 598.2 (571.16)

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

Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Птицы юго-восточной части Васюганского болота (Томская область)

Орнитокомплексы Большого Васюганского болота представлены не менее чем 160 видами птиц, из них 20 видов занесены в Красную книгу России и Красную книгу Томской области. Система васюганских озёр обеспечивает отдых и сбор корма птицам, весной летящим через Барабинскую лесостепь на Нижнюю и Среднюю Обь, а осенью – в обратном направлении. Эти озера заслуживают статуса водно-болотных угодий международного значения, а Васюганский заказник – статуса территории Всемирного природного наследия.

Ключевые слова: население птиц; Васюганское болото; Томская область; Красная книга.

Введение

Болота Западной Сибири, занимая большую площадь, играют большую роль в поддержании гидрологического режима и в качестве резервуаров углерода [1]. В силу труднодоступности и небольшой степени антропогенной трансформации велико значение болот в сохранении биоразнообразия [2, 3]. Васюганское болото – одно из самых крупных болот в мире. Расположено в междуречье Оби и Иртыша, на территории Васюганской равнины, находящейся в пределах Томской, Новосибирской и Омской областей. Его площадь составляет 55 тыс. км² [4], протяжённость с запада на восток – 573 км, с севера на юг – 320 км [5]. Оно включает не только типичные болота, но и различные лесные массивы, акватории озёр и рек, а также другие местообитания птиц. Здесь берут начало многочисленные таёжные реки (Васюган, Чижапка, Бакчар, Андарма, Тетеренка, Кёнга, Парбиг и многие другие). Для сохранения и изучения функционирования Васюганского болота в пределах Томской области создан ландшафтный Васюганский заказник. Территориально он расположен в юго-западной части Томской области (Бакчарский район) на границе с Новосибирской областью, занимает площадь 5,1 тыс. км². На его территории преобладают верховые и переходные болота [4, 6]. В этой связи природный комплекс заказника можно рассматривать в качестве модельного для разноплановых исследований болотных экосистем Западной Сибири, в том числе сообществ птиц [7].

Материалы и методики исследований

Исследования проведены с целью инвентаризации животного мира Томской области и придания территории заказника международного статуса Всемирного природного наследия. В задачи работ входило выявление видового состава и численности птиц, обитающих на территории заказника, оценка весенней миграции птиц, летящих через Барабинскую лесостепь на Нижнюю и Среднюю Обь непосредственно через Васюганье, и характера пребывания птиц, внесенных в красные книги России и Томской области.

Летне-осеннее население птиц изучали в июне – июле и сентябре 2008 г. в бассейнах рек Тетеренка и Андарма. Пройдено 9 маршрутов общей протяженностью 160 км. Учёты проводили в летний период в окр. с. Кузнецовка (среднее течение р. Тетеренка) и в 20 км юго-западнее нежилого пос. Андарма (среднее течение р. Андарма); в осенний период – в окр. нежилой дер. Пироговка (верхнее течение р. Андарма). Маршруты охватывали пять основных местообитаний: смешанные леса близ рек (полидоминантные лесные сообщества: ель, кедр, сосна, береза, осина), темнохвойные леса, осиново-березовые (мелколиственные) леса, залежи разной степени зарастания и сосновые рямы.

Работы по изучению биоразнообразия Васюганских болот продолжены весной 2009 г. Обследована озёрная система оз. Белое на границе Томской и Новосибирской областей, расположенная на достаточно удалённом расстоянии от всех населённых пунктов. Уникальность системы оз. Белое состоит в том, что это единственная значительная акватория на обширном пространстве сравнительно монотонных болотных комплексов с мелкими дистрофными водоёмами, не обладающими достаточной кормовой базой для водоплавающих птиц. Систему оз. Белое образуют три водоёма, из которых два имеют более километра в диаметре, а третий значительно уступает им в размерах. Расстояние между озёрами составляет от нескольких сот метров до километра. Расположены эти озёра на значительном удалении от крупных лесных массивов среди водораздельных мезотрофных и олиготрофных болот, где преобладают низкорослые рямы и открытые участки. Непосредственно около озёр имеются славодренированные участки суши шириной от 25 до 50 м, где расположены рослые (10–15 м) сосновые насаждения с примесью берёзы и изредка кедра. Травостой почти отсутствует. Кустарниковый ярус представлен багульником, подбелом и кассандрой. Восточный берег озера ровный, а западный изрезан обширными бухтами и заливами. Болотные комплексы нередко подходят к самому урезу воды без образования каких-либо (хотя бы слабо дренированных) участков. В западной и южной части озера расположены истоки нескольких ручьёв, вытекающих непосредственно из озера.

Труднопроходимая в весенний период местность определила способы исследовательских работ: маршруты от озера к озеру, вдоль озер по дре-

нированными участкам, на стационарном наблюдательном пункте на берегу озера и периодические объезды акватории на резиновом катамаране с мотором. Подсчет птиц на наблюдательном пункте вели утром начиная с 5 ч 30 мин (по три часа), днём с 13 до 15 ч и вечером с 19 до 22 ч. Всего пройдено 8 маршрутов, как пеших, так и на лодке, общей протяженностью около 70 км. Около оз. Белое выделено три основных местообитания: 1 – прибрежная, наиболее дренированная зона, поросшая сосняком высотой около 10 м с примесью лиственных пород и кедра; 2 – верховые болота с низкой рямовой сосной и мочажинами; 3 – акватории озёр.

Методика учета птиц на ключевых участках заключалась в регистрации обнаруженных птиц с определением расстояния до учетчика и дальнейшим пересчетом на площадь. Доминантами по обилию считали те виды, доля которых в сообществе составляет не менее 10%, лидирующими – виды, занимающие в данном варианте населения 1–5-е места, фоновыми – имеющие обилие не менее 1 особи/км² [8, 9].

Результаты исследований и обсуждение

За период работ на обследованной территории отмечено 157 видов птиц 16 отрядов. По данным литературы, на Большом Васюганском болоте и сопряженных с ним территориях в Томской области выявлено обитание ещё как минимум 17 видов: гуменник *Anser fabalis* (Latham, 1787), серая утка *Anas strepera* (Linnaeus, 1758), серый журавль *Grus grus* (Linnaeus, 1758), чёрный журавль *Grus monacha* (Temminck, 1835), поручейник *Tringa stagnatilis* (Bechstein, 1803), травник *Tringa aturata* (Linnaeus, 1758), гаршнеп *Limnocyptes minimus* (Brünnich, 1764), азиатский бекасовидный веретенник *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848), тонкоклювый кроншнеп *Numenius tenuirostris* (Vieillot, 1817), серебристая чайка *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763), белая сова *Nyctea scandiaca* (Linnaeus, 1758), ястребиная сова *Surnia ulula* (Linnaeus, 1758), сибирская мухоловка *Muscicapa sibirica* (J.F. Gmelin, 1789), обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris* (Linnaeus, 1758), серый сококопут *Lanius excubitor* (Linnaeus, 1758), обыкновенная чечётка *Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758), лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758) [10–15]. Таким образом, на территории Васюганского болота в пределах Томской области возможно пребывание около 180 видов птиц, что составляет почти 50% от всего списочного состава птиц Западной Сибири [16]. Около 90% птиц, встреченных на Васюганском болоте, здесь гнездятся, а остальные используют территорию при миграциях и зимовках.

На участке у пос. Кузнецовка за учётный период встречено 97 видов птиц 12 отрядов (табл. 1), при этом в смешанных лесах долины р. Тетеренка плотность населения птиц наиболее высока (537 особей/км²), как и их видовое богатство (64 вида) .

Таблица 1 / Table 1

Летнее население птиц бассейна р. Тетеренка (окрестности
пос. Кузнецовка Бакcharского района Томской области, 2008 г.) /

Summer bird communities of the Teterenka river basin (surroundings
of Kuznetsovka village, Bakcharsky district, Tomsk oblast, 2008)

Виды / Species	Смешанные леса / Mixed forests	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля / Overgrown fields	Низкорослый сосновый рям / Shrubby pine riam
Встречено видов / Species encountered	64	42	52	60	12
Плотность населения, особей/км ² / Population density, birds/km ²	536,8	406,9	465,4	287,9	53,0
Пухляк <i>Parus montanus</i> Baldenstein, 1827	198	122	85	12	5
Теньковка <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	36	42	23	2	1
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758	23	16	33	—	—
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas, 1764)	22	10	25	—	—
Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i> C.L. Brehm, 1831	20	10	25	—	—
Московка <i>Parus ater</i> Linnaeus, 1758	18	24	16	5	6
Ополовник <i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758)	16	10	20	8	6
Садовая горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758)	16	8	24	—	—
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	14	12	21	—	—
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i> (Linnaeus, 1758)	14	23	12	—	—
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758)	12	16	2	—	—
Поползень <i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	12	21	10	—	—
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i> Richmond, 1907	10	12	13	—	—
Садовая камышевка <i>Acrocephalus dumetorum</i> Blyth, 1849	10	8	24	26	—
Чечевица <i>Carpodacus erythrinus</i> (Pallas, 1770)	9	—	8	12	—
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i> (Pallas, 1776)	8	10	12	14	—
Большая горлица <i>Streptopelia orientalis</i> (Latham, 1790)	6	2	4	4	—
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i> (Temminck, 1840)	6	4	10	10	—
Певчий сверчок <i>Locustella certhiola</i> (Pallas, 1811)	6	—	—	12	—
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)	6	—	12	24	18
Садовая славка <i>Sylvia borin</i> (Boddaert, 1783)	5	—	14	18	—
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i> Linnaeus, 1758	5	2	6	8	0,1
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i> (Linnaeus, 1758)	5	12	10	0,5	—
Весничка <i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus, 1758)	5	—	18	22	—
Иволга <i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758)	5	2	12	3	—
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i> Linnaeus, 1758	5	12	—	—	—
Синий соловей <i>Luscinia cyane</i> (Pallas, 1776)	4	0,8	0,4	—	—
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i> Linnaeus, 1758	4	—	—	10	—

Продолжение табл. 1 / Table 1 (continued)

Виды / Species	Смешанные леса / Mixed forests	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля / Overgrown fields	Низкорослый сосновый раям / Shrubby pine riam
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i> (Linnaeus, 1758)	4	6	2	–	0,5
Свиристель <i>Bombycilla garrulus</i> (Linnaeus, 1758)	4	6	–	–	2
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus, 1758)	3	4	3	0,5	–
Черныш <i>Tringa ochropus</i> Linnaeus, 1758	3	–	–	4	–
Чирок-свиистунок <i>Anas crecca</i> Linnaeus, 1758	3	–	–	6	–
Белобровик <i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766	3	0,4	0,8	–	–
Рябинник <i>Turdus pilaris</i> Linnaeus, 1758	3	2	5	–	–
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i> Linnaeus, 1758	2	6	4	–	–
Коростель <i>Crex crex</i> (Linnaeus, 1758)	2	–	–	10	–
Обыкновенный погоныш <i>Porzana porzana</i> (Linnaeus, 1766)	1	–	–	4	–
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus, 1758)	1	–	–	3	–
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i> Tunstall, 1771	1	–	–	0,5	–
Сойка <i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	0,8	0,5	0,3	–	–
Щегол <i>Carduelis carduelis</i> (Linnaeus, 1758)	0,8	–	–	–	–
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus, 1758	0,8	–	–	2	–
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758	0,7	–	3	12	–
Зеленая пеночка <i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sundevall, 1837)	0,5	0,6	0,4	–	–
Корольковая пеночка <i>Phylloscopus proregulus</i> (Pallas, 1811)	0,5	0,5	–	–	–
Глухая кукушка <i>Cuculus (aturates) optatus</i> Gould, 1845	0,5	0,2	0,2	0,6	–
Пищуха <i>Certhia familiaris</i> Linnaeus, 1758	0,4	0,5	0,1	–	–
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)	0,3	–	–	–	–
Желтоголовый королек <i>Regulus regulus</i> (Linnaeus, 1758)	0,3	0,3	–	–	–
Лесной дупель <i>Gallinago megalis</i> Swinhoe, 1861	0,2	0,1	0,8	0,7	–
Бекас <i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	–	–	0,8	–
Таловка <i>Phylloscopus borealis</i> (Blasius, 1858)	0,1	–	0,1	–	–
Зарничка <i>Phylloscopus inornatus</i> (Blyth, 1842)	0,1	–	0,1	–	–
Зимородок <i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	–	–	–	–
Береговушка <i>Riparia riparia</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	–	–	0,2	–
Черный стриж <i>Apus apus</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	0,2	–	0,5	–
Овсянка-крошка <i>Ocyris pusillus</i> (Pallas, 1776)	0,1	–	–	0,3	–
Серая мухоловка <i>Muscicapa striata</i> (Pallas, 1764)	0,1	0,1	0,8	–	–
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	–	0,4	–	–
Перепелятник <i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus, 1758)	0,02	0,01	0,01	0,01	–
Канюк <i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758)	0,01	–	–	0,01	–
Серая ворона <i>Corvus (corone) cornix</i> Linnaeus, 1758	0,01	–	–	–	–
Ворон <i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758	0,01	0,01	0,01	0,04	–
Клентух <i>Columba oenas</i> Linnaeus, 1758	0,01	–	–	0,05	–
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,2	–	–	–
Седоголовый дятел <i>Picus canus</i> J.F. Gmelin, 1788	–	–	0,4	–	–
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus, 1758	–	0,1	0,4	–	–

Окончание табл. 1 / Table 1 (end)

Виды / Species	Смешанные леса / Mixed forests	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля / Overgrown fields	Низкорослый сосновый рям / Shrubby pine riam
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i> Linnaeus, 1758	–	0,4	0,2	–	–
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,02	0,01	–	–
Серая славка <i>Sylvia communis</i> Latham, 1787	–	–	0,5	8	–
Сибирский жулан <i>Lanius cristatus</i> Linnaeus, 1758	–	–	0,2	4	–
Обыкновенный жулан <i>Lanius collurio</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,8	–
Овсянка-дубровник <i>Ocyris aureolus</i> (Pallas, 1773)	–	–	–	0,4	–
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	6	–
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i> (Linnaeus, 1766)	–	–	–	2	–
Луговой чекан <i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	4	–
Белошапочная овсянка <i>Emberiza leucocephala</i> S.G. Gmelin, 1771	–	–	4	12	10
Чибис <i>Vanellus vanellus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	2	–
Перепел <i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	4	–
Полевой лунь <i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	–	–	–	0,05	–
Болотная сова <i>Asio flammeus</i> (Pontoppidan, 1763)	–	–	–	0,03	–
Ушастая сова <i>Asio otus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,5	0,8	–
Черный коршун <i>Milvus migrans</i> (Boddaert, 1783)	–	–	–	0,01	–
Бормотушка <i>Hippolais caligata</i> (M.N.K. Lichtenstein, 1823)	–	–	–	0,1	–
Варакушка <i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,1	–
Камышовая овсянка <i>Schoeniclus schoeniclus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,2	–
Шилохвость <i>Anas acuta</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,4	–
Широконоска <i>Anas clypeata</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,3	–
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	5	–
Связзь <i>Anas penelope</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,5	–
Обыкновенный осоед <i>Pernis apivorus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,02	–	–
Чеглок <i>Falco subbuteo</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,4	–
Вертишейка <i>Jynx torquilla</i> Linnaeus, 1758	–	–	0,2	–	–
Буря пеночка <i>Phylloscopus fuscatus</i> (Blyth, 1842)	–	–	–	0,1	–
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,5	0,8	0,4
Обыкновенный сверчок <i>Locustella naevia</i> (Boddaert, 1783)	–	–	–	0,2	–

Лидируют пухляк, теньковка и зяблик (37, 7 и 4% населения). Ярусное распределение птиц имеет типично лесной характер. Наибольшую долю (69%) в населении занимают дуплогнездники и кронники, на наземные и кустарниковые виды приходится около 10%. Кронники составляют 19 видов (16% состава), дуплогнездники уступают им по числу видов (11), но значительно превосходят по доле в населении (53%) (табл. 2). Наземные виды при высоком видовом богатстве (19) составляют всего 12% населения.

Население мелколиственных и темнохвойных лесов представлено меньшим суммарным обилием и видовым богатством птиц (соответственно 52 и 42 вида, 465 и 407 особей/км²). Дуплогнёздников и кронников здесь больше всего (доля их в сумме достигает 70%). На зарастающих залежах общая плотность населения ниже (288 особей/км²), чем в лесных местообитаниях, но видовое богатство достаточно высоко (60 видов). Лидируют садовая камышевка, лесной конек и весничка (9 и по 8%). Больше всего наземных видов – 40%, а кронников и кустарниковых видов – по 20%. На рьях отмечена наиболее низкая плотность населения (53 особи/км²) и всего 12 видов птиц. Лидируют лесной конёк, белошапочная овсянка, ополовник и пухляк (34, 19, 12 и 9%). Преобладают наземные виды, их участие достигает 59%.

Таблица 2 / Table 2

Характеристика летнего населения птиц бассейна р. Тетеренка /
Characteristics of summer bird communities of the Teterenka river basin

Показатель / Parameter	Смешанные леса / Mixed forests	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля / Overgrown fields	Низкорослый сосновый рям / Shrubby pine riam
Количество фоновых видов / Common species quantity	40	25	30	31	9
Встречено видов / Species encountered	64	42	52	60	12
Плотность населения, особей/км ² / Population density, birds/km ²	536,8	406,9	465,4	287,9	53,0
Кронники / Kronniks	19 (15,9)*	16 (20,4)	14 (15,9)	10 (17,8)	3 (16,3)
Дуплогнёздники / Cavity nesters	11 (52,6)	10 (48,7)	11 (38,9)	4 (6,1)	3 (24,5)
Кустарниковые виды / Shrub birds	6 (9,8)	4 (7,5)	7 (17,6)	8 (21,4)	–
Наземные виды / Land birds	19 (11,6)	10 (22,9)	18 (26,3)	24 (39,1)	5 (59,0)
Наземно-водные виды / Land and water birds	7 (2,08)	–	–	12 (12,6)	–
Гнездовые паразиты / Brood-parasites	2 (1,02)	2 (0,5)	2 (1,3)	2 (3,0)	1 (0,2)

* Число встреченных видов, абс., в скобках – доля в видовом составе населения, % /
Quantity of encountered species, abs., in brackets: share in species composition, %.

В районе р. Андармы в летний и осенний периоды зарегистрировано 129 видов птиц 15 отрядов: в летний сезон выявлено 116 видов, в осенний – 67.

Общая плотность летнего населения в смешанных лесах долины р. Андарма выше, чем в районе р. Тетеринки, и достигала 699 особей/км² (табл. 3). Доминировали пухляк и московка (29 и 10%). Ярусное распределение носило типично лесной характер: 24 вида (22%) кронников, 14 видов (51% населения) дуплогнёздников (табл. 4).

Таблица 3 / Table 3

Летнее население птиц бассейна р. Андарма, июнь–июль 2008 /

Summer bird communities of the Andarma river basin, June–July 2008

Вид / Species	Смешанные леса речной долины / Mixed forests of the river valley	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля / Overgrown fields
Встречено видов / Species encountered	78	42	54	86
Плотность населения, особей/км ² / Population density, birds/km ²	698,6	547,5	558,4	346,2
Пухляк <i>Parus montanus</i> Baldenstein, 1827	204	185	110	6
Московка <i>Parus ater</i> Linnaeus, 1758	73	65	54	10
Теньковка <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	36	30	24	8
Ополовник <i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758)	32	25	28	12
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758	30	21	36	–
Поползень <i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	25	31	18	0,5
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i> (Linnaeus, 1758)	22	20	8	0,6
Мухоловка-пеструшка <i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas, 1764)	20	12	26	0,4
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758)	18	22	6	–
Садовая горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758)	16	10	22	–
Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i> C.L. Brehm, 1831	16	20	28	–
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i> (Linnaeus, 1758)	16	18	10	–
Садовая камышевка <i>Acrocephalus dumetorum</i> Blyth, 1849	15	4	18	24
Весничка <i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus, 1758)	13	0,5	21	30
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i> Linnaeus, 1758	12	10	0,5	–
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i> (Linnaeus, 1758)	12	14	10	0,5
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	10	8	16	0,8
Большая горлица <i>Streptopelia orientalis</i> (Latham, 1790)	8	10	6	0,4
Певчий сверчок <i>Locustella certhiola</i> (Pallas, 1811)	8	–	–	12
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i> Richmond, 1907	7	10	13	21
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i> Linnaeus, 1758	7	–	–	12
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i> Linnaeus, 1758	7	–	–	10
Иволга <i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758)	6	0,5	8	2
Садовая славка <i>Sylvia borin</i> (Boddaert, 1783)	6	–	22	25
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i> (Pallas, 1776)	5	2	12	8
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)	4	0,5	8	21
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i> (Temminck, 1840)	4	8	10	2
Зеленая пеночка <i>Phylloscopus trochiloides</i> (Sundevall, 1837)	5	2	3	–
Чечевица <i>Carpodacus erythrurus</i> (Pallas, 1770)	5	–	6	12
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i> Linnaeus, 1758	4	6	2	–
Свиристель <i>Bombicilla garrulus</i> (Linnaeus, 1758)	4	3	0,5	0,3
Горная трясогузка <i>Motacilla cinerea</i> Tunstall, 1771	4	–	–	–
Рябинник <i>Turdus pilaris</i> Linnaeus, 1758	4	–	4	6
Вертишейка <i>Jynx torquilla</i> Linnaeus, 1758	4	–	2	–
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus, 1758	4	–	–	6
Серая мухоловка <i>Muscicapa striata</i> (Pallas, 1764)	3	–	–	4
Обыкновенная кукушка <i>Cuculus canorus</i> Linnaeus, 1758	3	0,5	4	8
Синий соловей <i>Luscinia cyane</i> (Pallas, 1776)	2	1	0,5	–

Продолжение табл. 3 / Table 3 (continued)

Вид / Species	Смешанные леса речной долины / Mixed forests of the river valley	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля / Overgrown fields
Сойка <i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	2	0,6	0,3	—
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758	2	—	4	6
Корольковая пеночка <i>Phylloscopus proregulus</i> (Pallas, 1811)	2	1	—	—
Щегол <i>Carduelis carduelis</i> (Linnaeus, 1758)	2	—	—	—
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus, 1758)	1	2	4	—
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus, 1758)	1	—	—	3
Черныш <i>Tringa ochropus</i> Linnaeus, 1758	1	—	—	6
Белоспинный дятел <i>Dendrocopos leucotos</i> (Bechstein, 1803)	1	—	2	—
Желна <i>Dryocopus martius</i> (Linnaeus, 1758)	0,9	0,5	0,8	0,1
Коростель <i>Crex crex</i> (Linnaeus, 1758)	0,8	—	0,4	6
Белобровик <i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766	0,7	—	—	—
Зарничка <i>Phylloscopus inornatus</i> (Blyth, 1842)	0,7	—	—	—
Таловка <i>Phylloscopus borealis</i> (Blasius, 1858)	0,6	—	—	—
Желтоголовый королек <i>Regulus regulus</i> (Linnaeus, 1758)	0,6	0,4	—	—
Серая славка <i>Sylvia communis</i> Latham, 1787	0,5	—	—	15
Обыкновенный козодой <i>Caprimulgus europaeus</i> Linnaeus, 1758	0,5	—	—	—
Глухая кукушка <i>Cuculus (aturates) optatus</i> Gould, 1845	0,5	0,2	0,3	0,6
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i> (Linnaeus, 1758)	0,5	—	0,4	—
Лесной дупель <i>Gallinago megala</i> Swinhoe, 1861	0,4	0,2	0,6	3
Большой улит <i>Tringa nebularia</i> (Gunnerus, 1767)	0,3	—	—	—
Обыкновенный погоныш <i>Porzana porzana</i> (Linnaeus, 1766)	0,3	—	—	0,5
Широконоска <i>Anas clypeata</i> Linnaeus, 1758	0,2	—	—	0,4
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i> (Linnaeus, 1758)	0,2	0,2	—	—
Сорока <i>Pica pica</i> (Linnaeus, 1758)	0,2	—	—	2
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus, 1758	0,1	2	4	—
Овсянка-реме́з <i>Ocyris rusticus</i> (Pallas, 1776)	0,1	0,6	0,2	—
Славка-черноголовка <i>Sylvia atricapilla</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	—	—	—
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	—	—	—
Зимородок <i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	—	—	—
Береговушка <i>Riparia riparia</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	—	—	0,4
Черный стри́ж <i>Apus apus</i> (Linnaeus, 1758)	0,09	—	—	0,02
Ястреб-перепелятник <i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus, 1758)	0,08	—	0,04	0,03
Ушастая сова <i>Asio otus</i> (Linnaeus, 1758)	0,08	—	—	2
Клинтух <i>Columba oenas</i> Linnaeus, 1758	0,06	—	0,01	0,08
Седой дятел <i>Picus canus</i> J.F. Gmelin, 1788	0,06	0,2	0,5	—
Канюк <i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758)	0,02	—	0,03	0,05
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i> (Linnaeus, 1758)	0,01	—	—	2
Чибис <i>Vanellus vanellus</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	3
Перепел <i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	6
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i> Linnaeus, 1758	—	0,4	0,1	—
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i> (Linnaeus, 1758)	—	0,2	—	—
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,2	0,5
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i> Linnaeus, 1758	—	—	—	8
Луговой чекан <i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	4

Окончание табл. 3 / Table 3 (end)

Вид / Species	Смешанные леса речной долины / Mixed forests of the river valley	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля / Overgrown fields
Черноголовый чекан <i>Saxicola torquata</i> (Linnaeus, 1766)	–	–	–	2
Сибирский жулан <i>Lanius cristatus</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	3
Белошапочная овсянка <i>Emberiza leucocephala</i> S.G. Gmelin, 1771	–	–	–	8
Дубровник <i>Ocyris aureolus</i> (Pallas, 1773)	–	–	–	0,4
Шилохвость <i>Anas acuta</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	5
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	8
Обыкновенный сверчок <i>Locustella naevia</i> (Boddaert, 1783)	–	–	–	0,3
Варакушка <i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,2
Бурая пеночка <i>Phylloscopus fuscatus</i> (Blyth, 1842)	–	–	–	0,1
Бормотушка <i>Hippolais caligata</i> (M.N.K. Lichtenstein, 1823)	–	–	–	0,1
Белохвостый песочник <i>Calidris temminckii</i> (Leisler, 1812)	–	–	–	0,3
Чеглок <i>Falco subbuteo</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	2
Обыкновенный осоед <i>Pernis apivorus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,01	0,01
Большой подорлик <i>Aquila clanga</i> Pallas, 1811	–	–	–	0,01
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,01	0,02	–
Бородатая неясыть <i>Strix nebulosa</i> Forster, 1772	–	–	–	0,03
Овсянка-крошка <i>Ocyris pusillus</i> (Pallas, 1776)	–	–	–	0,2
Камышевка-барсучок <i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,3
Гоголь <i>Bucephala clangula</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,2
Красношейная поганка <i>Podiceps auritus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,1
Большая выпь <i>Botaurus stellaris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,2
Болотная сова <i>Asio flammeus</i> (Pontoppidan, 1763)	–	–	–	0,1
Ворон <i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,01
Полевой лунь <i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	–	–	–	0,01
Сизая чайка <i>Larus canus</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,01
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicila</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,01
Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,01
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,01	0,01
Деревенская ласточка <i>Hirundo rustica</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,04
Обыкновенный жулан <i>Lanius collurio</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,1
Дербник <i>Falco columbarius</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,02
Пустельга <i>Falco tinnunculus</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,01
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,001
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,2

Летом в лесных местообитаниях отмечено наибольшее число видов – 79, из них 46 фоновых (см. табл. 4).

Осенью в данном местообитании встречено 65 видов птиц (22 фоновых), общая плотность населения составила 555 особей/км² (табл. 5). Доминировали пухляк (20), юрок (15), ополовник (15) и московка (13%).

В темнохвойных лесах летом встречено 42 вида птиц (25 фоновых). Общая плотность населения составила 548 особей/км² (см. табл. 3). Домини-

ровали пухляк и московка (34 и 12%). Ярусное распределение также носило типично лесной характер. В осенний период здесь отмечено 30 видов (19 фоновых). Общая плотность населения была несколько ниже, чем летом, и составила 471 особь/км² (табл. 6). Доминировали пухляк, юрок и овсянка-ремез (27, 11 и 14%). Как и летом, преобладали лесные виды (кронники и дуплогнёзники).

Таблица 4 / Table 4

**Характеристика летнего населения птиц долины р. Андарма /
Characteristics of summer bird communities of the Andarma river valley**

Показатель / Parameter	Смешанные леса речной долины / Mixed forests of the river valley	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля, залежи / Overgrown fields and fallow land
Количество фоновых видов / Quantity of common species	46	25	34	39
Встречено видов / Species encountered	79	42	54	86
Общая плотность населения / Total population density	699	548	558	346
Кронники / Kronniks	24 (21,6)*	14 (22,2)	17 (19,0)	21 (9,8)
Дуплогнёзники / Cavity nesters	14 (51,4)	10 (57,1)	13 (45,0)	10 (6,8)
Кустарниковые виды / Shrub birds	7 (7,8)	3 (6,9)	5 (15,0)	7 (18,7)
Наземные виды / Land birds	21 (15,0)	13 (13,7)	17 (20,2)	27 (47,5)
Наземно-водные виды / Land and water birds	11 (3,6)	—	—	18 (14,6)
Гнездовые паразиты / Brood-parasites	2 (0,6)	2 (0,1)	2 (0,8)	2 (2,6)
Синантропные, редко встречающиеся вне поселений виды / Synanthropic, rare species outside habitations	—	—	—	1 (0,01)

* Число встреченных видов, абс., в скобках — доля в видовом составе населения, % /
Quantity of encountered species, abs., in brackets: share in species composition, %.

В осиново-березовых лесах летом отмечено 54 вида (34 фоновых). Общая плотность населения составила 558 особей/км² (см. табл. 3). Доминировал пухляк (20%). Осенью в мелколиственных лесах было отмечено 27 видов (18 фоновых). Плотность населения составляла 279 особей/км² (табл. 6). Доминировали пухляк (30%), юрок (20%) и овсянка-ремез (13%). Достаточно высокой была доля участия московки (9%).

На залежах с прудами летом отмечено 86 видов (39 фоновых). Как и в аналогичных местообитаниях по р. Тетеринка, доминантов не было. В группу лидеров входили весничка (9%), садовая славка (7%), садовая камышевка (7%), лесной конёк и пятнистый сверчок (по 6%). Общая плотность населения составила 346 особей/км² (см. табл. 4). Осенью отмечено 46 видов (24 фо-

новых). Общая плотность населения составила 311 особей/км². Лидировали обыкновенная и белошапочная овсянки (по 15%), юрок (11%), камышовая овсянка (9%), белая трясогузка и рябинник (по 8%). Преобладали наземные виды (20) с долей в населении 48%. На ряхах осенью было встречено всего 16 видов птиц (8 фоновых). Плотность населения – 56 особей/км². Доминировали пухляк (32%), ополовник (21%), московка (14%) и юрок (11%). На всех участках доля в населении наземно-водных не превышает 5% (см. табл. 6).

Таблица 5 / Table 5

Осеннее население птиц бассейна р. Андарма, 2008 г. /
Autumn bird communities of the Andarma river basin, 2008

Вид / Species	Смешанные леса речной долины / Mixed forests of the river valley	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля, залежи / Overgrown fields and fallow land
Встречено видов / Species encountered	41	30	27	46
Плотность населения, особей/км ² / Population density, birds/km ²	555,1	470,8	278,5	311,4
Пухляк <i>Parus montanus</i> Baldenstein, 1827	112	125	85	12
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i> Linnaeus, 1758	85	64	56	34
Ополовник <i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758)	83	45	12	8
Московка <i>Parus ater</i> Linnaeus, 1758	74	40	24	–
Рябинник <i>Turdus pilaris</i> Linnaeus, 1758	34	28	12	25
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758	25	16	5	6
Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i> Jarocki, 1819	22	10	2	8
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i> (Linnaeus, 1758)	20	24	8	0,»
Кедровка <i>Nucifraga caryocatactes</i> (Linnaeus, 1758)	18	16	6	3
Поползень <i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	16	22	10	0,4
Овсянка-ремез <i>Ocyris rusticus</i> (Pallas, 1776)	14	52	36	6
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i> Linnaeus, 1758	13	–	–	25
Чирки (свистунок, трескунок) / <i>Anas crecca</i> , <i>Anas querquedula</i>	10	–	–	12
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus, 1758	6	–	–	8
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	4	8	3	0,1
Ушастая сова <i>Asio otus</i> (Linnaeus, 1758)	3	–	0,4	2
Сойка <i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	3	4	2	0,4
Теньковка <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	2	–	1	0,1
Желна <i>Dryocopus martius</i> (Linnaeus, 1758)	2	3	2	0,2
Седой дятел <i>Picus canus</i> J.F. Gmelin, 1788	2	1	6	0,3
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus, 1758	2	2	3	–
Белоспинный дятел <i>Dendrocopos leucotos</i> (Bechstein, 1803)	1	–	2	–
Пищуха <i>Certhia familiaris</i> Linnaeus, 1758	0,5	0,6	0,1	–
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus, 1758)	0,5	–	–	–
Большая синица <i>Parus major</i> Linnaeus, 1758	0,5	–	–	–

Окончание табл. 5 / Table 5 (end)

Вид / Species	Смешанные леса речной долины / Mixed forests of the river valley	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small-leaved forests	Зарастающие поля, залежи / Overgrown fields and fallow land
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i> (Linnaeus, 1758)	0,4	–	–	–
Садовая горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758)	0,3	0,1	–	–
Зарянка <i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)	0,3	–	–	–
Соловей-красношейка <i>Luscinia calliope</i> (Pallas, 1776)	0,3	–	–	–
Бородатая неясыть <i>Strix nebulosa</i> Forster, 1772	0,2	–	–	–
Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i> C.L. Brehm, 1831	0,2	0,4	–	–
Серая ворона <i>Corvus (corone) cornix</i> Linnaeus, 1758	0,2	–	–	–
Широконоска <i>Anas clypeata</i> Linnaeus, 1758	0,2	–	–	–
Деряба <i>Turdus viscivorus</i> Linnaeus, 1758	0,1	0,1	0,1	–
Мохноногий сыч <i>Aegolius funereus</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	–	–	–
Чеглок <i>Falco subbuteo</i> Linnaeus, 1758	0,1	–	–	3
Перепелятник <i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	0,01	0,01	0,01
Канюк <i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758)	0,04	–	–	0,03
Ворон <i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758	0,03	0,01	0,01	0,02
Скопа <i>Pandion haliaetus</i> (Linnaeus, 1758)	0,03	–	–	–
Снегирь <i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758)	–	4	–	–
Воробьиный сычик <i>Glaucidium passerinum</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,1	–	–
Кукша <i>Perisoreus infaustus</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,2	–	–
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i> Linnaeus, 1758	–	3	0,5	0,4
Трехпалый дятел <i>Picoides tridactylus</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,1	–	–
Белобровик <i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766	–	0,1	–	–
Пятнистый сверчок <i>Locustella lanceolata</i> (Temminck, 1840)	–	–	0,1	0,2
Большая горлица <i>Streptopelia orientalis</i> (Latham, 1790)	–	0,02	0,04	0,03
Овсянки (обыкновенная и белошапочная) / <i>Emberiza citrinella</i> , <i>Emberiza leucocephala</i>	–	–	–	48
Камышовая овсянка <i>Schoeniclus schoeniclus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	29
Краснозобый конек <i>Anthus cervinus</i> (Pallas, 1811)	–	–	–	15
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	18
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	11
Овсянка-крошка <i>Ocyris pusillus</i> (Pallas, 1776)	–	–	–	12
Полярная овсянка <i>Schoeniclus pallasi</i> (Cabanis, 1851)	–	–	–	8
Сорока <i>Pica pica</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	3
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i> Richmond, 1907	–	–	–	2
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	2
Певчий сверчок <i>Locustella certhiola</i> (Pallas, 1811)	–	–	–	8
Черныш <i>Tringa ochropus</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,1
Желтая трясогузка <i>Motacilla flava</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	0,1
Варакушка <i>Luscinia svecica</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,1
Луговой чекан <i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,2
Обыкновенная каменка <i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0,1
Полевой дунь <i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	–	–	–	0,04

Таблица 6 / Table 6

Характеристика осеннего населения птиц долины р. Андарма, сентябрь 2008 г. /

Characteristics of autumn bird communities of the Andarma river valley,
September 2008

Показатель / Parameter	Смешанные леса речных долин / Mixed forests of the river valley	Темнохвойные леса / Dark coniferous forests	Мелколиственные леса / Small- leaved forests	Зарастающие поля, залежи / Overgrown fields and fallow land	Рямы / Riams
Видовое разнообразие / Species diversity	41	30	27	46	10
Количество фоновых видов / Quantity of common species	22	19	18	24	8
Общая плотность населения / Total population density	555	471	279	311	56
Кронники / Kronniks	17 (38,3)*	14 (36,2)	13 (35,0)	16 (29,0)	6 (36,2)
Дуплогнездники / Cavity nesters	12 (49,5)	10 (46,5)	8 (48,0)	5 (4,2)	5 (47,5)
Кустарниковые виды / Shrub birds	1 (0,04)	2 (0,12)	—	—	—
Наземные виды / Land birds	7 (9,3)	4 (17,2)	6 (17,0)	20 (48,5)	5 (16,3)
Наземно-водные виды / Land and water birds	4 (2,9)	—	—	5 (18,3)	—

* Число видов, абс.; в скобках — доля в видовом составе населения, % / Quantity of encountered species, abs., in brackets: share in species composition, %.

На сравнительно небольшом участке однообразной территории системы оз. Белое за короткий весенний период зарегистрировано 96 видов птиц (табл. 7), что показывает, насколько важна эта система озёр для мигрирующих птиц. С водной средой связано 42% всех отмеченных видов, на долю лесных угодий приходится 29% видового состава, полукрытых пространств — 19%, открытых пространств — 8%, синантропных видов насчитывают 1% (табл. 8). Видовое разнообразие прибрежной территории, наиболее дренированной зоной озёрной системы, составило 44 вида (21 фоновый). Общая плотность в среднем за период наблюдений достигала 465 особей/км². Преобладали зяблик (29%), юрок (27%), большой пёстрый дятел (19%).

Население птиц верховых болот с низкой рямовой сосной и мочажинами представлено 21 видом (только 5 фоновых). Общая плотность в среднем составляла 72 особи / км². Доминировали лесной конёк (36%), белошапочная овсянка (25%), теньковка (17%) и пятнистый конёк (11%). На акватории оз. Белое зарегистрировано 40 видов птиц (17 фоновых). Общая плотность населения в среднем составила 393 особи/км². Преобладали представители отряда гусеобразных: свиязь (16%), чирок-трескунок (13%), чирок-свистунок и хохлатая чернеть (по 12%), шилохвость (11%).

Таблица 7 / Table 7

Весеннее население птиц района оз. Белое, Бакcharский район, май 2009 г. /

Spring bird communities of Lake Beloye, Bakcharsky district, May 2009

Вид / Species	Прибрежная, наиболее дренированная зона / Coastal, most drained zone	Верховые болота с низкой рямовой сосной и моچажинами / Oligotro- phic bogs with small riam pines and water hollows	Акватория оз. Белое / Lake Beloye space
Встречено видов всего/из них фоновых / Total of species encountered /among them common species	44/21	21/5	40/17
Плотность населения, особей/км ² / Population density, birds/km ²	465	72	393
Зяблик <i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758	136	—	—
Юрок <i>Fringilla montifringilla</i> Linnaeus, 1758	128	—	—
Большой пестрый дятел <i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	85	—	—
Пухляк <i>Parus montanus</i> Baldenstein, 1827	18	—	—
Серая ворона <i>Corvus (corone) cornix</i> Linnaeus, 1758	12	—	—
Теньковка <i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	12	12	—
Полевой воробей <i>Passer montanus</i> (Linnaeus, 1758)	10	—	—
Белая трясогузка <i>Motacilla alba</i> Linnaeus, 1758	8	0,2	—
Перевозчик <i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus, 1758)	8	—	—
Свиристель <i>Bombycilla garrulus</i> (Linnaeus, 1758)	6	—	—
Рябинник <i>Turdus pilaris</i> Linnaeus, 1758	6	—	—
Белошапочная овсянка <i>Emberiza leucocephala</i> S.G. Gmelin, 1771	6	18	—
Клест-еловик <i>Loxia curvirostra</i> Linnaeus, 1758	5	—	—
Пятнистый конек <i>Anthus hodgsoni</i> Richmond, 1907	4	8	—
Большая синица <i>Parus major</i> Linnaeus, 1758	4	—	—
Чернозобый дрозд <i>Turdus atrogularis</i> Jarocki, 1819	3	—	—
Славка-завирушка <i>Sylvia curruca</i> (Linnaeus, 1758)	2	—	—
Весничка <i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus, 1758)	2	—	—
Овсянка-ремез <i>Ocyris rusticus</i> (Pallas, 1776)	2	—	—
Белобровик <i>Turdus iliacus</i> Linnaeus, 1766	1	—	—
Камышовая овсянка <i>Schoeniclus schoeniclus</i> (Linnaeus, 1758)	1	—	—
Лесной конек <i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)	0,8	26	—
Садовая горихвостка <i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758)	0,8	—	—
Грач <i>Corvus frugilegus</i> Linnaeus, 1758	0,6	—	—
Синехвостка <i>Tarsiger cyanurus</i> (Pallas, 1773)	0,5	—	—
Полярная овсянка <i>Schoeniclus pallasi</i> (Cabanis, 1851)	0,5	—	—
Деряба <i>Turdus viscivorus</i> Linnaeus, 1758	0,5	—	—
Певчий дрозд <i>Turdus philomelos</i> C.L. Brehm, 1831	0,5	—	—
Седой дятел <i>Picus canus</i> J.F. Gmelin, 1788	0,4	—	—
Деревенская ласточка <i>Hirundo rustica</i> Linnaeus, 1758	0,3	—	—

Продолжение табл. 7 / Table 7 (continued)

Вид / Species	Прибрежная, наиболее дренированная зона / Coastal, most drained zone	Верховые болота с низкой рямовой сосной и моچажинами / Oligotro- phic bogs with small riam pines and water hollows	Акватория оз. Белое / Lake Beloye space
Малый пестрый дятел <i>Dendrocopos minor</i> (Linnaeus, 1758)	0,3	—	—
Белоспинный дятел <i>Dendrocopos leucotos</i> (Bechstein, 1803)	0,3	—	—
Ополовник <i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758)	0,1	—	—
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus, 1758	0,1	—	—
Желтоголовая трясогузка <i>Motacilla citreola</i> Pallas, 1776	0,1	—	—
Глухая кукушка <i>Cuculus (aturates) optatus</i> Gould, 1845	0,1	—	—
Поползень <i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	0,1	—	—
Бородатая неясыть <i>Strix nebulosa</i> Forster, 1772	0,1	—	—
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus, 1758)	0,05	—	—
Перепелятник <i>Accipiter nisus</i> (Linnaeus, 1758)	0,03	—	—
Филин <i>Bubo bubo</i> (Linnaeus, 1758)	0,02	—	—
Обыкновенный осоед <i>Pernis apivorus</i> (Linnaeus, 1758)	0,02	—	—
Ворон <i>Corvus corax</i> Linnaeus, 1758	0,01	0,001	—
Полевой лунь <i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	—	0,02	—
Канюк <i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758)	0,01	0,03	—
Чеглок <i>Falco subbuteo</i> Linnaeus, 1758	—	0,05	—
Белая куропатка <i>Lagopus lagopus</i> (Linnaeus, 1758)	—	0,03	—
Тетерев <i>Lyrurus tetrix</i> (Linnaeus, 1758)	—	5	—
Глухарь <i>Tetrao urogallus</i> Linnaeus, 1758	—	0,2	—
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i> (Linnaeus, 1758)	—	0,1	—
Перепел <i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758)	—	0,1	—
Коростель <i>Crex crex</i> (Linnaeus, 1758)	—	0,2	—
Большой кроншнеп <i>Numenius arquata</i> (Linnaeus, 1758)	—	0,2	0,01
Средний кроншнеп <i>Numenius phaeopus</i> (Linnaeus, 1758)	—	0,01	0,01
Краснозобый конёк <i>Anthus cervinus</i> (Pallas, 1811)	—	0,6	—
Луговой конек <i>Anthus pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	—	0,4	—
Обыкновенная овсянка <i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758	—	0,5	—
Урагус <i>Uragus sibiricus</i> (Pallas, 1773)	—	0,1	—
Луток <i>Mergellus albellus</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	4
Чернозобая гагара <i>Gavia arctica</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	6
Чомга <i>Podiceps cristatus</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	2
Большая выпь <i>Botaurus stellaris</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	2
Лебедь-кликун <i>Cygnus cygnus</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	2
Серый гусь <i>Anser anser</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	4
Кряква <i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus, 1758	—	—	25
Шилохвость <i>Anas acuta</i> Linnaeus, 1758	—	—	43
Свиязь <i>Anas penelope</i> Linnaeus, 1758	—	—	65
Широконоска <i>Anas clypeata</i> Linnaeus, 1758	—	—	2

Окончание табл. 7 / Table 7 (end)

Вид / Species	Прибрежная, наиболее дренированная зона / Coastal, most drained zone	Верховые болота с низкой рямовой сосной и мочажинами / Oligotrophic bogs with small riam pines and water hollows	Акватория оз. Белое / Lake Beloye space
Чирок-трескунок <i>Anas querquedula</i> Linnaeus, 1758	—	—	50
Чирок-свистунок <i>Anas crecca</i> Linnaeus, 1758	—	—	48
Красноголовый нырок <i>Aythya ferina</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	12
Хохлатая чернеть <i>Aythya fuligula</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	48
Морская чернеть <i>Aythya marila</i> (Linnaeus, 1761)	—	—	25
Гоголь <i>Vicperhala clangula</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	28
Большой крохаль <i>Mergus merganser</i> Linnaeus, 1758	—	—	24
Черный коршун <i>Milvus migrans</i> (Boddaert, 1783)	—	—	0,4
Скопа <i>Pandion haliaetus</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,01
Лысуха <i>Fulica atra</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,2
Тулес <i>Pluvialis squatarola</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,01
Золотая ржанка <i>Pluvialis apricaria</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,01
Чибис <i>Vanellus vanellus</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,02
Кулик-сорока <i>Haematopus ostralegus</i> Linnaeus, 1758	—	—	0,01
Черныш <i>Tringa ochropus</i> Linnaeus, 1758	—	—	0,2
Фифи <i>Tringa glareola</i> Linnaeus, 1758	—	—	0,2
Турухтан <i>Philomachus pugnax</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,2
Лесной дупель <i>Gallinago megala</i> Swinhoe, 1861	—	—	0,4
Бекас <i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,3
Большой веретенник <i>Limosa limosa</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,4
Большой улит <i>Tringa nebularia</i> (Gunnerus, 1767)	—	—	0,04
Речная крачка <i>Sterna hirundo</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,02
Озерная чайка <i>Larus ridibundus</i> Linnaeus, 1766	—	—	0,01
Сизая чайка <i>Larus canus</i> Linnaeus, 1758	—	—	0,3
Хохотунья <i>Larus cachinnans</i> Pallas, 1811	—	—	0,01
Зимородок <i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	0,02
Щеголь <i>Tringa erythropus</i> (Pallas, 1764)	—	—	0,01
Серая цапля <i>Ardea cinerea</i> Linnaeus, 1758	—	—	0,01

Таблица 8 / Table 8

Характеристика летнего населения птиц у оз. Белое, весна 2009 г. /

Characteristics of summer bird communities of Lake Beloye, spring 2009

Экологические группы по приуроченности / Ecological groups considering confinement	Количество видов / Quantity of species	Процентное соотношение / Percentage
Околоводные / Semi-aquatic	40	41,7
Мозаичные / Mosaic	19	19,8
Лесные / Forest	28	29,2
Открытые / Open	8	8,3
Синантропные / Synanthropic	1	1,0
Всего / Total	96	100

В районе системы оз. Белое интенсивность весеннего пролёта в ранние утренние часы составляла 50–100 птиц в час; вечером мигрантов почти не отмечено. Основная масса (85–90%) мигрантов приходилась на долю воробьиных, остальное составляли ржанкообразные и хищники (чёрный коршун, канюк, полевой лунь, скопа, обыкновенный осоед).

На территории Большого Васюганского болота (в пределах Томской области) установлено обитание 16 видов, или 37% от числа «краснокнижных» птиц Томской области: большая поганка, серая цапля, лебедь-кликун, серый гусь, обыкновенный осоед, скопа, орлан-белохвост, большой подорлик, дербник, кулик-сорока, большой и средний кроншнепы, большой веретенник, филин, бородастая неясыть, обыкновенный зимородок. Гнездование выявлено у 4 видов (большой кроншнеп, филин, бородастая неясыть, зимородок) и возможно для лебедя-кликуна, серого гуся, скопы, дербника и орлана-белохвоста. Остальные 7 видов отмечены на пролёте. Кроме того, вполне могут быть встречены серый сорокопут, чёрный аист, малый лебедь, тонкокловый кроншнеп. Впервые для Томской области на данной территории зарегистрирован залёт азиатского бекасовидного веретенника [3, 4].

Заключение

В пределах юго-восточной части Большого Васюганского болота на территории Томской области за сравнительно короткий срок наблюдений удалось выявить обитание 157 видов птиц, из которых около половины – водно-болотные. Около 90% птиц гнездятся, а остальные используют территорию при миграциях и зимовках. Максимальное видовое богатство зарегистрировано на облесенных участках у водоёмов, а минимальное – непосредственно на болотах (низкорослые рямы и мочажины). Численность птиц на указанных участках также различна: от 700 до 100 особей/км² соответственно. На изучаемой территории установлено пребывание 16 видов птиц и возможно обитание еще 5 видов, занесенных в Красную книгу Томской области, половина из которых включена в Красную книгу России.

Система оз. Белое – единственная акватория на значительной площади монотонных верховых болот, где могут останавливаться мигранты, пролетающие через Барабинскую лесостепь в бассейн Средней и Нижней Оби по кратчайшему пути весной, а осенью – в обратном направлении. Важно, что оз. Белое находится далеко от населённых пунктов и недоступно для людей в большую часть безморозного периода. Эта озёрная система обеспечивает отдых птицам, сбор корма во время сезонных миграций. Воспроизводственное значение этой территории менее значимо.

Таким образом, Большое Васюганское болото играет существенную роль в формировании населения водно-околоводных птиц и вполне заслуживает статуса водно-болотных угодий международного значения, а Васюганский заказник – территории Всемирного природного наследия ЮНЕСКО.

Литература

1. Kremenetski K.V., Velichko A.A., Borisova O.K., MacDonald G.M., Smith L.C., Frey K.E., Orlova L.A. Peatlands of the Western Siberian lowlands: current knowledge on zonation, carbon content and Late Quaternary history // *Quaternary Science Reviews*. 2003. Vol. 22. P. 703–723.
2. Kirpotin S. Foreword: Western Siberia special issue // *International Journal of Environmental Studies*. 2009. Vol. 66. Issue 4. P. 403–404.
3. Kirpotin S., Berezin A., Bazanov V., Polishchuk Y., Vorobiov S., Mironycheva-Tokoreva N., Kosykh N., Volkova I., Dupre B., Pokrovsky O., Kouraev A., Zakharova E., Shirokova L., Mognard N., Biancamaria S., Viers J., Kolmakova M. Western Siberia wetlands as indicator and regulator of climate change on the global scale // *International Journal of Environmental Studies*. 2009. Vol. 66. Issue 4. P. 409–421.
4. Березин А.Е., Базанов В.А., Скугарев А.А. Изучение болотных ландшафтов с использованием материалов дистанционного зондирования земли // *Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы : материалы IV Международной конференции, посвященной памяти Ю.А. Львова*. Томск : ТГУ, 2012. С. 21–24.
5. Инишева Л.И., Земцов А.А., Инишев Н.Г. Васюганское болото: изученность, структура, направления использования // *География и природные ресурсы*. 2002. № 2. С. 84–89.
6. Bazanov V.A., Berezin A.E., Savichev O.G., Skugarev A.A. The phytoindication method for mapping peatlands in the taiga zone of the West-Siberian Plain // *International Journal of Environmental Studies*. 2009. Vol. 66, Issue 4. P. 473–484.
7. Валуцкий В.И., Семенова Н.М., Кусковский В.С., Савкин В.М., Земцов В.А., Гурев С.П., Березин А.Е. О необходимости охраны Большого Васюганского болота на Обь-Иртышском водоразделе // *География и природные ресурсы*. Новосибирск, 2000. № 3. С. 32–38.
8. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае*. Новосибирск, 1967. С. 175–191.
9. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
10. Красная книга Томской области. 2-е изд., перераб. и доп. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2002. 402 с.
11. Красная книга Томской области. Томск : Печатная мануфактура, 2013. 504 с.
12. Москвитин С.С., Ананин А.А., Москвитина Н.С., Нехорошев О.Г. Роль позвоночных животных в продуктивности припоселковых кедровников и плодово-ягодных садов Томской области // *Пути рационального использования почвенных, растительных и животных ресурсов Сибири*. Томск, 1986. С. 189–191.
13. Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1976. 338 с.
14. Торопов К.В., Шор Е.Л. Птицы южной тайги Западной Сибири: 25 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2012. 636 с.
15. Шор Е.Л., Равкин Ю.С. Численность птиц южной тайги Западной Сибири в конце 60-х и начале 90-х гг. // *Фауна и экология животных Южного Зауралья и сопредельных территорий*. Екатеринбург ; Курган, 1995. С. 107–115.
16. Гынгазов А.Н., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск : Изд-во Томского ун-та, 1977. 350 с.

Поступила в редакцию 23.11.2013 г.; повторно 10.12.2013 г.;
принята 15.02.2014 г.

Авторский коллектив:

Миловидов Сергей Петрович – с.н.с. лаборатории зоологии наземных позвоночных научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

Нехорошев Олег Генрихович – н.с. лаборатории охраны природы научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск, Россия). E-mail: oleg@green.tsu.ru

Куранов Борис Дмитриевич – д-р биол. наук, зав. лабораторией зоологии наземных позвоночных научно-исследовательского института биологии и биофизики Томского государственного университета (г. Томск, Россия). E-mail: kuranov@seversk.tomsknet.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 2 (26). P. 108–128

Sergey P. Milovidov¹, *Oleg G. Nechoroshev², Boris D. Kuranov¹

¹*Laboratory of Vertebrates, Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.*

²*Laboratory of Enviroment, Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation.*

*E-mail: oleg@green.tsu.ru

Ornithocomplex of the South-Eastern part of the Vasyugan swamp (Tomsk Oblast, Russia)

One of the largest in the world, the Vasyugan Swamp System is situated at the interflow of the Ob' and Irtysh Rivers, on the territory of the Vasyugan Plain, lying within the borders of Tomsk, Novosibirsk and Omsk oblasts. The Vasyugan Swamp includes not only typical swamps, but also various types of forests, lakes and rivers, as well as other biotopes. The main objective of the research was to identify the species composition and quantity of the birds living on this territory, and also to assess the spring migration of the birds flying through the Vasyugan Plain as well as the features of the stay of birds, included on the Red List of Tomsk oblast.

The summer-autumnal communities of birds were studied in June-July and September, 2008 in the Teterenka River and the Andarma River basins. Generally, nine routes with a general extent of 160 km are covered. The routes passed five main habitats: mixed forests in the river valleys, dark-coniferous and small-leaved forests, overgrown fields with different forestation stage and bogs with pines. In the spring of 2009, the lake system of Beloye lake situated at the border of Tomsk and Novosibirsk oblasts was examined. In total, eight foot and boat routes with a general extent about 70 km on three types of biotopes were carried out: coastal, raised bogs and water areas of lakes. The system of Beloye lake is unique owing to the fact that it is the only water territory possessing sufficient food supply for the waterfowls on the vast area of rather monotonous swamp complexes. The main function of this system is to transit the lake, providing recreation for birds and collecting fodder for water-demanding species during seasonal migrations.

Generally, 157 bird species from 16 groups were found in the period of works on the territories under investigation. It makes about 50% from the list of the birds species occupying Western Siberia. The maximal species diversity was observed on overgrown field sites near water reservoirs, while the minimal – directly on swamp sites. The quantity of the birds on these sites also varies: from 700 to 100 exemplars

per square kilometer, respectively. The stay of 16 bird species is revealed on the studied territory, and five more bird species included on the Red List of Tomsk oblast (a half from which is also included on the Red List of Russia), probably, inhabit here. Thus, the Great Vasyugan swamp plays a significant role in forming coastal and water bird communities and deserves the status of wetlands of international importance.

The article contains 8 tables, 16 ref.

Key words: ornithocomplex; birds; the Vasyugan Swamp; Tomsk oblast; Red List.

References

1. Kremenetski KV, Velichko AA, Borisova OK, MacDonald GM, Smith LC, Frey KE, Orlova LA. Peatlands of the Western Siberian lowlands: current knowledge on zonation, carbon content and Late Quaternary history. *Quaternary Science Reviews*. 2003;22(5-7):703-723. doi: 10.1016/S0277-3791(02)00196-8.
2. Kirpotin S. Foreword: Western Siberia special issue. *International Journal of Environmental Studies*. 2009;66(4):403-404. doi:10.1080/00207230902913890.
3. Kirpotin S, Berezin A, Bazanov V, Polishchuk Y, Vorobiov S, Mironycheva-Tokoreva N, Kosykh N, Volkova I, Dupre B, Pokrovsky O, Kouraev A, Zakharova E, Shirokova L, Mognard N, Biancamaria S, Viers J, Kolmakova M. Western Siberia wetlands as indicator and regulator of climate change on the global scale. *International Journal of Environmental Studies*. 2009;66(4):409-421. doi: 10.1080/00207230902753056
4. Berezin AE, Bazanov VA, Skugarev AA. Izuchenie bolotnykh landshaftov s ispol'zovaniem materialov distantsionnogo zondirovaniya zemli [Study of wetland landscapes using remote sensing data]. Proceedings of the IV International Conference dedicated to the memory YuA Lvova *Biogeocenology and landscape ecology: Results and prospects*. Tomsk: Tomsk State University; 2012;21-24. In Russian
5. Inisheva LI, Zemzov AA, Inishev NG. Vasyuganskoe boloto: izuchennost', struktura, napravleniya ispol'zovaniya [Vasyugan swamp: study, structure and areas of application]. *Geografiya i prirodnye resursy* [In: *Geography and natural resources*]. 2002;2:84-89. In Russian
6. Bazanov VA, Berezin AE, Savichev OG, Skugarev AA. The phytoindication method for mapping peatlands in the taiga zone of the West-Siberian Plain. *International Journal of Environmental Studies*. 2009;66(4):473-484. doi: 10.1080/00207230903303729.
7. Valutski VI, Semoenova NM, Kuskowski VS, Savkin VM, Zemzov VA, Gureev SP, Berezin AE. O neobkhodimosti okhrany Bol'shogo Vasyuganskogo bolota na Ob'-Irtyskom vodorazdele [On the need to protect the Great Vasyugan swamp on the Ob'-Irtys watershed]. *Geografiya i prirodnye resursy* [Geography and natural resources]. 2000;3:32-38. In Russian
8. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [Method of describing forest landscape birds]. *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altai* [In: *Nature encephalitis outbreaks in the Altai*]. Novosibirsk: 1967. 175-191. In Russian
9. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations]. Novosibirsk: Nauka; 2008. 205 p. In Russian
10. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [The Red Book of Tomsk oblast]. Tomsk: Tomsk State University; 2002; 402 p. In Russian
11. Krasnaya kniga Tomskoy oblasti [The Red Book of Tomsk oblast]. Tomsk: Pechatnaya manufaktura; 2013; 504 p. In Russian
12. Moskvitin SS, Ananin AA, Moskvitina NS, Nechoroshev OG. Rol' pozvonochnykh zhiivotnykh v produktivnosti priposelkovykh kedrovnikov i plodovo-yagodnykh sadov Tom-

- skoy oblasti [The role of vertebrates in productivity of settlement Cedar Siberian forests and fruit-berry gardens of Tomsk oblast]. *Puti ratsional'nogo ispol'zovaniya pochvennykh, rastitel'nykh i zivotnykh resursov Sibiri* [In: *Rational use of soil, plant and animal resources of Siberia*]. Tomsk: 1986;189-191. In Russian
13. Ravkin YuS, Lukyanova I. Geografiya pozvonochnykh yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Geography of vertebrata of the southern taiga of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka; 1976. 338 p. In Russian
 14. Toropov KV, Shor EL. Ptitsy yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri: 25 let spustya [Birds of the southern taiga of Western Siberia: 25 years later]. Novosibirsk: Nauka-Center; 2012. 636 p. In Russian
 15. Shore EL, Ravkin YuS. The quantity of birds in the southern taiga of Western Siberia in the late 60's and early 90's. *Fauna i ekologiya zivotnykh Yuzhnogo Zaural'ya i sopredel'nykh territoriy* [In: *Fauna and ecology of animals of the southern TransUral region and adjacent territories*]. Yekaterinburg, Kurgan: 1995. 107-115. In Russian
 16. Gyngazov AM, Milovidov SP. Ornitofauna Zapadno-Sibirskoy ravniny [The avifauna of the West Siberian Plain]. Tomsk: Tomsk State University; 1977. 350 p. In Russian

Received 23 October 2013;

Revised 10 December, 2013;

Accepted 15 February, 2014

ЭКОЛОГИЯ

УДК 630*:582.475 (571.1)

С.А. Кривец, Э.М. Бисирова, Н.А. Чернова, Е.Н. Пац, И.А. Керчев

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск, Россия*

Комплексная характеристика биологического разнообразия кедровых лесов на южном пределе их распространения в Западной Сибири

Представлены результаты комплексной оценки биологического разнообразия в подтаёжных островных кедровых лесах на южной границе их ареала в Западной Сибири (Базойский лесной массив в пределах Томской области). Изучены состав, структурное и функциональное разнообразие облигатных компонентов лесных биоценозов (древостоя, подроста, подлеска, живого напочвенного покрова, ксилофильной микобиоты и энтомофауны). Дана общая характеристика растительного покрова сообществ, описана его дифференциация в различных местообитаниях. Определены основные параметры кедровых древостоев, включая их жизненное состояние в связи с возрастом насаждений и действием ослабляющих факторов. Установлено, что лучшее состояние свойственно разновозрастным кедровым древостоям с участием ели, худшее – чистым кедровым древостоям, поврежденным в ходе массового размножения сибирского шелкопряда. Выявлены особенности лесовозобновления на различных этапах лесообразовательного процесса (под пологом материнского древостоя, на вырубках и в культурах), показано снижение его сукцессионной сложности по сравнению с южно-таежными аналогами кедровых лесов. Установлены доминирующие виды дереворазрушающих грибов. Изучены видовой состав и численность подкорного населения насекомых-дендрофагов.

Ключевые слова: биологическое разнообразие; кедровые леса; южный предел распространения; Западная Сибирь.

Введение

Исследование биоразнообразия лесных экосистем – область науки, получившая в последние десятилетия интенсивное развитие во всем мире в связи с признанием роли лесов как наиболее эффективной системы, способной сдерживать негативные процессы в биосфере и обеспечить устойчивость среды обитания человека [1]. Сохранение биологического разнообразия в процессе использования лесных ресурсов признается в настоящее время необходимым условием устойчивого управления лесными экосистемами [2, 3].

В настоящее время все большее внимание привлекает эоцентрическая концепция биоразнообразия. Состояние биоразнообразия лесов становится параметром состояния надорганизменной системы, т.е. объектом экологического мониторинга [4, 5]. Результаты его оценки позволяют контролировать сохранность природного генетического потенциала и служат основой для разработки системы экологического менеджмента отдельных видов, природных комплексов и территорий целых регионов [6].

В системе биомониторинга лесных территорий особое место занимает локальный уровень, предметом которого являются элементарные единицы ценотического разнообразия лесов и их сочетаний, исходный для оценки биоразнообразия на всех более высоких уровнях пространственной иерархии (от субрегионального до федерального). Локальный уровень исследования лесов предусматривает наблюдение за уникальными и маргинальными лесными участками в рамках местностей и урочищ [7] и комплексный подход к изучению биоразнообразия с учетом ключевых групп растений и животных, определяющих состав и строение лесных экосистем [8].

Настоящая работа посвящена изучению одного из таких уникальных участков – Базойского лесного массива, самого крупного сохранившегося острова кедровых лесов на южном пределе их распространения на Западно-Сибирской равнине. Авторы не ставили перед собой задачи полного описания этой экосистемы и вполне разделяют мнение, что «учет и оценка разнообразия лесных сообществ остается до настоящего времени сложной и порой неразрешимой проблемой» [8. С. 35]. Это в полной мере относится к кедровым лесам – самым сложным и продуктивным лесным экосистемам. Можно привести лишь один пример исчерпывающей характеристики биоразнообразия сообществ, образуемых кедровыми соснами, – многолетнее исследование большой группой ученых экосистем сосны белокорой *Pinus albicaulis* Engelm., образующей границу древесной растительности в горах на западе Северной Америки [9].

Цель нашего исследования – комплексная оценка современного состояния кедровников на границе ареала на основе сопряженного изучения некоторых основных компонентов лесного биоразнообразия (древостоя, подраста, подлеска, живого напочвенного покрова, ксилотрофной микобиоты и энтомофауны), выявление его композиционных, структурных и функциональных особенностей, тенденций в динамике и трансформациях, обусловленных современными демулационно-дигрессионными явлениями.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в 2011–2012 гг. в окрестностях пос. Базой Кежевниковского района Томской области. Согласно природно-ресурсному районированию Томской области [10] эта территория входит в состав Кежевниковского природно-ресурсного района и расположена на границе под-

тайги (лиственно-лесная подзона) и лесостепи. В связи с высокой распаханностью земель естественная древесная растительность здесь представлена в основном березовыми редколесьями и осиновыми колками. Темнохвойные леса расположены изолированными участками.

Крайние географические координаты Базойского лесного массива в пределах Томской области: на севере – 55°46' N и 83°22' E, на юге – 55°42' N и 83°18' E, на востоке – 55°43' N и 83°22' E, на западе – 55°44' N и 83°18' E. Покрытая лесом площадь, по данным последнего лесоустройства (2006 г.), составляет 2 405,6 га. Насаждения с участием кедра сибирского в составе древостоев (собственно Базойский кедровник) занимают 2 039,9 га, в том числе с высокой его долей (9–10 единиц) – 204,9 га, с преобладанием кедра (5–8 единиц) – 1 154,2 га, с участием кедра 3–4 единицы – 211,8 га, до 2 единиц – 469 га. Площадь кедровых культур 31 га. Часть лесного массива, прилегающая к пос. Базой, имеет типичные черты припоселкового кедровника с признаками наиболее сильного антропогенного воздействия; более отдаленные части сохраняют таежный облик [11]. Базойский кедровник входит в составе кварталов 96–129 в Симанское урочище Симанского участкового лесничества Кожевниковского лесничества Томского управления лесами.

Нашими исследованиями были охвачены насаждения с доминированием кедра сибирского в 18 выделах 8 кварталов (табл. 1).

Таблица 1 / Table 1

Обследованные насаждения Базойского кедровника /
Examined stands of Bazoisky Siberian stone pine forest

№ квартала / Compartment number	98	101	102	106	109	115	119	126
№ выделов / Numbers of stratums	11	2, 3, 5, 7, 11, 14	9	17	6, 7	8	14	2, 10, 11, 12, 20

В связи с комплексным характером исследований для оценки лесного БР были использованы различные методы.

Основной объем работ выполнен на временных пробных площадях 2 типов (размерных и безразмерных). Размерные пробные площади прямоугольной конфигурации величиной 0,25 га закладывались в частях насаждений, глазомерно оцененных как наиболее однородные по всем таксационным показателям и условиям местообитания; на них проводился сплошной переучёт деревьев. На безразмерных пробных площадях по произвольной ходовой линии внутри выдела осуществляли переучёт не менее 100 деревьев основного полога.

Характеристики древостоев (породный состав, возраст, средний диаметр, средняя высота, бонитет, полнота, тип леса, представляющие собой различные элементы БР) определены с использованием стандартных методов глазомерно-измерительной таксации [12]. Типы возрастной структуры кедровников указаны по И.В. Семечкину [13].

При диагностике жизненного состояния (виталитета) взрослых деревьев применяли оценочную шкалу, включающую 5 категорий (I – здоровое дерево, II – ослабленное дерево, III – сильно ослабленное дерево, IV – отмирающее дерево, V – сухостойное дерево) [14–16]; в нашей модификации применительно к кедру сибирскому [17]. Для интегральной характеристики состояния древостоев рассчитывали процентное соотношение суммы квадратов площадей поперечного сечения стволов деревьев разных категорий состояния.

Определение видовой структуры, численности и морфометрических характеристик подроста (естественного возобновления) и культур проводили при сплошном перечёте на трансектах площадью 0,01–0,625 га. Всего было заложено 10 трансект в 9 выделах. Жизненное состояние молодых особей оценивали путем сравнения с заранее подобранными эталонами, т.е. наиболее развитыми и жизнеспособными экземплярами подроста в каждом исследованном сообществе. При оценке естественного и искусственного возобновления на трансектах учитывали характеристики кроны [18], наличие механических повреждений, поражение вредителями и болезнями, что позволило применить пятибалльную шкалу категорий жизненного состояния: I – здоровый подрост (морфотаксационные показатели составляют 100–91% от эталона); II – ослабленные молодые особи подроста (90–71%); III – сильно ослабленные (70–51%); IV – отмирающий подрост (50–31%); V – сухостой (менее 30% от размеров эталона).

На пробных площадях по стандартной методике [19] было сделано 29 полных геоботанических описаний. Для выявления таксономического состава и количественных характеристик ксилофильной микобиоты на пробных площадях и произвольных маршрутах по общепринятым методам [20] проводили сбор и количественный учет плодовых тел грибов. За единицу учёта принято плодовое тело или группа плодовых тел на единице субстрата (отдельное дерево или пень). Зараженность деревьев грибными патогенами определялась при их зондировании буром Пресслера на высоте 30–50 см и на высоте 1,3 м; проанализировано 216 деревьев. Видовая идентификация грибов подтверждена научным сотрудником НИИ биологии и биофизики при Томском государственном университете Н.Н. Кудашовой (Агафоновой).

Исследование ксилофильной энтомофауны проводили по общепринятой методике лесопатологических обследований в хвойных древостоях [21]. Анализу подвергали все заселенные стволовыми насекомыми деревья, обнаруженные на пробных площадях. Стоящие деревья осматривали в комлевой части, а буреломные и ветровальные – на всем протяжении длины ствола. Определение плотности поселения стволовых насекомых на поваленных модельных деревьях проводили на метровых палетках, заложенных в середине района поселения или каждой его трети. Проанализировано 9 модельных деревьев, из них 5 деревьев кедра сибирского и 4 – ели сибирской.

Результаты исследования и обсуждение

Состав и структура древесного яруса. Лесообразующими породами являются кедр сибирский, или сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica* Du Tour), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и береза повислая (*Betula pendula* Roth). Характерная особенность Базойского лесного массива – отсутствие в составе насаждений пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), третьей типичной породы сибирской тайги, что обусловлено неблагоприятными для нее эдафоклиматическими условиями на южной границе произрастания темнохвойных лесов в подтайге. Высокое участие ели в составе древостоя наблюдается в основном в сыроватых местообитаниях.

Основные характеристики древостоев на пробных площадях (пр. пл.) приведены в табл. 2.

Таблица 2 / Table 2

**Таксационная характеристика древостоев кедра сибирского
на пробных площадях в Базойском кедровнике /
Forest inventory characteristics of Siberian stone pine
stands on the plots near Bazoi settlement**

Номер пробной площади (квартал / выдел) / Number of plot (compartment / stratum)	Породный состав древостоя / Stand species composition	Возрастные поколения / Age generation	Средний возраст деревьев, лет / Mean age of trees, years	Средний диаметр ствола, см / Mean stem diameter, cm	Средняя высота дерева, м / Mean tree height, m	Полнота / Normality	Класс бонитета / Quality class	Тип леса / Forest type
98/11	10К		120,0±2,4*	41,1±1,1	21,0±0,4	0,5	II	рз-зм
109/6	7К3Е+Б		170,1±5,0	44,6±2,9	24,1±0,9	0,5	II	рз
102/9	10К		121,6±5,4	46,1±1,1	22,3±0,4	0,5	II	осч-рз
109/7	5К2К3Е+Б	I	195,0**	67,6±1,3	26,0±1,0	0,5	II	крпап-хв-мк
		II	121,0±4,0	43,0±1,3	23,5±1,3			крпап-хв-мк
115/8	6К2К1Е1Б	I	179,6±2,5	58,9±1,4	22,9±0,3	0,5	III	крпап-хв-мк
		II	92,0±4,2	31,1±1,4	19,0±0,4			крпап-хв-мк
119/14	7К3Е		218,0±8,2	51,3±1,4	24,5±1,1	0,4	III	закуст-тр-мох
126/10	9К1Е+Б		210,2±10,0	55,5±3,1	26,8±1,1	1,1	II	хв
126/2	8К2Е		245,3±25,1	76,2±2,5	27,8±1,3	0,4	II	крпап

Примечание / Note. К – *Pinus sibirica*, Е – *Picea obovata*, Б – *Betula pendula*; рз-зм – разнотравно-зеленомошный / Variiherbetum – Bryales; рз – разнотравный / Variiherbetum; осч-рз – осочково-разнотравный / Caricis – Variiherbetum; крпап-хв-мк – крупнопоротниково-хвощово-мелкотравный / Fernan – Equiseti – Parviherbetum; закуст-тр-мох – закусаренный травяно-моховой / Fruticis – Herbae – Bryales; хв – хвощовый / Equiseti; крпап – крупнопоротниковый / Fernan.

* Здесь и далее приведено среднearифметическое значение показателя ± стандартная ошибка средней / Here in after, arithmetic mean value of the parameter ± standard error of the mean.

** По данным лесоустройства 2006 г. / By the data of Forest Management 2006.

Доля кедра в составе насаждений на пробных площадях колеблется от 5 до 10 единиц. Наряду с абсолютно одновозрастными (пр. пл. 98/11, 102/9, 126/10) присутствуют одновозрастные (пр. пл. 126/2), относительно одновозрастные (пр. пл. 109/7) и разновозрастные (пр. пл. 115/8) древостои. Средний возраст кедра варьирует от 90 до 250 лет, определяя разнообразие морфометрических показателей деревьев. В целом по обследованным насаждениям производительность лесорастительных условий соответствует II и III классам бонитета, что указывает на довольно высокую степень богатства местообитаний. Древостои кедра характеризуются средней и низкой полнотой (0,4–0,5), что свойственно окультуренным припоселковым кедровникам с их антропогенным формированием путем вырубki сопутствующих пород. Из всех обследованных пробных площадей только одна (126/10) имеет полноту больше единицы, что связано с таежным типом строения данного участка леса.

Жизненное состояние кедровых древостоев обусловлено комплексом факторов, среди которых первостепенное значение имеют механические повреждения стволов при орехопромысле, гнилевые инфекции и вспышки размножения хвоегрызущих насекомых – сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetw. (Lepidoptera, Lasiocampidae) и рыжего соснового пилильщика *Neodiprion sertifer* Geoffr. (Hymenoptera, Diprionidae), которые наблюдались в Базойском кедровнике в 1990–1996 гг., в 2001 г. [22] и в 2007–2010 гг.

В ходе оценки древостоев кедра худшее их текущее жизненное состояние выявлено в чистых кедровниках на пробных площадях 98/11 и 102/9, где в период последней вспышки сибирского шелкопряда действовали наиболее интенсивные очаги размножения. Многократное объедание хвои гусеницами шелкопряда в 2007–2010 гг. привело к полной дефолиации крон и гибели древостоя на пробной площади 98/11 (рис. 1, а). Общий отпад составил 90,1%; немногочисленные жизнеспособные деревья (4,6%) сильно ослаблены.

До момента гибели древостоя на данном участке леса основными причинами ослабления деревьев были пораженность гнилевыми болезнями (30,3% деревьев) и механические повреждения стволов естественного и антропогенного происхождения. Так, обдиры обнаружены у 59% деревьев, причем у 26% – незаросшие, являющиеся воротами для проникновения дереворазрушающих грибов, из них лишь 3% – с повреждениями, не связанными с заготовкой ореха. Среди других механических повреждений выявлено наличие морозных трещин у 1% деревьев. На 5% деревьев отмечались попытки заселения шестизубчатым короедом *Ips sexdentatus* (Boern.), 3% деревьев отработаны большим черным хвойным усачом *Monochamus urussovi* (Fisch.).

Древостой кедра на пробной площади 102/9 также был поврежден в результате объедания хвои сибирским шелкопрядом в средней и сильной степени, однако насаждение на данном участке леса представлено преимущественно жизнеспособными деревьями I–III категории (82,3%), что обусловлено, видимо, меньшей численностью вредителя. Тем не менее общее состояние древостоя характеризуется как сильно ослабленное, в виталитетном

спектре преобладают деревья II категории состояния, отмирающих деревьев насчитывалось 13,7%, а общий отпад составил 4% (рис. 1, b). У 61% деревьев стволы были повреждены в результате околота во время сбора ореха, из них 20% имели незаросшие обдиры. Морозные трещины были отмечены у 2% деревьев. При зондировании выявлен довольно высокий уровень поражения фитопатогенными грибами – 33,3%. Более трети сухостойных деревьев (37,5%) отработаны большим черным хвойным усачом по общему типу, еще у 2% деревьев отмечены его поселения по местному типу.

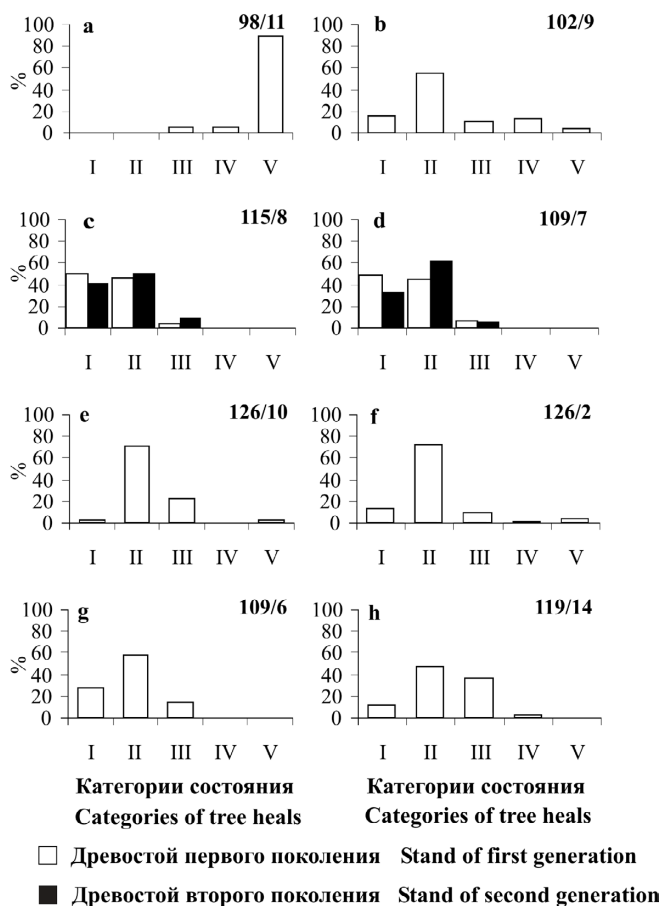


Рис. 1. Распределение деревьев кедр сибирского по категориям состояния на пробных площадях в Базойском кедровнике.

Категории состояния: I – здоровые деревья; II – ослабленные деревья;
III – сильно ослабленные деревья; IV – отмирающие деревья;
V – сухостойные деревья /

Fig. 1. Distribution of *P. sibirica* trees according to the categories of state on the sampling plots in Bazoisky Siberian stone pine forest
categories of state: I – healthy trees; II – weakened trees;
III – heavily weakened trees; IV – dying trees; V – dead-standing trees

Наилучшее состояние кедровых древостоев выявлено на пробных площадях 115/8 и 109/7, где представлено два возрастных поколения (см. табл. 2). На момент проведения исследований состояние кедровых насаждений здесь можно считать удовлетворительным: деревья первого и второго поколений представлены только жизнеспособными особями (рис. 1, *c, d*). На пробной площади 115/8 здоровые деревья в первом поколении составляют 50,1%, на долю II категории состояния приходится 46,3%, III категории – 3,6%. Второе поколение кедра находится в несколько худшем состоянии (41% здоровых деревьев), что, вероятно, явилось результатом конкурентного подавления со стороны более старых деревьев в прошлом. Та же тенденция прослеживается и в древостое на пробной площади 109/7, где максимум в виталитетном спектре приходится на I категорию состояния для деревьев первого поколения (49%) и II категорию – для деревьев второго поколения (62,3%). Среди особей первого поколения на обеих пробных площадях довольно высок уровень зараженности деревьев ксилотрофными грибами. На пробной площади 115/8 поражено болезнями 86,5% деревьев, на пробной площади 109/7 – 100%, что, однако, не во всех случаях отражалось на морфологических признаках кроны, являющихся основными при диагностике жизненного состояния дерева. Для второго поколения кедра также характерна высокая степень пораженности болезнями (47,1% на пробной площади 115/8 и 75% на пробной площади 109/7), тем не менее значения её ниже, чем у более старых деревьев. Среди механических повреждений самым распространенным видом являются обдиры; на пробной площади 115/8 данный вид повреждений отмечен у 43,1% деревьев I поколения и 40% деревьев II поколения. На пробной площади 109/7 деревья I поколения с обдирами составили 37,3%, из них 29,8% – с незаросшими ранами; у 3% деревьев отмечены обдиры корневых лап и у 11,9% – морозные трещины. Деревья второго поколения повреждены чуть меньше: 36,4% с обдирами ствола, из них 21,2% с незаросшими обдирами, 6,1% имели морозные трещины.

Спелые и перестойные насаждения кедра на пробных площадях 126/10, 126/02 по доле деревьев разных категорий состояния диагностируются как сильно ослабленные, насаждение на пробной площади 109/6 – как ослабленное (рис. 1, *e, f, g*). Им свойственна невысокая доля здоровых деревьев (от 3 до 27,8%); перспектива – дальнейшее ослабление (доля деревьев II категории – «ослабленные» – составляет 57,9–72,7%), что обусловлено естественными процессами старения. Во всех исследованных древостоях выявлены механические повреждения стволов: незаросшие обдиры (от 26,7 до 60,5% деревьев), морозные трещины (от 2,9 до 4,4%). Обдиры корневых лап обнаружены в среднем у 4,4% деревьев, а сломы вершин – у 3%. Широкое распространение имеют скрытые гнили. Так, в насаждении на пробной площади 109/6 68% всех зондированных деревьев поражены ксилотрофными грибами, на двух остальных участках уровень пораженности болезнями достиг 100%.

В древостоях на пробной площади 119/14 (рис. 1, *h*) преобладают жизнеспособные, но ослабленные особи (II категория – 47,4%, III – 37,4%). Деревья без признаков ослабления составили 12,1%. Отмирающих кедров насчитывалось 3,1%. Распределение деревьев по категориям жизненного состояния на пробной площади позволяет сделать вывод о сильном ослаблении древостоя, которое прежде всего обусловлено возрастным снижением жизнеспособности, а также заболоченностью местообитания. На 46,3% деревьев обнаружены вмятины и засмоленные раны от околота, заросшие обдиры различного происхождения, на 18,8% деревьев – незаросшие повреждения ствола. Морозные трещины зафиксированы у 1,3% деревьев.

Таким образом, все исследованные нами древостои кедра сибирского ослаблены в той или иной степени воздействием ряда неблагоприятных факторов. Наилучшее состояние выявлено в разновозрастных насаждениях с примесью других пород (ель, сосна, береза), худшее – в чистых кедровых массивах, поврежденных в результате массового размножения сибирского шелкопряда.

Подлесок и живой напочвенный покров. Основу растительного покрова Базойского кедровника формируют различные варианты разнотравного типа леса (пр. пл. 109/6): разнотравные, разнотравно-осочковые и папоротниково-разнотравные. Они занимают автоморфные местообитания и отличаются высоким обилием костяники (*Rubus saxatilis* L.), осочки большехвостой (*Carex macroura* Meinsh.), вейника тупоколоскового (*Calamagrostis obtusata* Trin.) и папоротника-орляка (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). Характерной особенностью этих растительных сообществ является присутствие в составе фитоценозов большого числа видов разнотравья, а также более или менее сильная закустаренность (10–30%) черемухой (*Padus avium* Mill.) и рябиной (*Sorbus sibirica* Hedl.).

По неглубоким транзитным понижениям доминировавшее в напочвенном покрове разнотравье уступает место страуснику обыкновенному (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.), что ведет к формированию крупнопапоротниковых сообществ (пр. пл. 126/2). По мере дальнейшего нарастания гидроморфности местообитаний кедровники через ряд переходных крупнопапоротниково-хвощово-мелкотравных сообществ (пр. пл. 115/8, 109/7) сменяются по сырым местам хвощовыми фитоценозами (пр. пл. 126/10) с доминированием хвоща лугового (*Equisetum pratense* Ehrh.).

Заболоченные варианты кедровых лесов развиваются в долине р. Кинда и представлены сильно закустаренными черной смородиной (*Ribes nigrum* L.) травяно-моховыми фитоценозами (пр. пл. 119/14), плавно переходящими в древесное пойменное болото – еловую кочкарно-осоковую согру.

Вспышка размножения сибирского шелкопряда в кедровых лесах автоморфных местообитаний привела к формированию разнотравно-зеленомошного напочвенного покрова (пр. пл. 98/11), в котором резко увеличилось обилие разнотравья, а на менее пострадавшем от вредителя участке – осоч-

ково-разнотравного фитоценоза (пр. пл. 102/9) с довольно большим участием осочки большехвостой.

В заложенных на месте старых вырубок лесных культурах (пр. пл. 101/11) развит осочково-папоротниковый напочвенный покров, в который, на фоне господствующего положения лесных растений, внедряются многочисленные луговые виды – тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leysser) Holub), звездчатка злаковая (*Stellaria graminea* L.) и др.

Характерные особенности Базойского кедровника как наиболее южного крупного массива, расположенного в подтайге, где зональны травяные типы леса, – высокое флористическое разнообразие растительных сообществ и формирование многовидового подлеска. Количество видов кустарников в кедровых лесах изменяется от 4 до 10 на площади 625 м² (25×25 м). В травяном покрове по градиенту увлажнения видовая насыщенность снижается с 49 видов в сухих разнотравных и разнотравно-осочковых сообществах до 32 в сырых хвощовых фитоценозах и резко (до 55 видов) увеличивается в закустаренных травяно-моховых кедровых лесах. В напочвенном моховом покрове наблюдается обратная картина – по мере усиления гидроморфизма местообитаний количество видов увеличивается с 1–2 в автоморфных до 10 в полугидроморфных и 15 в заболоченных лесах. В целом видовая насыщенность фитоценозов колеблется от 50 до 67 видов на 625 м². Максимальная видовая насыщенность (83 вида) характерна для заболоченных кедровников, где резко выраженный микрорельеф обуславливает участие в сложении фитоценозов как лесных, так и лесоболотных и болотных видов.

В ходе исследования в Базойском кедровнике обнаружены небольшие популяции башмачков крупноцветкового (*Cypripedium macranthum* Sw.) и известнякового (*C. calceolus* L.) – видов, занесенных в Красную Книгу России и Красную Книгу Томской области.

Лесовозобновление. По сравнению с южно-таёжными припоселковыми кедровниками Томской области [18] возобновление в Базойском кедровнике отличается наименьшей сукцессионной сложностью [23] с преобладанием двух пород – кедра и ели.

Основные характеристики молодого поколения хвойных, включая подрост и всходы, приведены в табл. 3.

При оценке численности и состояния молодых особей было выявлено неудовлетворительное лесовозобновление в чистых кедровниках на пробных площадях 98/11, 102/9, 115/8, 109/7, 126/2. Общее количество подроста средней высоты от 0,3 до 2,0 м и в возрасте от 5 до 28 лет обычно не превышает 1–1,5 тыс. шт./га, что затрудняет восстановление исходных насаждений. Сильное воздействие вспышки размножения сибирского шелкопряда на возобновление на пробной площади 98/11 привело к формированию правосторонних виталитетных спектров подроста (рис. 2, а) со смещением в сторону значительного увеличения сухостойных экземпляров (см. табл. 3).

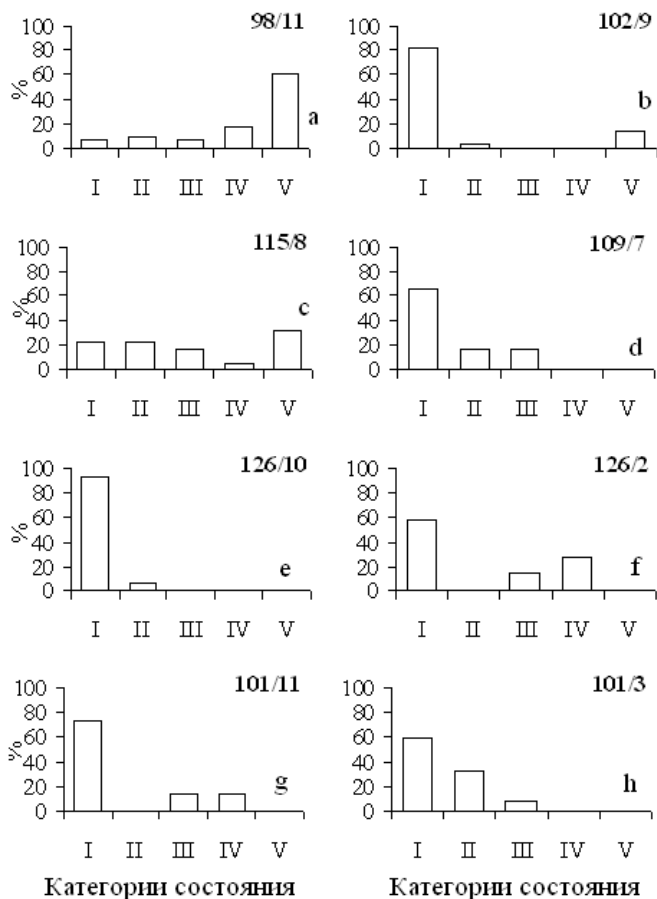
Таблица 3 / Table 3

Показатели лесовозобновления в Базойском кедровнике /
Reforestation parameters in Bazoisky Siberian stone pine forest

№ пробной площади / Number of plot	Состав подроста / Undergrowth composition	Кол-во подроста, тыс. шт./га / Undergrowth number, thousand specimens/ha	Средняя высота, м* / Mean height, m*	Лим возраста кедра, лет / <i>P. sibirica</i> trees age, lim, years	Сухостой, % / Dead-standing trees, %	Входы кедра, % / Seedlings of <i>P. sibirica</i> , %
98/11	9Е 1К	1,096	1,25±0,07	14–28	61	–
		0,134	1,60±0,27			
		Σ 1,23				
102/9	7К 3Е +Б +Ос	0,288	0,29±0,16	5–6	15	100
		0,096	1,15±0,31			
		0,016	1,60			
		0,016	4,00			
		Σ 0,416				
115/8	5К 4Е 1Б	0,192	1,60±0,42	13–25	33	–
		0,144	2,44±0,34			
		0,016	0,90			
		Σ 0,352				
109/7	7К 3Е	0,064	0,83±0,76	5–50	–	75
		0,032	4,50±0,50			
		Σ 0,096				
126/10	6Е 4К	4,737	0,51±0,05	6–25	–	8
		3,421	0,42±0,07			
		Σ 8,158				
109/6	5К 4Е 1Б	1,8	0,30±0,11	6–9	12	–
		1,2	1,33±0,39			
		0,4	1,95±0,05			
		Σ 3,4				
126/2	9Е 1К	0,096	1,68±0,49	26	28	–
		0,016	2,00			
		Σ 0,112				
101/11 культуры кедра / <i>P. sibirica</i> artificial stands	9К 1Е	0,176	1,96±0,30	10–20	–	–
		0,032	1,25			
		Σ 0,208				
101/11 смешанные (кедрово- сосновые) культуры / mixed <i>P. sibirica</i> and <i>P. sylvestris</i> artificial stands	4К 4Б 1С 1Ос	0,8	2,83±0,19	15–21	–	–
		0,9	4,61±0,55			
		0,2	1,85±0,05			
		0,2	2,30			
		Σ 2,1				
101/3 вырубка / felled area	9К 1Е	3,667	0,46±0,09	11–35	–	–

Примечание / Note. К – *Pinus sibirica*, Е – *Picea obovata*, Б – *Betula pendula*; С – *Pinus sylvestris*, Ос – *Populus tremula*.

За период последней вспышки размножения вредителя дефолиация подраста хвойных, как и древесного полога, достигала 100%. Вместе с тем уже в 2011 г. была выявлена положительная реакция подраста на прекращение действия деструктивного фактора – наблюдается восстановление ассимиляционного аппарата (живая хвоя текущего года).



Categories of undergrowth heals Categories of undergrowth heals

Рис. 2. Распределение хвойного подраста по категориям состояния в Базойском кедровнике на различных этапах лесообразовательного процесса: *a-f* – под пологом материнского древостоя; *g* – лесосукультурный этап; *h* – начало демутационной сукцессии после вырубki. Категории состояния: I – здоровый подрост; II – ослабленный подрост; III – сильно ослабленный подрост; IV – отмирающий подрост; V – сухостой /

Fig. 2. Distribution of coniferous undergrowth according to the categories of state Bazoisky Siberian stone pine forest at different stages of forest forming process: *a-f* – under the canopy of parent stand; *g* – silvicultural stage; *h* – beginning of demutational succession after cutting. Categories of state: I – healthy trees; II – weakened trees; III – heavily weakened trees; IV – dying trees; V – dead-standing trees

Возобновление в насаждении на пробной площади 102/9, слабее поврежденном сибирским шелкопрядом, состоит в абсолютном большинстве из жизнеспособных всходов кедра (возраст 5–6 лет, средняя высота 0,29 м). Погибших особей подроста хвойных здесь вчетверо меньше, чем в очаге массового размножения шелкопряда, и все они представлены елью (см. табл. 3).

В лучших по состоянию кедровниках с двумя возрастными поколениями (пр. пл. 115/8 и 109/7) естественное возобновление под пологом представлено отдельными экземплярами подроста кедра и ели, что вполне сходно с общей картиной естественного лесовосстановления в южной тайге [24]. В еловой субценопопуляции подроста, имеющего среднюю высоту 2,44 м, наблюдалось 33% сухостоя. Жизнеспособные всходы кедра составили 75% от общего количества.

В ослабленных спелых и перестойных насаждениях (пр. пл. 109/6, 126/2, 126/10) доминирует еловый подрост, находящийся на ювенильной (средняя высота 0,51 м) и имматурной (средняя высота от 1,33 до 1,68 м) стадиях онтогенеза; количество его достаточно для восстановления древостоев. Кедровый же подрост представлен в основном ювенильными особями и более взрослыми единичными экземплярами.

При таком соотношении и состоянии хвойного подроста в Базойском кедровнике можно ожидать, что в будущем при стихийном развитии насаждений кедр сменится елью. Поэтому интересно выяснить потенциал кедра при искусственном и естественном залесении мест выборочных санитарных рубок в древостоях, погибших от пожаров и хвоегрызущих вредителей. Для сохранения площади кедровых лесов в Симанском урочище с 1962 г. широко применяется лесокультурный метод восстановления путем единовременной посадки саженцев и, как правило, без дальнейшего ухода за ними. Как и в других кедровниках юга Томской области, здесь в чистых и смешанных культурах преобладает здоровый подрост кедра (рис. 2, г). Однако его количество недостаточно для восстановления материнских древостоев (см. табл. 3, пр. пл. 101/11), к тому же его составляют ювенильные особи с высоким уровнем естественного отпада и находящиеся под постоянным антропогенным воздействием (потрава скотом).

Начало демутационной сукцессии на вырубке (пр. пл. 101/3) характеризуется распределением жизнеспособного естественного возобновления хвойных по I–III категориям состояния (рис. 2, б) с преобладанием кедра и достаточным его количеством для дальнейшего восстановления древостоя (см. табл. 3).

Для поддержания кедровой формации на южной границе ареала необходимо содействие естественному возобновлению вырубок и расширение площади культур с надлежащим уходом за ними.

Ксилотрофная микобиота. Обнаруженные в Базойском кедровнике виды ксилотрофных макромицетов, растущие на кедре сибирском и использующие его как субстрат, относятся к разным экологическим группам, среди

которых доминируют сапротрофы, развивающиеся на валежной, сухостойной древесине, на отмерших участках живых деревьев, на пнях с разной степенью разложения. Среди них наиболее широко распространен трихептум пихтовый *Trichaptum abietinum* (Dicks.) Ryvarden, встречаемость которого в Базойском кедровнике (15,7%) почти в 10 раз выше, чем в 9 ранее исследованных южно-таёжных кедровниках Томской области [25]. Вторым по встречаемости вид дереворазрушающих грибов – трутовик Швейница *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat. (12,9%), самый многочисленный и константный в припоселковых кедровниках Томской области, что обусловлено сильным повреждением корневых лап кедра в результате выпаса скота в насаждениях. На отмирающих и сухостойных деревьях часто встречается окаймленный трутовик *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. (встречаемость 4,3%).

Помимо трутовиков, на гнилой древесине кедра найдены агарикоидные грибы, среди которых самыми распространенными являются представители рода *Mycena* spp. (22,9%), а также ксеромфалина колокольчатая *Xeromphalina campanella* (Batsch) Maire. (4,3%).

Насекомые-ксилофаги. В Базойском кедровнике на хвойных породах обнаружено 22 вида ксилофагов (табл. 4) из отряда жесткокрылых (Coleoptera), в том числе 18 – на кедре, 4 – на ели и 2 – на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), чрезвычайно редко встречающейся в составе обследованных естественных насаждений. Такое распределение видового разнообразия стволовых насекомых по кормовым растениям, несомненно, обусловлено разным обилием последних в районе исследования.

Новым для Томской области, найденным только в Базойском кедровнике, является байкальский гравёр *Pityogenes conjunctus*. Остальные виды – типичные обитатели сибирских полидоминантных темнохвойных лесов [26], при этом видовое разнообразие стволовых дендрофагов на южной границе произрастания темнохвойных лесов сокращается почти в 2 раза по сравнению с более северными лесами Томской области, где с кедром и елью трофически связаны более 40 видов жесткокрылых [27].

Особенностью подкорного населения хвойных пород в Базойском лесном массиве также является невысокий уровень его численности. На кедре сибирском здесь чаще других видов встречаются большой черный хвойный усач *M. urussovi*, шестизубчатый короед *I. sexdentatus* и синяя сосновая златка *Ph. cyanea*, которые севернее, в южно-таежных припоселковых кедровниках Томской области, достигают высокой численности и играют главную роль в формировании очагов массового размножения стволовых насекомых.

Из-за низкой фоновой численности стволовых дендрофагов даже массовое ослабление деревьев в результате недавней вспышки размножения сибирского шелкопряда не оказало заметного иницирующего воздействия на увеличение плотности их популяций. Результаты обследования стоящих усохших, ветровальных и буреломных деревьев в 2011 г. и данные феромонного мониторинга, проведенного в 2010 г., указывают на низкую плотность

популяции такого агрессивного вредителя кедра в Западной Сибири, как шестизубчатый короед, способный при высокой численности нападать даже на внешне здоровые деревья.

Таблица 4 / Table 4

**Видовой состав насекомых-ксилофагов на хвойных породах в Базойском кедровнике /
Species composition of xylophagous insects on coniferous plants
in Bazoisky Siberian stone pine forest**

Таксон / Taxon	Кормовые растения / Forage plants		
	<i>Pinus sibirica</i>	<i>Picea obovata</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
Сем. Buprestidae – златки			
<i>Phaeonops cyanea</i> (Fabricius, 1775)	+		
Сем. Cerambycidae – усачи			
Подсем. Lepturinae			
<i>Rhagium inquisitor</i> (Linnaeus, 1758)	+		
Подсем. Aseminae			
<i>Asemum striatum</i> (Linnaeus, 1758)		+	
Подсем. Lamiinae			
<i>Monochamus urussovi</i> (Fischer, 1806)	+		
<i>M. saltuarius</i> Gebler, 1830		+	
<i>Acanthocinus aedilis</i> (Linnaeus, 1758)	+		
<i>A. carinulatus</i> Gebler, 1833	+		
Сем. Curculionidae – долгоносики			
Подсем. Molytinae			
<i>Pissodes pini</i> (Linnaeus, 1758)	+		
Подсем. Scolytinae			
<i>Hylurgops palliatus</i> (Gyllenhal, 1813)	+	+	
<i>H. glabratus</i> (Zetterstedt, 1828)	+		
<i>Tomicus minor</i> (Hartig, 1834)			+
<i>T. piniperda</i> (Linnaeus, 1758)	+		
<i>Polygraphus subopacus</i> Thomson, 1871	+		
<i>Pityogenes chalcographus</i> (Linnaeus, 1761)	+		
<i>P. conjunctus</i> (Reitter, 1887)	+		
<i>Orthotomicus laricis</i> (Fabricius, 1792)	+		
<i>Ips sexdentatus</i> (Boerner, 1767)	+		
<i>I. duplicatus</i> (Sahlberg, 1836)	+		
<i>I. typographus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	
<i>Dryocoetes hectographus</i> Reitter, 1913	+		
<i>Crypturgus cinereus</i> (Herbst, 1793)			+
<i>Trypodendron lineatum</i> (Olivier, 1795)	+		

Отсутствие очагов размножения *I. sexdentatus* после вспышки численности сибирского шелкопряда в Базойском кедровнике можно объяснить тем, что весенний лёт короедов происходит раньше, чем ослабление живых деревьев в результате питания гусениц шелкопряда в этот период до уровня, пригодного для заселения стволовых насекомых. В связи с этим короед весной заселял более подходящие для питания немногочисленные деревья осенне-зимнего ветровала и бурелома, поддерживая в лесах переработку естественного отпада и не переключаясь на патологический отпад, который отрабатывается усачами – ксилофагами летней фенологической группы. О низкой численности популяции шестизубчатого короеда также свидетельствует такой показатель, как протяженность района поселения на дереве. Полное заселение было от-

мечено лишь на одном лежащем дереве в 14-м выделе 101-го квартала, находившемся на периферии древостоя под действием прямых солнечных лучей, что могло сделать это дерево наиболее привлекательным для свето- и теплолюбивого *I. sexdentatus*. Значение плотности поселения родительского поколения – 0,45 семей/дм² – здесь было достаточно высоким. На остальных модельных деревьях протяженность района поселения составляла всего от 10 до 30% длины дерева, а плотность поселения – от 0,01 до 0,24 семей/дм², это низкие показатели для данного вида [28].

Район тонкой коры на стволах поваленных деревьев кедра в случае затененности и близости к земле заселял черно-бурый лубоед *H. glabratus*. Вершинную часть ствола и ветви занимал обыкновенный гравёр *P. chalcographus*, реже встречались байкальский гравёр и малый еловый полиграф *P. subopacus*.

Одним из наиболее часто встречающихся видов стволовых насекомых на ели сибирской являлся короед-типограф *I. typographus*. Повреждений типографом стоящих ослабленных елей нами не отмечено, но буреломные и ветровальные деревья были заселены им по всей длине. Плотность поселения на модельных деревьях варьировала от 0,52 до 1,84 семей/дм², что соответствует средним значениям для данного вида [28] и свидетельствует о пребывании популяции короеда в пределах численности, необходимой для утилизации естественного отпада в древостое.

Заключение

Характер современного биологического разнообразия в подтаёжных островных кедровых лесах Западной Сибири на границе с лесостепью определен природными условиями района и естественным ходом лесообразовательного процесса, а также действием деструктивных биотических и антропогенных факторов. Эти факторы формирования биоразнообразия действуют взаимосвязанно, определяя особенности состава, структуры и функционального состояния его компонентов.

Конституциональными особенностями изученных кедровников на южном пределе распространения, по сравнению с более северными их аналогами, являются сокращение видового состава древесного яруса, изменение структуры доминирования в направлении монопородности древостоев, уменьшение сукцессионной сложности естественного возобновления, высокое флористическое разнообразие нижних ярусов растительных сообществ, обеднение видового состава и низкая фоновая численность стволовых насекомых, трофически связанных с хвойными породами.

Специфика функционального биоразнообразия состоит в ухудшении жизненного состояния кедра сибирского в различные периоды онтогенеза, что свидетельствует, прежде всего, о нарушении устойчивости его произрастания в маргинальных условиях. Факторами ослабления кедра являются также старовозрастность древостоев, локальная заболоченность, выпас ско-

та, механические повреждения, связанные с орехопромыслом, высокий уровень распространения грибных патогенов, часто повторяющиеся вспышки размножения опасных хвоегрызущих вредителей.

Наблюдаемые в Базойском лесном массиве активно протекающие процессы трансформации лесного биоразнообразия, определяющие высокие темпы и комплексный характер деградации сообществ, требуют организации постоянного экосистемного мониторинга и срочного проведения лесохозяйственных и природоохранных мероприятий для сохранения уникальной лесной экосистемы.

Литература

1. Исаев А.С., Носова Л.М., Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие лесов России // Биологическое разнообразие лесных экосистем : сб. статей по материалам Всерос. совещания (Москва, ноябрь 1995). М. : Международн. ин-т леса, 1995. С. 3–10.
2. Lindenmayer D.B., Margules C.R., Botkin D.B. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management // Conservation Biology. 2000. Vol. 14, № 4. P. 941–950.
3. Newton A.C., Kapos V. Biodiversity indicators in natural forest inventories // Unasylva. 2002. Vol. 53, № 210. P. 56–64.
4. Noss R.F. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach // Conservation Biology. 1990. Vol. 4, № 4. P. 355–364.
5. Dallmeier F., Comiskey J.A. Forest biodiversity assessment, monitoring, and evaluation for adaptive management // Forest biodiversity research, monitoring and modeling : Conceptual background and Old World case studies. Carnforth (UK): Unesco and Parthenon Publ. Group, 1998. Vol. 20. P. 3–16.
6. Беднова О.В. Биоразнообразие в лесных экосистемах: зачем и как его оценивать // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2003. № 2. С. 149–155.
7. Черненко Т.В., Бочарников В.Н. Комплексная оценка и организация данных в системе биомониторинга лесных территорий // Лесоведение. 2003. № 1. С. 37–47.
8. Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы / отв. ред. А.С. Исаев ; Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. М. : Наука, 2008. 453 с.
9. *Whitebark pine communities: ecology and restoration* / Diana F. Tomback, editor; Stephen F. Arno, Robert E. Keane, consulting editors. Washington : Island Press, 2001. 440 с.
10. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Лапина Е.Д., Березин А.Е., Лыгин В.А., Мульдияров Е.Я. Природно-ресурсное районирование Томской области // Экология регионального природопользования. Препринт 2 / под ред. В.Н. Воробьева. Томск : Изд-во «Спектр» ИОА СО РАН, 1997. 40 с.
11. Алексеев Ю.Б., Седых В.Н. Развитие припоселковых кедровников // Повышение эффективности лесного хозяйства в Западной Сибири / под ред. В.Н. Габеева. Новосибирск : Наука, 1976. С. 133–178.
12. Чмыр А.Ф., Маркова И.А., Сенов С.Н. Методология лесоводственных исследований : учеб. пособие. СПб. : ЛТА, 2001. 96 с.
13. Семечкин И.В. Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
14. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
15. *Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests*. Hamburg ; Prague : BFH and Sachsische Zeitung, 1994. 177 p.

16. Ewald J. Ecological background of crown condition, growth and nutritional status of *Picea abies* (L.) Karst. in the Bavarian Alps // European Journal of Forest Research. 2005. № 1. P. 9–18.
17. Кривец С.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А. Виталитетная структура древостоев кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 313. С. 225–231.
18. Бех И.А. Кедровники Южного Приобья. Новосибирск : Наука, 1974. 212 с.
19. Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. М. : Наука, 1976. Т. 5. 320 с.
20. Бондарцев А.С., Зингер Р.А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова. Споровые растения. Сер. 2, вып. 6 / под ред. В.П. Савича. М. ; Л. : Академия наук СССР, 1950. С. 449–572.
21. Катаев О.А., Поповичев Б.Г. Лесопатологические обследования для изучения стволовых вредителей в хвойных древостоях : учеб. пособие. СПб. : СПбГЛТА, 2001. 72 с.
22. Кривец С.А., Чемоданов А.В. Насекомые – вредители лесов Томской области // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск : ИЛ СО РАН, 2005. С. 98–118.
23. Седых В.Н. Лесообразовательный процесс. Новосибирск : Наука, 2009. 164 с.
24. Бех И.А., Воробьев В.Н. Проблемы кедра // Потенциальные кедровники. Вып. 6 / под ред. В.Н. Воробьева. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1998. 123 с.
25. Бисирова Э.М., Агафонова Н.Н. Ксилотрофные грибы припоселковых кедровников Томской области и их численная характеристика // Болезни и вредители в лесах России: XXI век : материалы Всероссийской конференции и V ежегодных Чтений памяти О.А. Катаева. Красноярск : ИЛ СО РАН, 2011. С. 70–72.
26. Криволицкая Г.О. Скрытостволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири, поврежденных сибирским шелкопрядом. М. ; Л. : Наука, 1965. 129 с.
27. Кривец С.А., Высотина С.В. Эколого-фаунистический обзор стволовых жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) – дендрофагов хвойных лесов Прикетья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 3(15). С. 111–125.
28. Маслов А.Д. Методические рекомендации по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов. Пушкино : ВНИИЛМ, 2006. 108 с.

*Поступила в редакцию 14.02.2013 г.; повторно 24.01.2014;
принята 15.02.2014 г.*

Авторский коллектив:

Кривец Светлана Арнольдовна – доцент, канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: krivec@inbox.ru

Бисирова Эльвина Михайловна – н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: bissirovaem@mail.ru

Чернова Наталья Александровна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: naitina@rambler.ru

Пац Елена Николаевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: patz_imces@mail.ru

Керчев Иван Андреевич – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск, Россия). E-mail: ike86@mail.ru

Svetlana A. Krivets*, Elvina M. Bisirova,
Natalia A. Chernova, Elena N. Pats, Ivan A. Kerchev

Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation.

*E-mail: krivec@inbox.ru

A complex description of Siberian stone pine forests biodiversity at the southern border of their outreach in West Siberia

The specificity of biological diversity in west Siberian subtaiga stone pine forest outliers in the forest-steppe adjacent area (Bazoisky forest area, Tomsk oblast, Russian Federation) and their current state was generally formed due to natural conditions of the region combined with uncontrolled forest forming process and destructive factors impact, including anthropogenic stresses, on the local ecosystem. These factors are closely linked and contribute to the nature of biodiversity and its composition development interdependently.

Biological diversity of stone pine forests near southern border of their distribution features a number of distinctions in its structure. As compared to the stone pine forests in the north, these distinctions are as follows: a decrease in floristic composition of the tree layer, dominance structure transition to monospecies stands, a decrease in undergrowth species number, rich floristic diversity of plant communities, floristic composition degradation and low xylophagous insects population number.

Functional biodiversity suffers from low vitality of Siberian stone pine that manifests itself at different ontogeny stages. This results from the forest stands old-growth, mechanical damage caused by nut collection, high distribution rate of rot pathogens, recurrent conifer-chewing pest outbreaks, livestock grazing and waterlogging.

The vegetation cover foundation in this area is formed by a few variants of variherbetum types of forest growing in automorphic habitats with distinct abundance of *Rubus saxatilis*, *Carex macroura*, *Calamagrostis obtusata*, *Pteridium aquilinum*, *Padus avium* and *Sorbus sibirica*. As their habitats grow more humid they are being crowded out by ferns (*Matteuccia struthiopteris*) followed by horsetail communities (*Equisetum pratense*). Swampy stone pine forests of Bazoistow are basically pure herbae palustres communities. Species richness in these communities varies from 50 to 83 per 625 m² area.

Together with the predominant *Pinus sibirica*, Siberian spruce (*Picea obovata*) and Silver birch (*Betula pendula*) are considered as forest forming species of Bazoisky forest area. The age of trees in even- and uneven-aged forest stands varies with its average of 90 to 250 years. Mixed uneven-aged stone pine/spruce forest stands show better vital stability as compared to pure stone pine stands damaged by Siberian moth and only stone pine and spruce contribute to natural reforestation under parent stone pine stand canopy.

The number of young trees total does not exceed 1.5 thousand per hectare. Their vitality is not high enough which makes the initial forest restoration difficult. The most frequent xylotrophic macromycetes are saprotroph *Trichaptum abietinum* and parasitic fungus *Phaeolus schweinitzii*. 22 species of xylophagous beetles were found on coniferous trees which is almost 2 times less in comparison with the stone pine forest stands in south taiga.

The article contains 4 tables, 2 figures, 28 ref.

Key words: biological diversity; coniferous forests; southern border of distribution; West Siberia.

References

1. Isaev AS, Nosova LM, Puzanchenko UG. Biologicheskoe raznoobrazie lesov Rossii [Biodiversity of forests in Russia]. *Biologicheskoe raznoobrazie lesnykh ekosistem* [In: *Biodiversity of forest ecosystems*. Proceedings of the All-Russian meeting (Moscow, November 1995)]. Moscow: International Forest Institute; 1995. p. 3-10. In Russian
2. Lindenmayer DB, Margules CR, Botkin DB. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*. 2000;14(4):941-950. doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.98533.x
3. Newton AC, Kapos V. Biodiversity indicators in natural forest inventories. *Unasylva*. 2002; 53(210):56-64.
4. Noss RF. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*. 1990;4(4):355-364. doi: 10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x
5. Dallmeier F, Comiskey JA. Forest biodiversity assessment, monitoring, and evaluation for adaptive management. *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies*. Carnforth (UK): Unesco and Parthenon Publ. Group; 1998. Vol. 20. p. 3-16.
6. Bednova OV. Biodiversity of forest ecosystems: why and how to assess it. *Lesnoj Vestnik. Moscow State Forest University Bulletin*. 2003;2:149-155. In Russian
7. Chernenkova TV, Bocharnikov VN. Complex Assessment and Organization of Data in a System of Monitoring Forest Territories. *Lesovedenie*. 2003;1:37-47. In Russian
8. Monitoring biologicheskogo raznoobraziya lesov Rossii: metodologiya i metody [Monitoring of Russian forests biodiversity]. Isaev AS, editor. Moscow: Nauka; 2008. 453 p. In Russian
9. Whitebark pine communities: ecology and restoration. Tomback DF, editor; Arno SF, Keane RE, consulting editors. Washington: Island Press; 2001. 440 p.
10. Dyukarev AG, Pologova NN, Lapshina ED, Berezin AE, Lgotin VA, Muldiyarov EJa. Prirodno-resursnoe rayonirovanie Tomskoy oblasti [Natural-resource zoning of Tomsk Oblast]. *Ekologiya regional'nogo prirodopol'zovaniya* [In: *Ecology of regional nature management*. Reprint 2]. Tomsk: Spectr, IAO SB RAS; 1997. 40 p. In Russian
11. Alekseev YuB, Sedykh VN. Razvitie priposelkovykh kedrovnikov [Development of Siberian stone pine forests near settlements]. *Povyshenie effektivnosti lesnogo khozyaystva v Zapadnoy Sibiri* [In: *Improving the efficiency of forestry in Western Siberia*]. Gabeeva VN, Novosibirsk: Nauka, SB RAS; 1976. p. 133-178. In Russian
12. Chmyr AF, Markova IA, Senov SN. Metodologiya lesovodstvennykh issledovaniy [Silvicultural research methodology: Tutorial]. St. Petersburg: FTU; 2001. 96 p. In Russian
13. Semechkin IV. Struktura i dinamika kedrovnikov Sibiri [Structure and dynamic of Siberian stone pine forests of Siberia]. Novosibirsk: SB RAS; 2002. 253 p. In Russian
14. Alekseev VA. Diagnosis of trees and stands vitality. *Lesovedenie*. 1989;4:51-57. In Russian
15. Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Hamburg, Prague: BFH and Sachsische Zeitung; 1994. 177 p.
16. Ewald J. Ecological background of crown condition, growth and nutritional status of *Picea abies* (L.) Karst. in the Bavarian Alps. *Eur. J. Forest Res.* 2005;1:9-18. doi:10.1007/s10342-004-0051-5
17. Krivets SA, Bisirova EM, Demidko DA. Vitality structure of Siberian stone pine stands in the southeast of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2008;313:225-231. In Russian
18. Bekh IA. Kedrovniki Yuzhnogo Priob'ya [Siberian stone pine forests of southern Priobye]. Novosibirsk: Nauka, SB RAS; 1974. 212 p. In Russian

19. Korchagin AA. Stroenie rastitel'nykh soobshchestv [Structure of plant communities]. *Polevaya geobotanika – Field geobotany*. Moscow: Nauka RAS; 1976. Vol. V. 320 p. In Russian
20. Bondartsev AS, Singer RA. Rukovodstvo po sboru vysshikh bazidial'nykh gribov dlya nauchnogo ikh izucheniya [Guidance on the collection of higher basidiomycetes for their scientific study. Savich VP, editor. *Trudy Bot. in-ta im. V.L. Komarova. Sporovye rasteniya – Trudy V.L. Komarov Bot. Inst. Spore plants*. Moscow-St. Petersburg: Academy of Sciences USSR; 1950. p. 449-572. In Russian
21. Kataev OA, Popovichev BG. Lesopatologicheskie obsledovaniya dlya izucheniya stvolovykh vreditel'ey v khvoynykh drevostoyakh [The Forest pathology examination for studying stem pests in coniferous stands: Tutorial]. St. Petersburg: FTU; 2001. 72 p. In Russian
22. Krivets SA, Chemodanov AV. Insects-pests of forests of Tomsk oblast. *Entomologicheskie issledovaniya v Sibiri – Entomological studies in Siberia*. Krasnoyarsk: V.N. FI SB RAS; 2005. p. 98-118. In Russian
23. Sedyh VN. Lesoobrazovatel'nyy protsess [The forest formation process]. Novosibirsk: Nauka, SB RAS; 2009. 164 p. In Russian
24. Beh IA, Vorobyev VN. Problemy kedra [Problems of Siberian stone pine]. *Potentsial'nye kedrovniki* [In: *Potencial Siberian stone pine forests*]. Vol. 6. Vorobyev VN, editor. Novosibirsk: Nauka SB RAS; 1998. 123 p. In Russian
25. Bisirova EM, Agafonova NN. Xylotrophic fungi of stone pine forests near settlements of Tomsk oblast and their quantity characteristics. *Bolezni i vrediteli v lesakh Rossii: XXI vek. Materialy Vserossiyskoy konferentsii i V ezhegodnykh Chteniy pamyati O.A. Kataeva* [In: *Diseases and pests in forests of Russia: XXI century*. Proceedings of the Russian Conference and V Annual O.A. Kataev memory readings]. Krasnoyarsk: FI SB RAS; 2011. p. 70-72. In Russian
26. Krivolutskaya GO. Skrytostvolovye vrediteli v temnokhvoynykh lesakh Zapadnoy Sibiri, povrezhdennykh sibirskim shelkopryadom [Stem pests in the dark forests of Western Siberia, damaged by Siberian moth]. Leningrad: Nauka RAS; 1965. 129 p. In Russian
27. Krivets SA, Vysotina SV. Ecological and faunistic review of the coleopterous (Insecta, Coleoptera) dendrophagans of the Priketye conifer forests (Tomsk oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;3(15):111-125. In Russian
28. Maslov AD. Metodicheskie rekomendatsii po nadzoru, uchetu i prognozu massovykh razmnzheniy stvolovykh vreditel'ey i sanitarnogo sostoyaniya lesov [Guidelines for management, accounting and forecasting of stem pests outbreaks and forest health]. Pushkin: VNIILM; 2006. 108 p. In Russian

Received 14 February 2013;

Revised 24 January 2014;

Accepted 15 February 2014 z.

УДК 504.45.054-034

Е.Г. Крылова

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

Прорастание семян и развитие проростков прибрежно-водных растений под действием сульфата цинка

Изучено влияние сульфата цинка (1–500 мг/л) на прорастание семян и развитие проростков гелофита частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.), гелогигрофита поручейник широколистный (*Sium latifolium* L.) и гигрофита ситник развесистый (*Juncus effusus* L.). Выявлено увеличение устойчивости видов к действию сульфата цинка в зависимости от степени обводненности (от меньшей – к большей) их местообитаний: наиболее устойчив гелофит, средняя устойчивость отмечена у гелогигрофита, наименьшая – у гигрофита. Высокие концентрации цинка (от 50 мг/л) вызывали отмирание корней проростков и некроз листьев у всех видов изученных растений.

Ключевые слова: сульфат цинка; прорастание семян; развитие проростков; *Alisma plantago-aquatica*; *Sium latifolium*; *Juncus effusus*.

Введение

Тяжелые металлы (ТМ) относятся к числу распространенных и весьма токсичных загрязняющих веществ [1, 2]. Поступление их в биосферу вследствие техногенного рассеивания осуществляется разнообразными путями. Цинк попадает в природные воды в результате процессов разрушения и растворения горных пород и минералов, а также со сточными водами рудообогатительных фабрик и гальванических цехов. В сельском хозяйстве источниками цинка являются ил и сточные воды, используемые в качестве удобрений. В воде он существует главным образом в ионной форме или в виде минеральных и органических комплексов. Иногда встречается в нерастворимых формах: гидроксидах, карбонатах, сульфидах и др. В речных водах концентрация цинка обычно колеблется от 3 до 120 мкг/дм³ [3].

Цинк относится к числу активных микроэлементов, влияющих на рост и нормальное развитие организмов, входит в состав активных центров многих ферментов и выполняет разнообразные физиологические функции [4]. В то же время многие соединения цинка токсичны, прежде всего его сульфат и хлорид. Высокие концентрации цинка замедляют рост и развитие растений, ингибируют накопление биомассы надземных и подземных органов, вызывают хлороз молодых листьев и нарушают фотосинтез, дыхание, транспира-

цию, снижают усвоение меди и железа [5–7]. Цинк имеет значительную биохимическую активность и высокую комплексообразующую способность, при этом его подвижность умеренная. Это является причиной невысокой, по сравнению с другими ТМ, токсичности [8].

В настоящее время данных по влиянию ионов Zn^{2+} на начальные этапы онтогенеза (проращение семян и развитие проростков) водных растений в зарубежной литературе не обнаружено, в отечественной литературе они единичны [12–13]. Сравнения по экологическим группам не проводилось.

Цель данного исследования – выявление влияния раствора сульфата цинка на проращение семян и развитие проростков гелофита частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.), гелогигрофита поручейник широколистный (*Sium latifolium* L.) и гигрофита ситник развесистый (*Juncus effusus* L.) – видов, широко распространенных на водоемах средней полосы России. Чувствительность начальных этапов онтогенеза этих видов к действию солей ТМ покажет возможность использования их в разработке вопросов индикации загрязнения водоемов.

Материалы и методики исследования

Семена собирали с растений в августе – сентябре 2008 г. в Ярославской области на увлажненных побережьях малых рек Ильдь и Латка. После холодной влажной стратификации в течение 4–5 месяцев по 25 шт. проращивали в люминостате в чашках Петри при температуре 20–25°C на фильтровальной бумаге, смоченной растворами соли $ZnSO_4 \times 7H_2O$ в разных концентрациях (1, 10, 25, 50, 100, 250, 500 мг/л). Концентрации выбраны по рекомендации специалистов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, рассчитаны на ион цинка Zn^{2+} и приготовлены на дистиллированной воде. Высокие концентрации использовали для выявления предела токсичности цинка для проращения семян (т.е. той концентрации, при превышении которой семена не прорастают). Повторность опытов трехкратная, освещенность 3 200 лк, фотопериод 9/15 (свет/темнота). Длительность эксперимента 15 сут. Контроль – дистиллированная вода. Определяли лабораторную всхожесть (процент проросших семян от общего числа в конце эксперимента) и проводили наблюдения за развитием проростков. За нормальное развитие принимали состояние проростков, их листьев и корней, свойственное конкретным видам, без каких-либо повреждений и нарушений окраски. Данные обрабатывали с использованием программы Statsoft STATISTICA for Windows 6.0, построение графиков выполнено в программе Microsoft Office Excel 2003. Результаты экспериментов представлены в таблице в виде средних арифметических и их стандартных отклонений.

Результаты исследования и обсуждение

Влияние сульфата цинка на проращение семян. Семена всех видов прорастали дружно: частухи подорожниковой – на 2-е сутки, поручейника широколистного и ситника развесистого – на 3–4-е, что позволяет говорить об их нормальном созревании и способности к проращению. Продолжительность проращения составила 6 сут для первого вида и 10–12 сут – для второго и третьего. Увеличение концентрации Zn^{2+} не влияло на продолжительность периода проращения. Лабораторная всхожесть была высокой у поручейника, средняя – у частухи и низкая – у ситника (таблица).

Основные показатели проращения семян и развития проростков при их проращивании на растворах сульфата цинка различных концентраций (среднее для трех повторностей) /

Main parameters of seed sprouting and seedling development during their germination at various concentrations of zink sulphate solution (average for three replicates)

Концентрация ZnSO ₄ ×7H ₂ O, мг/л / Concentration ZnSO ₄ ×7H ₂ O, mg/l	Появление семядольных листьев / Emergence of cotyledon leaves	Длина, мм / Length , mm		Отмирание листьев и корней, сут / Dieback of leaves and roots, days	Лабораторная всхожесть, % / Laboratory germination, %
	сут / days	листьев / leaves	корней / roots		
Sium latifolium L.					
Контроль / Control	7	7–9	6–8	–	88,0±6,1
1	8	6–8	5–7	–	89,2±2,0
10	8	6–8	5–7	–	92,0±4,0
25	9	5–6	3–4	–	90,8±1,3
50	10	5–6	3–4	13	76,0±8,3
100	11	4–3	1–2	12	84,0±2,3
250	–	0	0–1	7	53,2±4,8
500	–	0	0–1	7	4,0±0
Alisma plantago-aquatica L.					
Контроль / Control	4	10–12	7–9	–	49,3±22,0
1	4	10–12	7–9	–	50,7±8,3
10	4	8–10	5–7	–	77,3±4,6
25	4	6–8	4–6	–	57,3±12,2
50	4	5–6	2–4	8	45,3±11,5
100	4	4–5	0–1	8	56,0±14,4
250	5	2–4	0	5	64,0±16,0
500	–	0	0	5	54,7±4,6
Juncus effusus L.					
Контроль / Control	5	5–7	2–4	–	27,4±3,9
1	5	4–6	2–4	–	41,6±17,5
10	5	4–6	1–2	–	26,0±5,3
25	6	2–4	1–2	–	36,8±12,9
50	7	0–2	0	10	4,1±1,2
100	–	0	0	4	2,1±0,9
250	–	0	0	–	0
500	–	0	0	–	0

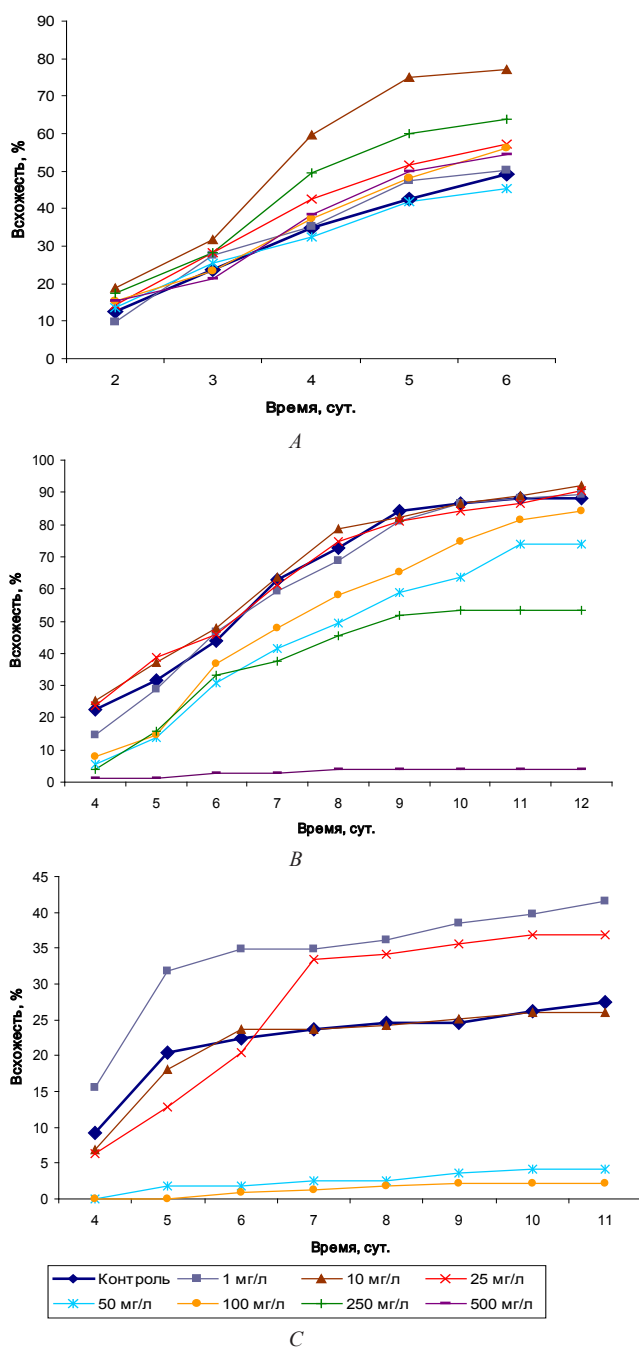


Рис. 1. Динамика прорастания семян *Alisma plantago-aquatica* (A), *Sium latifolium* (B), *Juncus effusus* (C) /

Fig. 1. Dynamics of *Alisma plantago-aquatica* (A), *Sium latifolium* (B) and *Juncus effusus* (C) seeds germination (on the abscissa axis – Time (days), on the ordinate axis – Germination (%).

Control; 1-10-25-50-100-250-500 mg/l

Та же закономерность наблюдалась и в контроле, т.е. это не являлось следствием действия сульфата цинка. Действие Zn^{2+} проявлялось в колебаниях этого показателя при разных концентрациях. Более низкие концентрации стимулировали проращивание семян у всех видов. При остальных концентрациях лабораторная всхожесть оставалась высокой у частухи, т.е. ее семена оказались более устойчивыми к действию сульфата цинка. О том, что низкие концентрации Zn^{2+} не влияли на всхожесть семян, а высокие уменьшали ее незначительно, сказано в [9].

Семена поручейника резко замедлили процесс проращивания при 250 мг/л и выше. У ситника лабораторная всхожесть резко падала, начиная с концентрации 50 мг/л, и становилась близкой нулю при 100. При 250 и 500 мг/л семена этого вида не прорастали.

Данные по динамике проращивания семян показали, что основная их часть проросла к 5-м суткам у частухи, к 9-м – у поручейника и к 6–7-м – у ситника (рис. 1). При этом быстрее, чем в контроле, семена проросли на растворах сульфата цинка у частухи почти при всех концентрациях, у ситника – при 1 и 25 мг/л, у поручейника – как в контроле, т.е. при концентрации 1–25 мг/л.

Таким образом, выявлен предел токсичности для проращивания семян ситника развесистого, находящийся между 100 и 250 мг/л. Уменьшение токсичности Zn^{2+} при высоких концентрациях (повышение лабораторной всхожести у поручейника при 100 мг/л и у частухи при 250 мг/л) могло быть связано с активацией защитных механизмов от действия ТМ за счет образования комплексов с низкомолекулярными соединениями в клетке. Разная реакция семян на действие Zn^{2+} , возможно, объясняется различиями в их строении и размерах: у ситника развесистого семена размером 0,2–1 мм, у частухи подорожниковой – 3–5 мм, клетки семенной кожуры крупные, с утолщенными стенками, у поручейника широколистного – 2 мм, на их поверхности имеются ребра. Плотная оболочка экзокарпия семян последних двух видов оказалась непроницаема для сульфата цинка почти при всех концентрациях. Эффект воздействия ТМ на процесс проращивания, как и у наземных растений, зависит от способности проникать через покровы семян. Способность семян развиваться в токсичной среде обусловлена тем, что оболочка пропускает кислород и воду, а ТМ задерживает. Они начинают действовать после разрушения оболочки.

В работе Е.М. Ивановой и соавт. [10] отмечалось, что цинк на начальных этапах онтогенеза менее токсичен, чем медь. Ингибирование проращивания семян рапса цинком начиналось при концентрации, в 30 раз превышавшей начальную концентрацию меди, а 50%-ное ингибирование и летальный эффект он вызывал при концентрации в 20 раз большей, чем медь. В наших экспериментах также показано, что сульфат цинка менее токсичен, чем сульфаты никеля и меди. Так, для поручейника при действии сульфата никеля наблюдалось значительное снижение лабораторной всхожести при 250 и 500 мг/л,

у частухи – при 500 мг/л сульфата никеля и 50 мг/л сульфата меди [11]. Установлены пределы токсичности прорастания семян поручейника (сульфата меди – между 100 и 250 мг/л) и ситника (сульфат никеля – между 10 и 25 мг/л, сульфат меди – между 25 и 50 мг/л). Все это подтверждает более сильный токсический эффект солей никеля и меди по сравнению с солью цинка.

Влияние сульфата цинка на развитие проростков. У всех трех видов нормальное развитие проростков наблюдали при 1–25 мг/л. Они имели семядольные листья и хорошо развитые корни (см. таблицу). При этом в варианте с концентрацией 10 мг/л у проростков поручейника окраска листьев была интенсивнее, чем в контроле. В литературе также отмечалось, что низкие концентрации Zn^{2+} повышают количество зеленых пигментов и активизируют кушение побегов [6, 9]. При концентрациях 25–100 мг/л у проростков поручейника и частухи выявили уменьшение интенсивности окраски и размеров семядольных листьев. У ситника изменения интенсивности окраски листьев ни при одной из концентраций не зафиксировали.

При концентрациях 50–100 мг/л у всех видов зафиксировали отмирание корней проростков и некроз листьев. На снижение массы корней при действии концентрации Zn^{2+} 21 мг/л у урути колосистой и его угнетающее действие на развитие корней у шелковника волосистolistного, но при меньших концентрациях (0,01–0,1 мг/л), указывалось в [12, 13]. Рост корней подавлялся за счет угнетения растяжения клеток [14]. Интенсивность фотосинтеза снижалась за счет уменьшения площади листа, содержание хлорофилла при этом не изменялось [6]. На симптом токсичности Zn^{2+} , проявляющийся в некрозах листьев, указывалось и в [15].

У частухи при концентрациях 250 и 500 мг/л проростки начали погибать на 5-е сутки, при 50–100 мг/л – на 8-е. У поручейника проростки отмирали при 100 мг/л на 13-е сутки, при 250 и 500 мг/л – почти сразу после проклевывания корешком зародыша покровов семени. Проростки ситника развесистого при 50 мг/л отмирали на 10-е сутки, при 100 мг/л – сразу после их проклевывания.

В целом же проростки ситника оказались менее устойчивы к действию сульфата цинка – уже при 100 мг/л – у них не отмечалось позеленения семядолей и появления семядольных листьев. Возможно, ингибирование формирования проростков сульфатом цинка видоспецифично.

Для проростков соль цинка также оказалась менее токсична, чем соли никеля и меди. У частухи и поручейника при 100 мг/л сульфата никеля и 50 мг/л сульфата меди не развивались семядольные листья. Начиная с 50 мг/л солей никеля и меди у поручейника и 10 мг/л у ситника, было отмечено отмирание проростков. Однако основные признаки проявления токсичности оказались сходны – угнетение роста главного корня и некроз листьев [16].

Заключение

Более устойчивы к действию сульфата цинка семена частухи подорожниковой: лабораторная всхожесть оставалась высокой при всех концентрациях. Се-

мена поручейника широколистного резко замедлили процесс прораствания при концентрации ионов цинка 250 мг/л. У семян ситника развесистого выявлен предел токсичности сульфата цинка для прораствания (между 100 и 250 мг/л).

У всех трех видов исследуемых растений наблюдалось нормальное развитие проростков при концентрации ионов цинка в среде 1–25 мг/л. При концентрациях 50–100 мг/л у всех видов выявлено отмирание корней проростков и некроз листьев. Менее устойчивыми к действию сульфата цинка оказались проростки ситника развесистого. Выявлено увеличение устойчивости видов к действию сульфата цинка в зависимости от обводненности их местообитаний: наиболее устойчив гелофит, средняя устойчивость отмечена у гелогигрофита, наименьшая – у гигрофита.

Литература

1. Добровольский В.В. Тяжелые металлы: загрязнение окружающей среды и глобальное рассеяние // Тяжелые металлы в окружающей среде. М. : Изд-во МГУ, 1980. С. 3–12.
2. Мур Дж., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. Контроль и оценка влияния. М. : Мир, 1987. С. 177–203.
3. Косицын Н.В., Алексеева-Попова Н.В. Действие тяжелых металлов на растения и механизмы металлоустойчивости (обзор) // Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л. : Наука, 1983. С. 5–22.
4. Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов / под ред. Н.В. Алексеевой-Поповой. Л. : Наука, 1991. С. 214.
5. Ильин В.Б., Гармаш Г.А., Гармаш Н.Ю. Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур // Агрохимия. 1985. № 6. С. 90–100.
6. Khudsar T., Mahmooduzzafar N., Jqbal M., Sairam R.K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua* // Biol. Plant. 2004. Vol. 48. P. 255–260.
7. Wang C., Zhang S.H., Wang P.F., Hou J., Zhang W.J., Li W., Lin Z.P. The Effect of Excess Zn on Mineral Nutrition and Antioxidative response in rapeseed Seedling // Chemosphere. 2009. Vol. 75. P. 1468–1476.
8. Вредные химические вещества. Неорганические соединения I–IV групп : справ. изд. / под ред. В.А. Филова и др. Л. : Химия, 1988. С. 18–34.
9. Казнина Н.М., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф., Таланов А.В. Устойчивость щетинника зеленого к повышенным концентрациям цинка // Известия РАН. Сер. Биология. 2009. № 6. С. 677–684.
10. Иванова Е.М., Холодова В.П., Кузнецов Вл.В. Биологические эффекты высоких концентраций солей меди и цинка и характер их взаимодействия в растениях рапса // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 6. С. 864–873.
11. Крылова Е.Г. Влияние сульфата никеля на прораствание семян и развитие проростков прибрежно-водных растений // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2010. Т. 3, № 1. С. 99–106.
12. Лапиров А.Г., Лебедева О.А. Влияние азотнокислых солей некоторых тяжелых металлов на начальные этапы онтогенеза шелковника волосистого (*Batrachium tricophyllum*) (Chaix) Bosch. // Вестник Томского государственного университета. 2009. № 323. С. 364–369.
13. Stoyanova D.P., Tchakolova E.S. Cadmium-induced ultrastructural changes in chloroplasts of the leaves and stems parenchyma in *Myriophyllum spicatum* // Physiol. Plant. 1997. Vol. 34. P. 241–248.

14. Ruano A., Poschenrieder Ch., Boacelo J. Growth and biomass partitioning in zinc-toxic bush beans // J. Plant Nutr. 1988. Vol. 11, № 5. P. 577–588.
15. Singh M.V. Response of rice (*Oryza sativa*) and wheat (*Triticum aestivum*) to phosphorus and zinc fertilization on sodic soils // Indian J. Agr. Sci. 1988. Vol. 58, № 11. P. 823–826.
16. Крылова Е.Г. Токсичность солей никеля и меди для семян и проростков рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.), поручейника широколистного (*Sium latifolium* L.) и ситника скученного (*Juncus conglomerates* L.) // Токсикологический вестник. 2010. № 1. С. 41–44.

Поступила в редакцию 06.09.2013 г.; повторно 21.11.2013 г.;
принята 15.02.2014 г.

Крылова Елена Геннадьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (п. Борок, Ярославская обл., Россия). E-mail: panova@ibiw.yaroslavl.ru

Tomsk State University Journal of Biology. 2014. № 2 (26). P. 151–160

Elena G. Krylova

Laboratory of Higher Aquatic Plants, I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation.
E-mail: panova@ibiw.yaroslavl.ru

Coastal and water plants seed germination and seedling development under the influence of zinc sulphate

The effect of zinc sulfate (1-500 mg/l) on *Alisma plantago-aquatica* L., *Sium latifolium* L. and *Juncus effusus* L. seed germination and seedling development was studied. We collected seeds from plants in August and September 2008 in Yaroslavl oblast, on humid banks of small rivers, the Ild' and the Latka. Then, after a cold wet stratification for 4-5 months, we germinated 25 pieces in lyuminostate in petri dishes at the temperature of 20-25°C on filter paper soaked with solutions of salts $ZnSO_4 \times 7H_2O$ at different concentrations. There were three replicates, illumination 3200 lux, photoperiod 9/15 (light/dark). The experiment lasted for 15 days. Control – distilled water. We determined laboratory germination and carried out monitoring of seedling development. We found out that low concentrations (1-10 mg / l) stimulated germination in all species. At concentrations of 25-500 mg/l, *Alisma plantago-aquatica* L. laboratory germination rate remained high, i.e. the seeds of this species proved to be resistant to the action of the studied TM. *Sium latifolium* L. seeds were marked by germination process slowing at 250 mg/l and more. *Juncus effusus* L. laboratory germination decreased sharply, starting with 50 mg/l. At 250 and 500 mg/l the seeds of this species did not germinate. It should be noted that *Alisma plantago-aquatica* L. seeds germinated faster than in control for almost all concentrations of zinc sulfate, *Juncus effusus* L. – at 1 and 25 mg/l and *Sium latifolium* L. as in control – at 1-25 mg/l.

All three species showed normal development of seedlings at 1-25 mg/l. They had cotyledon leaves and well-developed roots. With the option of 10 mg/l, *Sium latifolium* L. seedlings leaf color was more intense than in the control, and at 25-100 mg/l these seedlings and those of *Alisma plantago-aquatica* L. were marked by a decrease in intensity of the color and the size of cotyledons. We did not fix

any changes of *Juncus effusus* L. leaf color intensity at any concentration which did not hinder their development. Concentrations at 50 and 100 mg/l caused leaves and roots necrosis of seedlings of all species. At concentrations of 250 and 500 mg/l, *Sium latifolium* L. seedlings died (shortly after the embryo root pipping the seed cover). However, at 50-100 mg/l, *Alisma plantago-aquatica* L. and *Juncus effusus* L. seedlings died earlier. In general, *Juncus effusus* L. seedlings were less resistant to zinc sulfate – already at 100 mg/l and they did not show cotyledon greening and they did not have cotyledon leaves.

The article contains 1 table, 1 figure, 16 ref.

Key words: zinc sulfate; seed germination; seedling development; *Alisma plantago-aquatica*; *Sium latifolium*; *Juncus effusus*.

References

1. Dobrovolskiy VV. Tyazhelye metally: zagryaznenie okruzhayushchey sredy i global'noe rasseyaniye [Heavy metals: environmental pollution and global scattering]. *Tyazhelye metally v okruzhayushchey srede* [In: *Heavy metals in the environment*]. Moscow: Moscow State University Press; 1980. p. 3-12. In Russian
2. Mur Dzh., Ramamurti S. Tyazhelye metally v prirodnykh vodakh. Kontrol' i otsenka vliyaniya [Heavy metals in natural waters. Monitoring and evaluation of the impact]. Moscow: Mir; 1987. p. 177-203. In Russian
3. Kosicin AV, Alekseeva-Popova NV. Deystvie tyazhelykh metallov na rasteniya i mekhanizmy metalloustoychivosti (obzor) [The effect of heavy metals on plants and mechanisms of metal resistance (review)]. *Rasteniya v ekstremal'nykh usloviyakh mineral'nogo pitaniya* [In: *Plants in the extreme conditions of mineral nutrition. Ecological and physiological studies*]. Leningrad: Nauka; 1983. p. 5-22. In Russian
4. Ustoychivost' k tyazhelym metallam dikorastushchikh vidov [Resistance of wild species to heavy metals]. Alekseeva-Popova NV, editor. Leningrad: Nauka; 1991. 214 p. In Russian
5. Il'in VB, Garmash GA, Garmash NJu. Vliyanie tyazhelykh metallov na rost, razvitie i urozhaynost' sel'skokhozyaystvennykh kul'tur [Influence of heavy metals on the growth, development and productivity of crops]. *Agrokhiimiya*. 1985;6:90-100. In Russian
6. Khudsar T, Mahmooduzzafar N, Jqbal M, Sairam R.K. Zinc-induced changes in morpho-physiological and biochemical parameters in *Artemisia annua*. *Biol. Plant*. 2004;48:255-260.
7. Wang C, Zhang SH, Wang PF, Hou J, Zhang WJ, Li W, Lin ZP. The Effect of Excess Zn on Mineral Nutrition and Antioxidative response in rapeseed Seedling. *Chemosphere*. 2009;75:1468-1476.
8. Vrednye khimicheskie veshchestva. Neorganicheskie soedineniya I-IV grupp: Sprav. izd. [Harmful chemicals. Inorganic compounds of I-IV groups]. Filova VA i dr, editor. Lenngrad: Khimiya; 1988. p.18-34. In Russian
9. Kaznina NM, Titov AF, Lajdinen GF, Talanov AV. Green foxtail resistance to elevated zinc concentrations. *Izvestiya. Biology Series*. 2009;6:677-684. In Russian
10. Ivanova EM, Holodova VP, Kuznecov VIV. Biological effects of high concentrations of copper and zinc salts and the nature of their interaction in rape plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2010;57(6):806-814.
11. Krylova EG. Effect of nickel sulfate on seed germination and seedling development of coastal aquatic plants. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2010;3(1):99-106. In Russian

12. Lapirov AG, Lebedeva OA. Influence of nitrate salts of some heavy metals on the initial stages of *Batrachium trichophyllum* ontogeny (Chaix) Bosch. *Vestnik of Tomsk State University*. 2009;323:364-369. In Russian
13. Stoyanova DP, Tchakolova ES. Cadmium-induced ultrastructural changes in chloroplasts of the leaves and stems parenchyma in *Myriophyllum spicatum*. *Physiol. Plant*. 1997;34:241-248.
14. Ruano A, Poschenrieder Ch, Boacelo J. Growth and biomass partitioning in zinc-toxic bush beans. *J. Plant Nutr*. 1988;11(5):577-588.
15. Singh MV. Response of rice (*Oryza sativa*) and wheat (*Triticum aestivum*) to phosphorus and zinc fertilization on sodic soils. *Indian J. Agr. Sci.* 1988;58(11):823-826.
16. Krylova EG. Toxicity of nickel and copper for seeds and seedlings of *Potamogeton pectinatus* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Sium latifolium* L. and *Juncus conglomerates* L. *Toxicological review*. 2010;1:41-44. In Russian

Received 6 September 2013;

Revised 21 November 2013;

Accepted 15 February 2014 г.

УДК 574.2 + 577.121 + 539.1.047

Н.А. Орехова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Биохимический анализ печени лесных мышей (*Apodemus uralensis*), отловленных в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа

Работа выполнена при поддержке Программы ориентированных фундаментальных исследований между Институтами УрО РАН и госкорпорациями РФ (проект № 12-4-002-ЯЦ).

Проведен биохимический анализ на содержание воды, гликогена, общих липидов, ядерных и цитоплазматических белков, ДНК и РНК печени лесных мышей, отловленных на фоновой (контрольной) территории и в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС; результат Кыштымской радиационной аварии 1957 г. на Южном Урале). В изучаемых выборках не созревших сегментов изменчивость массы печени (от 480 до 1 400 мг) и составляющих ее компонентов положительно взаимосвязана с массой тела (от 12 до 23 г) и определяется варьированием возраста животных (от 2 до 4 месяцев). К числу механизмов, лежащих в основе возрастных изменений органа на ВУРСе, следует отнести менее выраженное, чем в контроле, участие гликоген- и ДНК-синтетических процессов в увеличении массы печени, усиление ее гидратации, накопления цитоплазматических белков, липидов и РНК как признаков активизации тканеспецифического метаболизма и наличия функционально более зрелых форм клеток. Эффекты радиационного воздействия рассматриваются в связи с онтогенетической изменчивостью скорости роста и дифференцировки ткани, сформированной в рамках эпигенетических траекторий развития организма.

Ключевые слова: зона ВУРСа; *Apodemus uralensis*; биохимический анализ; печень; онтогенетическая изменчивость.

Введение

Оценка воздействия последствий радиоактивного загрязнения окружающей среды на живые организмы является важной комплексной задачей современной биологии и медицины в связи с появлением обширных территорий, пострадавших в результате крупных аварий, выбросов радиоактивных веществ на объектах ядерного топливного цикла и испытаний ядерного оружия. Исследования на мелких млекопитающих, обитающих на загрязненных территориях, могут послужить отправной точкой для экстраполяции данных наблюдений на физиологию человека.

Структурно-функциональные оценки состояния печени рассматриваются многими авторами как неспецифические интегральные показатели био-

логического действия на организм различных неблагоприятных факторов [1, 2]. В работах последних лет [3–5] показана высокая чувствительность гепатоцитов к повреждающему воздействию малых доз радиации в природной среде обитания мелких млекопитающих. Между тем практически отсутствуют данные по модификации возрастных изменений этого органа животных в условиях радиоактивного загрязнения. Исходя из этого целью данного исследования явилось изучение структурно-функциональных особенностей ткани печени, формирующихся под влиянием радиационного фактора (зона Восточно-Уральского радиоактивного следа – ВУРС), с учетом возрастной гетерогенности особей в популяции.

Материалы и методики исследования

Объектом исследования послужила малая лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) как доминирующий вид в фауне мелких грызунов территории ВУРСа. Животные отловлены в августе – октябре 2002–2010 гг. на участке головной части ВУРСа (55°46' с.ш., 60°52' в.д.) с плотностью загрязнения почвы по ^{90}Sr от 6740 до 16690 кБк/м², расположенном в 13 км от эпицентра Кыштымской аварии, и сопредельном к нему фоновом участке (55°48' с.ш., 60°00' в.д.), принятом за контроль с уровнем ^{90}Sr 43,7 кБк/м² [6]. Расстояние между участками отлова по прямой составляет около 8 км; доля мигрантов по радиометрическим данным – от 0 до 18%, что подтверждает относительную изоляцию облучаемых популяций грызунов зоны ВУРСа [7].

В исследование включено 115 особей в возрасте от 2 до 4 месяцев, не созревших и не размножающихся в год своего рождения, отличающихся замедленными темпами роста и развития (II тип онтогенеза) с общей продолжительностью жизни 13–14 месяцев. Принадлежность зверьков к этой группировке определяли по массе тела, состоянию зубной и генеративной систем [8, 9].

Для анализа структурных компонентов ткани исследовали содержание в печени общих липидов, воды, ядерных и цитоплазматических белков, гликогена и нуклеиновых кислот (ДНК, РНК). Орган взвешивали, гомогенизировали в трис-НСl (0,025 моль/л) буферном растворе (рН = 7,4), содержащем 0,175 моль/л хлорида калия. Из приготовленного гомогената извлекали нуклеиновые кислоты (РНК и ДНК) путем щелочного (0,6 моль/л КОН) и кислотного (0,5 моль/л HClO₄) гидролизом [10], липиды – с помощью смеси (2:1) этанол : петролейный эфир [11], гликоген – путем щелочного гидролиза с последующей обработкой гидролизата этанолом [12]. Выделение ядерных и цитоплазматических белков проводили методом дифференциального центрифугирования [13] с модификацией [14]. Для учета содержания воды в органах навески тканей подвергали тепловой обработке в сушильном шкафу при 105°C [11]. Количественный анализ проводили колориметрическими и спектрометрическими методами по качественной реакции: общих липидов –

с фосфованилиновым реагентом [15]; белка – с органическим красителем кумасси бриллиантовый голубой G250 [16]; РНК и ДНК – с дифениламином [17]; гликогена – с йодным реактивом [18].

Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены в программе Statsoft STATISTICA for Windows 7.0 с использованием регрессионного, дисперсионного и дискриминатного анализов [19], статистическая значимость установлена по t-критерию Стьюдента при $p \leq 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Масса тела в изучаемых выборках варьирует от 12 до 23 г, что связано, прежде всего, с одновременным присутствием на участках отлова представителей различных когорт (весенних, летних и осенних), различающихся календарным возрастом – от 2 до 4 месяцев. Регрессионный анализ указывает на прямую зависимость массы печени от массы тела животных как в контроле ($R^2 = 0,67$; $p < 10^{-5}$), так и на ВУРСе ($R^2 = 0,69$; $p < 10^{-5}$). Статистически значимое увеличение у животных зоны ВУРСа значения коэффициента b_1 уравнения регрессии (ВУРС: $68,4 \pm 6,1$; контроль: $47,1 \pm 4,3$), графически выражающееся повышением угла наклона кривой к оси абсцисс (рис. 1), свидетельствует о более высокой интенсивности роста органа на радиоактивно загрязненной территории с возрастанием степени отклонения от «нормы» по мере увеличения массы (возраста) животных.

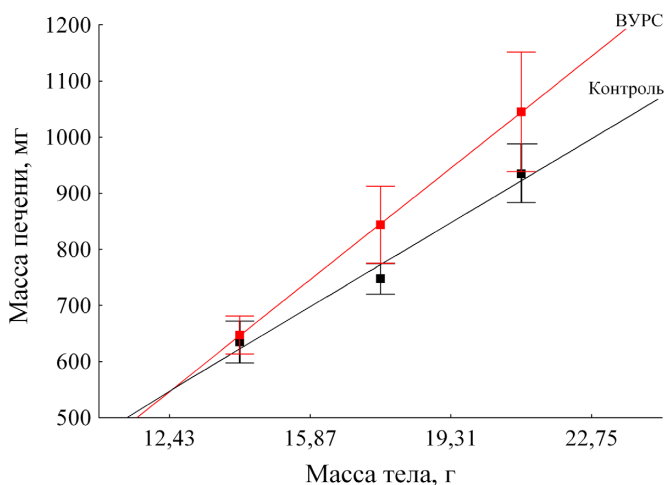


Рис. 1. Зависимость массы печени от массы тела животных, отловленных на контрольной и радиоактивно загрязненной (ВУРС) территориях /

Fig. 1. Dependence of the liver weight from the body weight of the animals trapped on the control (Контроль) and radioactively polluted territories (ВУРС).

Mean value and 95% confidence interval (on the ordinate axis – Liver weight (mg), on the abscissa axis – Body weight (g))

В качестве клеточно-тканевых механизмов, обуславливающих увеличение массы печени, авторами [20–22] рассматриваются процессы пролиферации гепатоцитов, их полиплоидия, а также увеличение цитоплазматического объема за счет гидратации и накопления в клетках резервных питательных веществ в виде гликогена и липидов.

Установленная зависимость содержания структурных компонентов печени от массы тела (рис. 2) указывает на особенности в механизмах увеличения массы органа у животных из зоны ВУРСа. По мере роста животных зоны ВУРСа содержание цитоплазматических белков, РНК, воды и общих липидов в печени увеличивается в большей степени, чем в контроле, что подтверждается при сравнении коэффициентов b_1 уравнений регрессии (таблица: b_1 контроль < b_1 ВУРС). Менее выраженный вклад в возрастную изменчивость органа вносит содержание ДНК, гликогена и ядерных белков: b_1 контроль > b_1 ВУРС.

Таким образом, более высокая интенсивность роста печени на загрязненной территории определяется, прежде всего, процессами гипертрофии цитоплазмы клеток за счет гидратации, накопления липидов и РНК. При этом менее выраженные по сравнению с контролем процессы биосинтеза ДНК и ядерных белков, гликогена свидетельствуют об ограничении участия пролиферации, полиплоидизации гепатоцитов и их гликоген-синтезирующей активности в увеличении массы печени.

Значение коэффициента b_1 уравнений регрессии на базе зависимости содержания структурных компонентов печени (Y) от массы тела (X): результаты простой линейной регрессии $Y = b_0 + b_1 \cdot X$

Value of regression equations coefficient b_1 , basing on dependence of the content of structural liver components (Y) from the body weight (X): results of simple linear regression $Y = b_0 + b_1 \cdot X$

Y	Контроль / Control		ВУРС / The EURT area	
	$b_1 \pm \mu$	t (55)	$b_1 \pm \mu$	t (56)
Вода / Water	33,1 $\pm$ 6,2	10,8	55,2 $\pm$ 9,4	11,7
Цитоплазматические белки / Cytoplasmic proteins	5,5 $\pm$ 1,1	9,8	12,0 $\pm$ 1,4	15,7
Ядерные белки / Nucleoproteins	1,4 $\pm$ 0,1	10,8	1,0 $\pm$ 0,1	18,9
Гликоген / Glycogen	10,2 $\pm$ 1,6	13,0	7,0 $\pm$ 0,8	15,7
Общие липиды / Total lipids	1,8 $\pm$ 0,5	7,0	5,2 $\pm$ 0,8	11,9
ДНК / DNA	0,52 $\pm$ 0,16	6,3	0,30 $\pm$ 0,05	10,3
РНК / RNA	0,27 $\pm$ 0,10	5,1	0,84 $\pm$ 0,16	9,4

Примечание. В таблице приведено значение коэффициента b_1 , его 95%-ный доверительный интервал (μ) /

Note. The table shows the value of the coefficient b_1 its 95% confidence interval (μ).

Эти изменения отражают проявление у животных ВУРСа, согласно этапам онтогенеза [20–22], функционально более зрелых гепатоцитов, для ко-

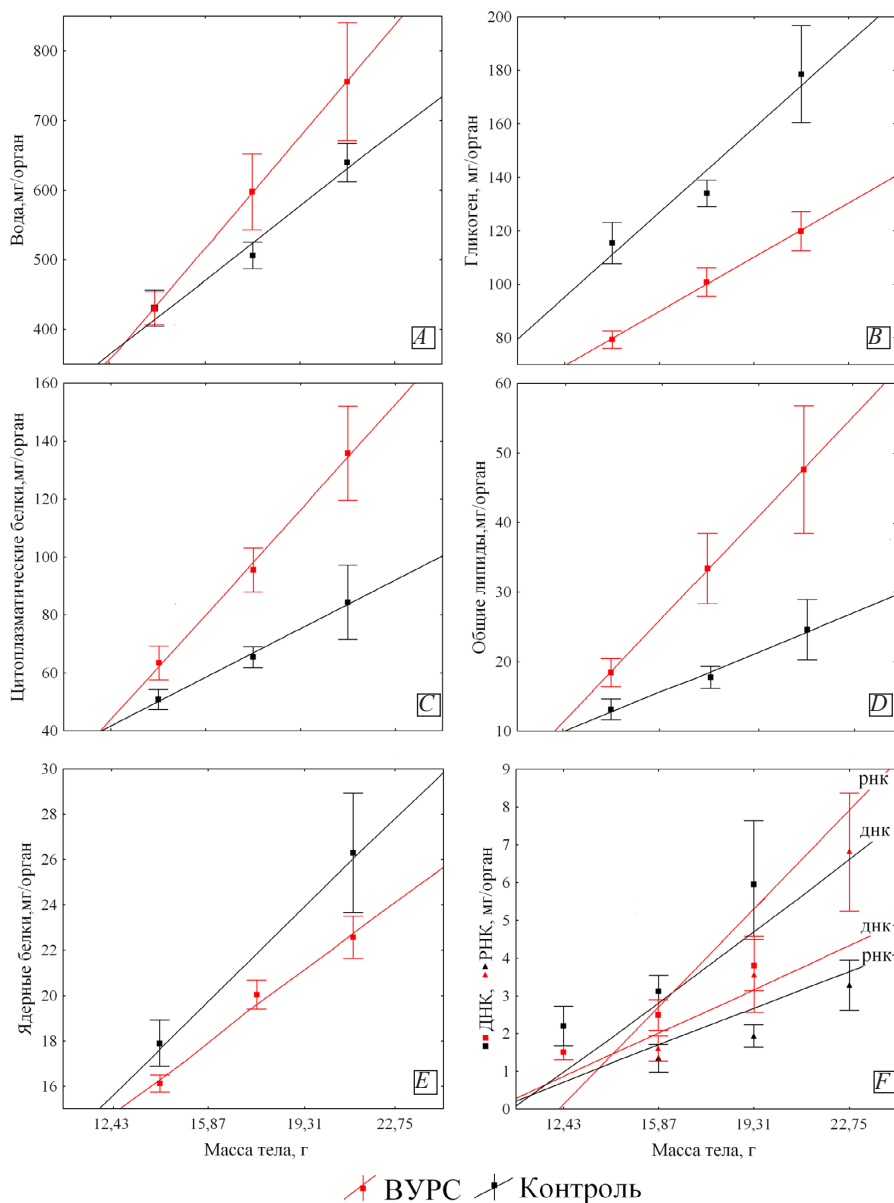


Рис. 2. Зависимость содержания структурных компонентов печени от массы тела животных, отловленных на контрольной и радиоактивно загрязненной (БУРС) территориях /

Fig. 2. Dependence of the content of liver structural components (mg, on the ordinate axes) from the body weight (g, on the abscissa axis) of the animals trapped on the control and radioactively polluted territories: *A* – Water, mg/organ; *B* – Glycogen, mg/organ; *C* – Cytoplasmic proteins, mg/organ; *D* – Total lipids, mg/organ; *E* – Nucleoproteins, mg/organ; *F* – RNA, DNA, mg/organ

торых характерна более высокая насыщенность субклеточными компонентами в виде липидных капель, гидропических вакуолей, рибосомальных структур как результат активизации тканеспецифических функций. Рост отклонений от «нормы» по мере увеличения массы (возраста) животных (рис. 3) отражает значимость такого фактора, как время жизни организма в условиях радиоактивного загрязнения.

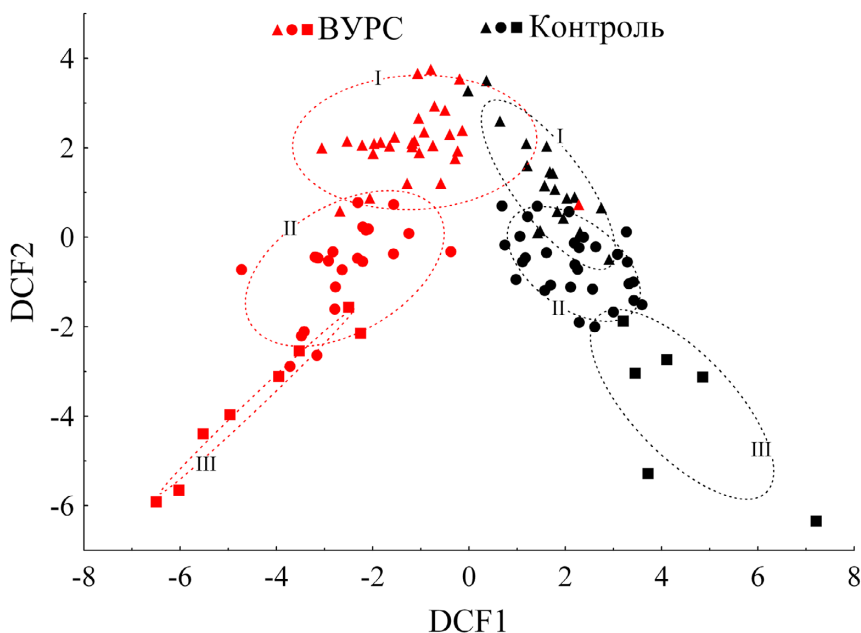


Рис. 3. Положение групп животных с различной массой тела (I, II, III) в пространстве двух дискриминантных канонических функций (DCF): 95%-ные эллипсоиды.

I – от 12,43 до 15,87 г; II – от 15,87 до 19,31 г; III – от 19,31 до 22,75 г.

Дискриминантный анализ проведен по комплексу
7 исследованных биохимических показателей /

Fig. 3. Position of groups of animals with different body weight (I, II, III) in the space of two discriminant canonical functions (DCF): 95 percent ellipsoids.

I – 12.43-15.87 g; II – 15.87-19.31 g; III – 19.31-22.75 g.

Discriminant analysis was carried out basing on 7 studied biochemical parameters

Учитывая поливалентность грызунов с неспецифическим «триггер-механизмом» переключения развития со II типа онтогенеза на I тип, отличающийся укороченным (3–5 месяцев) жизненным циклом [8, 23], выявленные различия между контрольными и импактными животными следует рассматривать как онтогенетическую внутривидовую изменчивость в скорости роста и дифференцировки ткани [24].

Радиационное воздействие, требующее функционально-метаболической активации жизненно важных физиологических систем, обуславливает укороченный период становления дефинитивных структур органа и их фиксацию на более ранних, чем в контроле, этапах онтогенеза. Установленный ранее факт увеличения на ВУРСе доли особей I типа онтогенеза [25] и собственные результаты характеризуют эффекты хронического облучения как эпигенетический механизм переключения развития грызунов на более короткий жизненный цикл.

Заключение

Проведенный биохимический анализ печени лесных мышей (*Apodemus uralensis*), отловленных на фоновой (контрольной) территории и в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа, позволил установить структурно-функциональные изменения органа, формирующиеся под влиянием радиационного фактора. Печень не созревших сеголеток зоны ВУРСа в возрасте от 2 до 4 месяцев и массой тела от 12 до 23 г характеризуется более высокой, по сравнению с контролем, интенсивностью роста, обусловленной усилением гидратации, накопления цитоплазматических белков, липидов и РНК как признаков активизации тканеспецифического метаболизма и наличия функционально более зрелых форм клеток. Менее выраженные процессы биосинтеза ДНК и ядерных белков, гликогена указывают на ограничение участия пролиферации, полиплоидизации гепатоцитов и их гликоген-синтезирующей активности в увеличении массы печени. При этом степень отклонения от «нормы» структурно-функциональных характеристик органа по мере увеличения массы (возраста) животных возрастает. Выявленные эффекты радиационного воздействия следует рассматривать как эпигенетический механизм переключения развития грызунов на более короткий жизненный цикл, обуславливающий увеличение скорости роста и дифференцировки ткани.

Литература

1. Орлова Е.В., Балыкин М.В., Габитов В.Х. Структурные изменения в печени собак при адаптации к высокогорью // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1997. Т. 123, № 6. С. 714–717.
2. Нерсесова Л.С., Газарянц М.Г., Мкртчян З.С. и др. Влияние ионизирующей радиации на ферментные активности и состояние ядерно-ядрышкового аппарата гепатоцитов крыс // Радиационная биология. Радиоэкология. 2013. Т. 53, № 1. С. 55–62.
3. Шишкина Л.Н., Материй Л.Д., Кудяшева А.Г. и др. Структурно-функциональные нарушения в печени диких грызунов из районов аварии на Чернобыльской АЭС // Радиобиология. 1992. Т. 32, № 1. С. 19–29.
4. Ustinova A.A., Ryabinin V.E. Adaptation effects in the 70th generation of mice from radionuclide-polluted territories in the South Urals, RUSSIA // International Journal of Environmental Studies. 2003. Vol. 60, № 5. P. 463–467.
5. Москвитина Н.С., Кохонов Е.В. Некоторые показатели состояния животных из разных популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) Горного Алтая // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2(18). С. 186–193.

6. *Molchanova I.V., Pozolotina V.N., Karavaeva E.N. et al.* Radioactive inventories within the East-Ural radioactive state reserve on the Southern Urals // Radioprotection. 2009. Vol. 44, № 5. P. 747–757.
7. *Любашевский Н.М., Стариченко В.И.* Адаптивная стратегия популяций грызунов при радиоактивном и химическом загрязнении среды // Радиационная биология. Радиоэкология. 2010. Т. 50, № 4. С. 405–413.
8. *Оленев Г.В.* Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике: (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
9. *Колчева Н.Е.* Стертость зубов как критерий возраста малой лесной мыши при анализе возрастной структуры популяции // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. Спецвыпуск. С. 77–80.
10. *Трудюлюбова М.Г.* Количественное определение РНК и ДНК в субклеточных фракциях клеток животных // Современные методы в биохимии / под ред. В.Н. Ореховича. М. : Медицина, 1977. С. 313–316.
11. *Асатиани В.С.* Методы биохимических исследований. М. : Медгиз, 1956. 461 с.
12. *Davidson M.B., Berliner J.A.* Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon // Amer. J. Physiol. 1974. Vol. 227. P. 79–87.
13. *Schneider C.W.* Intracellular distribution of enzymes. 111. The oxidation of octanoic acid by rat liver fractions // J. Biol. Chem. 1948. Vol. 176. P. 259–266.
14. *Ильина Л.И.* Белковый обмен в ядрах печени и тонкого кишечника при экспериментальной острой лучевой болезни // Медицинская радиология. 1958. Т. 3, № 5. С. 20–24.
15. *Fletcher M.J.* A colorimetric method for estimating serum triglycerides // J. Clin. Chim. Acta. 1968. Vol. 22, № 3. P. 393–397.
16. *Bradford M.M.* A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248–254.
17. *Токарева М.И., Селезнева И.С.* Биохимия : в 3 ч. Екатеринбург : ГОУ ВПО УГТУ–УПИ, 2005. Ч. 2. С. 23.
18. *Данченко Е.О., Чиркин А.А.* Новый методический подход к определению концентрации гликогена в тканях и некоторые комментарии по интерпретации результатов // Судебно-медицинская экспертиза. 2010. № 3. С. 25–28.
19. *Боровиков В.* STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. 2-е изд. СПб. : Питер, 2003. 688 с.
20. *Саркисов Д.С.* О некоторых особенностях регенерации внутренних органов у млекопитающих // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1963. Т. 45, № 10. С. 3–12.
21. *Бродский В.Я., Урываева И.В.* Клеточная полиплоидия. Пролиферация и дифференцировка. М. : Наука, 1981. 217 с.
22. *Романова Л.К.* Регуляция восстановительных процессов. М. : МГУ, 176 с.
23. *Кряжмский Ф.В.* Механизм формирования альтернативных типов роста и выживаемость грызунов // Журнал общей биологии. 1989. Т. 50, № 4. С. 481–490.
24. *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М. : Наука, 1968.
25. *Grigorkina E.B., Olenov G.V.* East urals radioactive trace: adaptive strategy of rodents' population // Radioprotection. Vol. 46, № 6. P. 437–443.

Поступила в редакцию 15.07.2013 г.;

повторно 19.01.2014 г.;

принята 15.02.2014 г.

Орехова Наталья Александровна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории популяционной радиобиологии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).
E-mail: naorekhova@mail.ru

Natalia A. Orekhova

Laboratory of Population Radiobiology, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation.

E-mail: naorekhova@mail.ru

Biochemical analysis of liver in small wood mouse (*Apodemus uralensis*), trapped within the East-Urals radioactive trace

This work was supported by the Programme of interdisciplinary research between the Institute of UrB RAS and state-run corporations of the Russian Federation (project №12-M-24-2016).

We carried out a biochemical analysis of liver tissue for the contents of water, glycogen, total lipids, nuclear and cytoplasmic proteins, DNA and RNA in small wood mouse (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811), trapped within natural and radioactivity habitat – the area of the East-Ural Radioactive Trace (EURT; The Kyshtym radiation accident in the South Urals in 1957) was carried out. The density of soil contamination by ^{90}Sr on the areas of trapping was 43.7 kBq/m² and 6740-16690 kBq/m², respectively. In the studied samples of immature yearlings of type II ontogeny, variability of liver weight (from 480 to 1400 mg) and its constituent components is positively correlated with body weight (12 to 23 g) and is due to varying age groups of animals (from 2 to 4 months). A substantial increase in liver weight was found in the process of growth of animals within the EURT area as compared with control ones. The regression model describing the dependence of the structural components content of the liver, expressed in mg /organ, on body weight indicates particularly mechanisms morphogenesis of the organ in animals within the EURT area. The content of cytoplasmic proteins, RNA, water and total lipids of the liver in the process of animals growth within the EURT area is increased to a greater extent than in control, as follows by comparing the coefficients of regression equations b_1 (b_1 control < b_1 EURT). Less pronounced contribution to the age variability of the organ is made by the content of DNA, glycogen and nuclear proteins: (b_1 control > b_1 EURT). Thus, the mechanisms underlying age-related changes in the liver on the EURT should include enhancing its hydration, accumulating cytoplasmic proteins, lipids and RNA as signs of tissue-specific metabolic activation and the presence of functionally more mature cell forms. Also, less pronounced, in comparison to control, processes of biosynthesis of DNA and nuclear proteins and glycogen indicate the confining proliferation, polyploidization and hepatocyte-synthesizing activity of glycogen in increasing the liver weight. The degree of deviation from the “norm” of structural and functional characteristics with increasing the weight (age) of animals increases, which reflects the importance of such factors as the lifetime of the organism in conditions of radioactive contamination. Taking into account the polyvalence of rodents with a nonspecific «trigger» mechanism of switching from the type II ontogeny with a total life duration of 13-14 months to the type I, featuring a shorter (3-5 months) lifecycle, revealed differences between control and impact animals are manifestations of a developmental intraspecific variation in the growth rate and differentiation of tissues. Radiation exposure, requiring functional metabolic activation of vital physiological systems, causes a shortened period of the definitive structures of the organ and their fixation on earlier, than in control, ontogeny stages. The identified

effects of radiation exposure should be considered as an epigenetic mechanism of switching rodents' development to a shorter life cycle, conditioning an increase in the growth rate and differentiation of tissues.

The article contains 3 figures, 1 table, 25 ref.

Key words: the EURT area; *Apodemus uralensis*; biochemical analysis; liver; ontogenetic variability.

References

1. Orlova EV, Balykin MV, Gabitov VKh. Structural changes in dog liver during adaptation to high altitude. *Byulleten' eksperimental'noy biologii i meditsiny – Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 1997;123(6):619-622.
2. Nersesova LS, Gazaryanz MG, Mkrtchyan ZS, Meliksetian GO, Pogolian LG, Pogolian SA, Pogolian LL, Karalova EM, Avetisyan AS, Abroian LO, Karalian ZA, Akopian ZhI. Influence of ionizing radiation on enzymatic activity and state of nucleus-nucleolar apparatus in rat hepatocytes. *Radiatsionnaya biologiya. Radioecologiya – Radiation Biology. Radioecology*. 2013;53(1):55-62. In Russian
3. Shishkina LN, Materii LD, Kudiasheva AG, Zagorskaia NG, Taskaev AI. The structural-functional disorders in the liver of wild rodents from areas of the accident at the Chernobyl Atomic Electric Power Station. *Radiobiologiya – Radiobiology*. 1992;32(1):19-29. In Russian
4. Ustinova AA, Ryabinin VE. Adaptation effects in the 70th generation of mice from radio-nuclide-polluted territories in the South Urals, RUSSIA. *International Journal of Environmental Studies*. 2003;60(5):463-467. doi:10.1080/0020723032000093964
5. Moskvitina NS, Kohonov EV. Some health indicators of various red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pall.) population groups of Gorny Altai. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2012;2(18):186-193. In Russian, English Summary
6. Molchanova IV, Pozolotina VN, Karavaeva EN, Mikhailovskaya LN, Antonova EV, Antonov KL. Radioactive inventories within the East-Ural radioactive state reserve on the Southern Urals. *Radioprotection*. 2009;44(5):747-757. doi: 10.7868/S086980311401010X
7. Lyubashevskiy NM, Starichenko VI. The adaptive strategy of rodents populations at radioactive and chemical environmental pollution. *Radiation Biology. Radioecology*. 2010;50(4):405-413. In Russian
8. Olenov GV. Alternative types of ontogeny in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics: an ecological analysis. *Ekologiya*. 2002;5:341-350.
9. Kolcheva NE. Tooth wear as a criterion of *Sylvaemus uralensis* age during the analysis of the population age structure. *Vestnik Orenburg State University*. 2009;Spec. Iss. (Part I):77-80. In Russian
10. Trudolyubova MG. Kolichestvennoe opredelenie RNK i DNK v subkletochnykh fraktsiyakh kletok zhivotnykh [Quantitative determination of DNA and RNA in subcellular fractions of animal cells]. *Sovremennye metody v biokhimii* [In: *Modern methods in biochemistry*]. Orekhovich VN, editor. Moscow: Medicine; 1977. p.313-316. In Russian
11. Asatiani VS. Metody biokhimicheskikh issledovaniy [Methods of biochemical research]. Moscow: Medgiz; 1956. 461 p. In Russian
12. Davidson MB, Berliner JA. Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon. *Amer. J. Physiol*. 1974;227:79-87.
13. Schneider CW. Intracellular distribution of enzymes. III. The oxidation of octanoic acid by rat liver fractions. *J. Biol. Chem*. 1948;176:259-266.
14. Ilina LI. Belkovyy obmen v yadrakh pecheni i tonkogo kishechnika pri eksperimental'noy ostroy luchevoy bolezni [Protein metabolism in the nuclei of liver and small intestine in

- experimental acute radiation sickness]. *Meditinskaya radiologiya*. 1958;3(5):20-24. In Russian
15. Fletcher MJ. A colorimetric method for estimating serum triglycerides. *J. Clin. Chim. Acta*. 1968;22(3):393-397.
 16. Congdon RW, Muth GW, Splittgerber AG. The binding interaction of Coomassie Blue with protein. *Analytical Biochemistry*. 1993;213(2):407-413. Available at: <http://dx.doi.org/10.1006/abio.1993.1439>
 17. Tokarev MI, Seleznev IS. Biokhimiya [Biochemistry]. In three parts. Part 2. Ekaterinburg: GOU VPO UGTU-UI; 2005. p.23. in Russian
 18. Danchenko EO, Chirkin AA. A new approach to the determination of glycogen concentration in various tissues and comments on the interpretation of its results. *Sud Med Ekspert*. 2010;3:25-28. In Russian
 19. Borovikov V. STATISTICA. Art of data analysis on PC: For professionals. Saint Petersburg: Piter; 2003. 688 p. In Russian
 20. Liozner LD. Organ regeneration. A study of developmental biology in mammals. Carlson BM, editor. Moscow: Institute of Experimental Biology, Academy of Medical Sciences of the USSR; 1974. 330 p.
 21. Brodskiy VY, Uryvaeva IV. Genome multiplication in growth and development. Biology of polyploid and polytene cells. Cambridge: University Press; 1985. 305 p.
 22. Romanova LK. Regulatsiya vosstanovitel'nykh protsessov [Regulation of regenerative processes]. Moscow: Moscow State University; 1984. 176p. In Russian
 23. Kryazhimskii FV. Mekhanizm formirovaniya al'ternativnykh tipov rosta i vyzhivaemost' gryzunov [Mechanism of formation of alternate growth types and rodent survival]. *Zhurnal Obshchei Biologii*. 1989;50(4):481-490. In Russian
 24. Shmalgausen II. Faktory evolyutsii. Teoriya stabiliziruyushchego otbora [Factors of evolution. Theory of stabilizing selection]. Moscow: Nauka; 1968. 452 p. In Russian
 25. Grigorkina EB, Olenov GV. East-Urals radioactive trace: adaptive strategy of rodents' population. *Radioprotection*. 2011;46(6):437-443.

Received 15 July 2013;

Revised 19 January 2014;

Accepted 15 February 2014

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых оригинальных исследований (*теоретические и экспериментальные статьи*) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании. Кроме того, публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам, рецензии и хроника. Все статьи, поступающие в редакцию журнала, подлежат обязательному рецензированию. В настоящее время публикации осуществляются на некоммерческой основе. Полнотекстовые версии вышедших номеров размещены на сайте журнала: <http://journal.tsu.ru/biology>. Основные требования к представляемым статьям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных, правильное оформление рукописи.

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» является реферируемым, рецензируемым, включен в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук».

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия (свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.), ему присвоен международный стандартный номер серийного издания (ISSN 1998-8591). «Вестник Томского государственного университета. Биология» выходит ежеквартально и распространяется по подписке, его подписной индекс 44024 в объединенном каталоге «Пресса России».

Адрес редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Биологический институт.

Председатель редакции журнала – д-р биол. наук, профессор С.П. Кулижский

E-mail: soil@land.ru

Ответственный секретарь редакции журнала – канд. биол. наук Е.Е. Акимова

Факс (382-2)-529-853

E-mail: biotsu@rambler.ru

The scientific journal “Tomsk State University Journal of Biology” publishes the results of the completed original researches (theoretic and experimental articles) in different areas of contemporary biology which have not been published before in this or any other edition. Besides it includes descriptions of conceptually new methods of research, round-up articles on particular topics, reviews and chronicle.

The decision on publication is taken by the scientific editorial board after reviewing, considering its correspondence to the subject area of the journal, topicality of the problem, scientific and practical novelty and value, professionalism of work execution including statistical treatment of data research materials and quality of material preparation and presentation.

The main requirements to the articles are novelty and validity of factual material, clarification and brevity of the summary, reproducibility of experimental data and appropriate presentation of the manuscript (to know more about the requirements to the rules of material presentation, please, see “Presentation rules”). **The medium term of publication is 3–6 months after receiving a paper variant of the package of documents.**

It is given an international standard serial edition number (ISSN 1998-8591).

All articles received by the editorial board are to be reviewed. Publications in the journal are free (on non-commercial basis).

“Tomsk State University Journal of Biology” is issued quarterly and is **distributed by subscription only**; its subscription index can be found in the unified catalogue “The Press of Russia”. Full-text versions of the issued editions are available at “Archives”.

Address: Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., Tomsk, 634050, Russia.

Chairman – Sergey P. Kulizhskiy, Dr., Prof.

E-mail: soil@land.ru

Executive secretary – Elena E. Akimova, PhD

Fax (382-2)-529-853

E-mail: biotsu@rambler.ru

Научный журнал

ВЕСТНИК

Томского государственного университета

БИОЛОГИЯ

2014. № 2 (26)

Редактор	К.Г. Шилько
Корректор	А.Н. Воробьева
Редактор-переводчик	М.Б. Кузьменко
Оригинал-макет	А.И. Лелоюр
Дизайн обложки	Л.В. Кривцова

Подписано в печать 19.06.2014 г. Формат 70х108^{1/16}.
Усл. печ. л. 15,2. Тираж 500 экз. Заказы № 429, 430.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании
Издательского Дома Томского государственного университета
634050, г. Томск, Ленина, 36
Телефон 8+(382-2)-53-15-28