МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2013 № 2 (22)

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

Вестник Томского государственного университета. Биология
2012 № 2 (22)

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

БОТАНИКА

ЗООЛОГИЯ

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Tomsk State University Journal of Biology
2013 № 2 (22)

CONTENTS

AGROCHEMISTRY AND SOIL SCIENCE

BIOTECHNOLOGY AND MICROBIOLOGY

BOTANY

ZOOLOGY

PLANT PHYSIOLOGY

BRIEF REPORTS

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 7–22

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.48
doi: 10.17223/19988591/22/1

А.Г. Дюкарев, Н.Н. Пологова

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

ПОЧВЫ ПРИПОСЕЛКОВЫХ КЕДРОВНИКОВ

Припоселковые кедровники как производные экосистемы наследуют фоновые условия среды и сформированы в местообитаниях с широким разнообразием условий увлажнения и почвообразующих пород. Приуроченность к речным долинам определяет формирование сложных сочетаний почвенного покрова в каждом массиве кедровника. Выделяются несколько уровней неоднородности: зональный – определяемый климатическими условиями, региональный – обусловленный положением в макрорельефе, локальный – связанный с неоднородностями микрорельефа и положением почвы в системе эдификаторного поля древостоя. Почвы кедровников отличаются рыхлым сложением верхних горизонтов, высоким содержанием гумуса. Состав и свойства почв определяют устойчивость и продуктивность кедровых насаждений. На почвах с высоким содержанием гумуса формируются кедровники паркового типа с низкой устойчивостью к вредителям и болезням. На оподзоленных почвах формируются более устойчивые кедровники таежного типа со сложной структурой древостоя. Современная деградация древостоев обусловлена их ускоренным развитием, высоким уровнем антропогенных нагрузок и отсутствием возобновления.

Ключевые слова: *подтайга; припоселковые кедровники; почвообразующие породы; почвы; дерновый горизонт; гумус.*

Введение

Особенности формирования кедровников исторически обусловлены динамикой растительного покрова в голоцене и земледельческим освоением территории Западной Сибири. На юге таежной зоны кедр постоянно присутствует в долинных и заболоченных местообитаниях, но редко становится доминантом. В подтайге кедр расселяется по долинам небольших рек и заболоченным логам. Речные долины связывают горные и равнинные ареалы кедровых лесов. Припоселковые кедровники – участки леса, окультуренные в процессе заселения Сибири, формирование которых сопряжено с развитием земледелия и образованием сельской общины. Земледельческое освоение Сибири шло по приречным территориям, при этом осваивались наиболее плодородные почвы с устойчивым увлажнением. Именно в таких местах при относительно высоком плодородии серых и темно-серых почв, сумме годо-

вых осадков в 500–600 мм был минимальный риск земледелия. При высокой экологической, биологической и социальной значимости кедр мало пригоден для строительства. Поэтому в окрестностях деревень кедр сохранялся, вырубались преимущественно сопутствующие породы: береза – на дрова, сосна, пихта и ель – на строительство. Таким образом, формировались орехоплодные плантации – «кедровые сады». Чем крупнее деревня, тем больше и однороднее кедровник. Благодаря крестьянской заботе до наших дней сохранились кедровые насаждения в Кемеровской, Омской, Новосибирской и Тюменской областях. Наиболее крупные и ценные массивы припоселковых кедровников находятся на юге Томской области и на севере Кемеровской. Как уникальные природные экосистемы припоселковые кедровники отнесены к лесам высокой категории защитности и выделены в особо охраняемые природные территории [1]. Низкий потенциал естественного возобновления также служит причиной отнесения припоселковых кедровников к защитным категориям леса.

Формируясь в богатых местообитаниях при отсутствии конкуренции со стороны других пород, древостои здесь отличаются высокой скоростью биологических процессов и продуктивностью. При продолжительности жизни кедра более 350 лет в припоселковых кедровниках древостои достигают оптимума в 100–120 лет, а после 160 лет начинаются процессы старения и деградации. Только единичные деревья переживают 200-летний рубеж. Практически все современные припоселковые кедровники находятся в фазе естественного старения и деградации. Сохранившиеся массивы образуют своеобразный экологический каркас территории, лесной покров которой сильно трансформирован при освоении, обеспечивают условия сохранения биологического разнообразия. В Томской области разрабатывается программа сохранения, восстановления и расширения припоселковых кедровников как доставшееся в наследство национальное достояние. Однако при ее реализации необходимо учитывать лесорастительные условия, отражением которых являются почвы.

Цель настоящей работы – исследование разнообразия почв припоселковых кедровников и выявление связи между свойствами почв и состоянием насаждений.

Материалы и методики исследования

Разнообразие и особенности почв припоселковых кедровников определяются спецификой условий их местоположения. Расположение кедровников соответствует размещению населенных пунктов, возле которых сохранились припоселковые массивы леса. Это монолитные ареалы площадью от 10 до 350 га, окружающие село, приуроченные к долинным и придолинным склоновым местообитаниям, со своей историей формирования, специфичным покровом из видов как унаследованных от коренной растительности,

так и связанных с преобладающей породой – кедром. Кедровые насаждения припоселкового типа являются преобразованными биогеоценозами начиная от их целевого формирования как чисто кедровых вплоть до нарушений при современной антропогенной нагрузке. Как производные экосистемы припоселковые кедровники наследуют фоновые условия среды и сформированы в местообитаниях с широким разнообразием условий увлажнения и почвообразующих пород. Однако большинство из них приурочено к дренированным местоположениям, сложенным суглинистыми отложениями. Исключение составляет только несколько кедровников, сформированных на супесчаных отложениях террас Томи (у с. Ярское) и Оби (Баталино, Кандаурово, Красный Яр). Основная часть припоселковых кедровников Томской области и севера Кемеровской области расположена на Томь-Яйском междуречье (более 35), значительно меньшая – на территории Обь-Томского междуречья (11 кедровых массивов). Для остальной территории юго-востока Западной Сибири отмечаются единичные массивы, приуроченные к шлейфам Салаирского кряжа и Кузнецкого Алатау, речным долинам и разного уровня террасам.

Томь-Яйское междуречье, располагаясь на стыке Алтае-Саянской горной области и Западно-Сибирской равнины, по природным условиям отличается от большей части территории Томской области. В геолого-геоморфологическом отношении это древняя равнина, воздымание которой связано с формированием Колывань-Томской складчатой зоны. Глины и суглинки тайгинской свиты перекрывают смятые в складки глинистые и песчаные сланцы палеозойского фундамента, который местами вскрывается в долине р. Тугояковка. С поверхности тайгинские глины перекрыты толщей лессовидных отложений субаэрально-перигляциальной аккумуляции разных этапов оледенения. Рельеф междуречья заметно всхолмлен, изрезан густой системой речных долин, логов и увалов. Степень расчленения и положение линии водоразделов формирует различные формы склонов и местных водоразделов – от узких выпуклых до плоских слабопокатых поверхностей с интенсивностью расчленения от 0,4 до 0,6 км/км^2 и глубиной вреза от 15–20 до 40–60 м. Территория имеет разветвлённую сеть рек и ручьёв. Основные реки (Басандайка, Ушайка, Тугояковка) относятся к категории малых рек с глубоко врезанными долинами. По характеристикам стока реки имеют предгорный характер. Днища долин неширокие, плоские, часто заболоченные, в естественном состоянии заняты темнохвойными лесами, в составе которых преобладает ель, присутствуют кедр и пихта. Почти возле каждого поселка имеются искусственные водоёмы – пруды, наиболее крупные из них находятся возле сел Лучаново, Аксеново и Белоусово.

Обь-Томское междуречье – это озерно-аллювиальная равнина среднечетвертичного возраста с неглубоким на юге и глубоким на севере залеганием палеозойских пород. Сочетание на небольших пространствах поверхностей, сложенных сверху облессованными макропористыми суглинками древней равнины, ложбин древнего стока с пестрым переслаиванием су-

песей, суглинков и песков, разного уровня террас формирует здесь широкий спектр лесорастительных условий. Однако исторически осваивалась территория древней равнины с суглинистыми отложениями и относительно богатыми почвами пригодными для земледелия. Здесь и расположено большинство поселений и сформированных рядом с ними припоселковых кедровников. Для поверхности древней равнины характерен плоский, осложненный суффозионно-просадочными понижениями рельеф. Расчлененность логами и лощинами обеспечивает относительно хороший дренаж, поэтому степень заболоченности здесь невысокая и территория практически полностью распахана.

Обь-Шегарское междуречье сложено с поверхности лессовидными пористыми суглинками, характеризуется плоской поверхностью с неглубоким врезом водотоков и залеганием почвенно-грунтовых вод. Обские и Томские террасы отличаются широким разнообразием отложений (от грубозернистых песков до глин). Однако кедровники сформированы преимущественно на супесях и слоистых супесчано-глинистых почвообразующих породах, обеспечивающих оптимальные для кедра условия увлажнения.

Погодные условия являются определяющими цикличность плодоношения и возобновления кедра. По климатическому районированию Западной Сибири [2] Томь-Яйское междуречье входит в состав Томь-Чулымского климатического округа. Климат формируется под влиянием горных сооружений Кузнецкого Алатау, проявляющихся примерно до долины р. Чулым. Так, на западных склонах повышается количество осадков за счет конвективного их происхождения вследствие развития восходящих токов при приближении воздушных масс к этим служащим барьером поднятиям. Поэтому Томь-Яйское и Томь-Обское междуречья обособляются не только по термическому режиму, но и по атмосферному увлажнению. По метеорологическим данным годовое количество осадков варьирует от 517 мм у подножья Томь-Яйского водораздела (ст. Томск) до 616 мм на его вершине (ст. Тайга). На Обь-Шегарском междуречье осадков выпадает несколько меньше (490–515 мм), что и обеспечивает лесостепной облик антропогенных ландшафтов.

Осадки в течение года распределены неравномерно: с мая по сентябрь выпадает более половины годового количества, и около 30% приходится на зимние осадки. Мощность снежного покрова в лесу и на распаханных массивах заметно отличается. Согласно данным исследования многолетней динамики снежного покрова Лучановского стационара [3] средняя мощность снега в лесу составила 61 см (максимальная – 72 см), на пашне южного и северного склона – 50 и 55 см соответственно. При этом в кедровнике снежный покров более равномерный, а глубина промерзания меньше – до 40 см [4, 5]. В течение сезона на суглинистых почвах в травяных типах кедровников формируется благоприятный водный режим. Однако на Обь-Томском междуречье в результате действия Томского водозабора под кедровниками, формирующимися на террасах, отмечаются признаки иссушения, что проявляется в снижении их продуктивности [6].

Температурный режим почв междуречий также различается. На Томь-Яйском междуречье суммы активных температур возрастают от Тайги (1 610°С) к Томску (1 750°С). Увеличивается в этом же направлении и продолжительность безморозного периода, что важно для плодоношения и возобновления кедра. Среднегодовая температура в пределах этих территорий изменяется от –0,6 до –1,0°С. На Томь-Обском и Обь-Шегарском междуречьях климат формируется отчасти под отепляющим влиянием двух больших рек Оби и Томи, что проявляется сильнее в переходные сезоны и в целом обусловливает увеличение продолжительности безморозного периода. Среднегодовая температура составляет –0,3°. В последние десятилетия отмечается повышение среднегодовых температур, что, возможно, и является причиной ускорения деградационных процессов в припоселковых кедровниках, интенсивного размножения энтомовредителей и внедрения новых видов.

Коренная растительность Томь-Яйского междуречья к началу XXI в. была сильно трансформирована вырубками и пожарами, а в настоящее время до 80% плакорных позиций и пологих склонов в бассейне р. Ушайка и Басандайка занимают пашни. Сохранились лишь фрагменты естественного растительного покрова, отражающие зональные особенности. На наиболее увлажняемых вершинах основного водораздела отмечаются фрагменты темнохвойно-березовой, темнохвойно-осиновой и кедрово-елово-пихтовой тайги [7]. В этих лесах обильны травостой с преобладанием крупно- и высокотравья (сныть, борец, скерда, василистник, молочай, копьевник), а также крупно-папоротниковые куртины. Крупнотравные сообщества чередуются с участками мелкотравного леса. Для богатых мезофитных коренных сообществ характерно отсутствие мохового покрова. Подтаежные леса, занимающие склоны основного водораздела, представлены вторичными осиново-березовыми лесами с богатым травостоем, в составе которого много таежных видов. Однако первые исследователи Сибири отмечали в окрестностях Томска широкое распространение лесов с участием кедра. К долинам приурочены заболоченные темнохвойные леса, в составе которых всегда присутствует кедр.

Обь-Томское междуречье по растительному покрову относится к подзоне мелколиственных лесов (подтайге). На древней равнине, сложенной покровными суглинками, наиболее распространены производные осиново-березовые и березово-осиновые травяные леса. Коренные сосново-березовые леса сохранились небольшими островами среди лиственных молодняков и пашни. Темнохвойных лесов немного, они располагаются преимущественно на низких террасах рр. Томи и Оби. В составе древостоев ложбин древнего стока и террас преобладает сосна. Специфический характер подтаёжных сосновых лесов проявляется в составе травяно-кустарничкового покрова: наряду с распространением таёжных растений отмечается широкое участие луговолесных видов. На слабодренированных местоположениях в верховьях рек формируются травяно-сфагновые и хвощево-зеленомошные кедровники, а

также осоково-вейниковые и осоковые березняки. На Обь-Шегарском междуречье господствуют агроландшафты, леса представлены преимущественно лиственными молодняками, в большинстве своем переувлажнёнными.

Почвенный покров. Припоселковые кедровники являются биогеоценозами производного типа, наследующими фоновые условия среды. Почвенный покров соответствует их географическому положению. К вершинам Томь-Яйского междуречья приурочены глубокооподзоленные почвы, которые с уменьшением высотных отметок замещаются светло-серыми и серыми почвами. На шлейфах водораздела преобладают темно-серые почвы с мощностью гумусового горизонта до 50 см. На Обь-Томском и Обь-Шегарском междуречье кедровники формируются на темно-серых и серых почвах с менее выраженной профильной дифференциацией. Внутриландшафтные закономерности связаны с местоположением почв в рельефе. К вершинам склонов приурочены менее плодородные серые почвы, на пологих склонах при дополнительном увлажнении делювиальными водами формируются темно-серые почвы с признаками луговатости, а на шлейфах в нижней части склонов – луговые и дерново-глеевые намытые. Лога или долины малых рек на междуречьях, как правило, заболочены.

На двучленных и супесчаных отложениях террас кедровники формируются на дерново-подзолистых и светло-серых почвах. Приуроченность к придолинным, преимущественно склоновым местоположениям определяет формирование закономерных сочетаний почвенного покрова в каждом массиве кедровника. Для плакорных местообитаний типичны зональные автоморфные почвы. Для склоновых позиций – почвы транзитно-аккумулятивного и элювиального ряда, аккумулятивных – полугидроморфные и гидроморфные почвы. Выявленные закономерности распределения почв с разной долей участия компонентов отмечаются и в каждом кедровом массиве, но в целом на почвы склоновых позиций приходится большая часть их территории.

Почвенный покров определяет продуктивность и устойчивость кедровых насаждений. Если на темно-серых почвах формируются подверженные вредителям и болезням кедровники паркового типа, то на серых оподзоленных почвах с дерново-глеевым компонентом формируются кедровники таежного типа со сложной структурой древостоя.

Результаты исследования и обсуждение

Припоселковые кедровники как искусственные образования азональны по своей сути и формируются в широком спектре эдафотопов [8]. Основная часть обследованных нами кедровников приурочена к ландшафтам подтайги Томь-Яйского междуречья с зональными серыми почвами в сочетании со светло-серыми и дерновыми глубокооподзоленными. В северной лесостепи с преобладанием в почвенном покрове черноземов кедровники более редки

и приурочены к современным и реликтовым речным долинам, что обусловлено высокой требовательностью кедра к влаге, особенно к влажности воздуха. Поэтому признаки луговатости – более рыхлое сложение гумусовых горизонтов, повышенное содержание гумуса и агрегированность, являются характерными для почв кедровых биогеоценозов этой подзоны.

Один из наиболее южных припоселковых кедровников – Базойский, представляет собой «окультуренную» часть естественного массива леса, сформировавшегося в широкой прадолине р. Кинды. Автономным компонентом в почвенном покрове территории являются черноземы. Однако распространение черноземов в кедровнике ограничено только самой верхней частью склона. На основной же части лесного массива преобладают в различной степени гидрометаморфизированные почвы: от лугово-черноземной до луговой и лугово-болотной (по классификации почв 1977 г.) в нижней части склона.

На плоской, с небольшим уклоном к р. Кинда поверхности, в разнотравно-папоротниковом кедровнике нами исследован ***чернозем гидрометаморфизированный*** [*AU-AUca-ABztca-Bcaq-Ccag*]. Собственно гумусовый горизонт интенсивно черного цвета, мощностью 52 см, хорошо оструктурен. Среди структурных элементов, особенно в верхней части горизонта, преобладают различного размера копролиты. Ниже структура трансформируется в комковато-зернистую и творожистую (мелкозернистую). Бурное вскипание от HCl отмечается уже в гумусовом горизонте с глубины 39 см. Переходный горизонт перерыт землероями и поэтому неоднородный по окраске. Срединные горизонты, сложенные карбонатными суглинками, уплотнены и более тяжелые по гранулометрическому составу. Грязно-бурые тона в окраске метаморфических горизонтов, сизоватые и охристые разводы на переходе к почвообразующей породе, карбонаты в форме мелких журавчиков свидетельствуют о дополнительном увлажнении почв, что создает благоприятные условия для развития кедра в зоне современной (антропогенной, по мнению многих авторов) лесостепи. В нижней части склона на поверхности гумусово-гидрометаморфизированной почвы накапливаются перегнойные горизонты различной мощности. Несмотря на избыточное увлажнение, здесь также формируются высокопродуктивные, с некоторой разреженностью древостоя кедровники. Примером является Пихтовский припоселковый кедровник, расположенный в долине притока р. Баксы.

Темно-серые почвы [*AU-AUel-ABzt-B(t)-Ccag*] формируются на карбонатных лессовидных суглинках в условиях ослабленной дренированности или дополнительного увлажнения на выположенных склонах под кедровниками крупнотравными. Богатый состав наземного покрова и высокая биологическая активность обусловливают быстрое разложение опада и поступление питательных веществ в почву, накопление гумуса. Поэтому для этих почв также характерны хорошо развитый гумусовый профиль с мощностью до 50 см и признаки зоотурбаций в нижней части. Однако окраска горизон-

та менее интенсивная, структура содержит больше комковатых элементов, в нижней и переходной части отмечается белесоватая присыпка. Как правило, в темно-серых почвах выделяется текстурный горизонт с различной степенью выраженного иллювиального процесса. Карбонаты выщелочены за пределы почвенного профиля и отмечаются только в почвообразующей породе. Признаки оглеения слабо выражены.

Серые почвы (*AU-Ael-AEL–ELB-BT-C*) – наиболее распространенный и вариабельный по свойствам тип почв в припоселковых кедровниках. Гумусовый профиль, как и у темно-серых почв, может достигать 40–45 см. Однако мощность собственно гумусового горизонта, который в верхней части темно-серого, а в нижней – белесовато-серого цвета, редко превышает 25 см. Структура комковатая, более мелкая в верхней части горизонта и крупная – в нижней. Гумусовый горизонт обильно пронизан корнями, поэтому сложение рыхлое, с оптимальным водно-воздушным для корневых систем режимом. Серые почвы сильно различаются по развитию элювиального и иллювиального процессов. Элювиальный процесс проявляется в накоплении отмытого мелкозема на поверхности агрегатов и в межагрегатных трещинах верхней части иллювиального горизонта. Иллювиальный горизонт плотный, с комковато-ореховатой структурой, коричневатыми кутанами на поверхности агрегатов и стенках трещин. Степень текстурной дифференциации профиля варьирует от 1,8 до 2,5. Карбонаты выщелочены за пределы почвенного профиля.

Светло-серые почвы (*AY-AEL-EL-ELB-BT-C*) представляют следующую ступень развития элювиального процесса, при котором происходит уменьшение мощности гумусового горизонта, формируется белесый, комковато-плитчатый собственно элювиальный горизонт. Иллювиальный горизонт более плотный, чем в серых почвах, с хорошо сформированной ореховатой структурой и коричневато-бурыми кутанами на ее поверхности. Степень дифференциации профиля высокая и может достигать значений 2,5–3,5. Формируется двучленный по водно-физическим свойствам профиль с замедленным передвижением как латеральных, так и радиальных потоков влаги, ее застоем на поверхности иллювиального горизонта. Такой тип водного режима является благоприятным для кедра. Карбонаты выщелочены за пределы почвенного профиля.

Светло-серые почвы и дерново-подзолистые почвы, формирующиеся на супесчаных отложениях, отличаются менее развитым гумусовым и слабодифференцированным профилем. Неоднородные по составу отложения террас характеризуются замедленным передвижением влаги и ее застоем на более тяжелых прослойках, что создает условия для формирования кедровых древостоев.

При анализе морфологических свойств выявлены общие признаки почв, формирующиеся под кедровыми древостоями: рыхлое сложение корнеобитаемого слоя, его хорошая оструктуренность и аэрируемость, повышенное

содержание гумуса. Наиболее существенным отличием от аналогичных почв окружающих ландшафтов является более высокое увлажнение почв кедровников. Дополнительными источниками увлажнения в кедровниках склоновых местоположений являются поверхностный сток и накопление влаги в «гидрологических ловушках» на перегибах склонов. Кроме того, в кедровом лесу снижается испарение влаги, особенно выраженное под пологом высокотравья, а также накопление на поверхности почв хвойных подстилок, преимущественно в подкроновых парцеллах.

Высока в кедровниках обусловленная рельефом неоднородность почвенного покрова. Основная часть их расположена на склонах различной крутизны, сочетающих элювиальные, транзитные, транзитно-аккумулятивные и аккумулятивные позиции. В элювиальной части развиваются процессы поверхностной и внутрипочвенной деградации, приводящие к уменьшению мощности гумусового горизонта и снижению содержания гумуса. В транзитной части процессы внутрипочвенного выноса и накопления биофильных элементов сбалансированы. В транзитно-аккумулятивных позициях, где поступление влаги и подвижных элементов преобладает над их выносом, формируются почвы с более мощным гумусовым профилем и признаками гидрогенной трансформации. Почвы здесь обогащены гумусом и элементами биофилами, более оструктурены, в напочвенном покрове преобладает высоко- и крупнотравье. С рельефом связано варьирование свойств почв на уровне типа даже в плакорных местоположениях. К примеру, исследования, проведенные в Зоркальцевском припоселковом кедровнике на расположенных недалеко друг от друга пробных площадках размером 0,5 га и перепадами высот в пределах одного метра, выявили существенные различия почвенного покрова (рис. 1). В одном случае на общем фоне темно-серых почв выделяются серые, серые глеевые и гумусово-гидрометаморфические почвы. Основные различия между ними – в варьировании мощности гумусового горизонта (22–38 см) и выраженности признаков гидрогенной трансформации. На другой пробной площади основной фон представлен серыми почвами в сочетании со светло-серыми. Темно-серые почвы занимают значительно меньшую площадь. В аккумулятивных позициях рельефа, где ослаблен поверхностный сток, формируются светло-серые элювиально-глееватые и глеевые почвы.

Внутрибиогеоценотическая изменчивость почв связана с парцеллярной структурой леса. Влияние древостоя в биогеоценозе сказывается через распределение кронами осадков и поступление опада. Эдификаторным влиянием древостоев определяются мощность лесных подстилок, дернового горизонта, плотность сложения гумусового профиля и содержание гумуса в его верхней части. Проведенные ранее исследования [9] показали, что в подкроновой части дерева на поверхность почв поступает больше органического вещества, чем на поверхность фоновой почвы. Поэтому почвы здесь обогащены гумусом и более рыхлого (0,8–0,9 г/см^3) сложения. Наиболее плот-

ное сложение и низкое содержание гумуса отмечены в приствольной части дерева, что прослеживается даже после его отмирания. Кроны уменьшают поступление атмосферных осадков, и влажность почв в подкроновой части всегда ниже, чем в окне. Наибольшая влажность верхних горизонтов почв в парцеллах окон кедрового биогеоценоза, где отмечаются и самые низкие значения объемной массы.

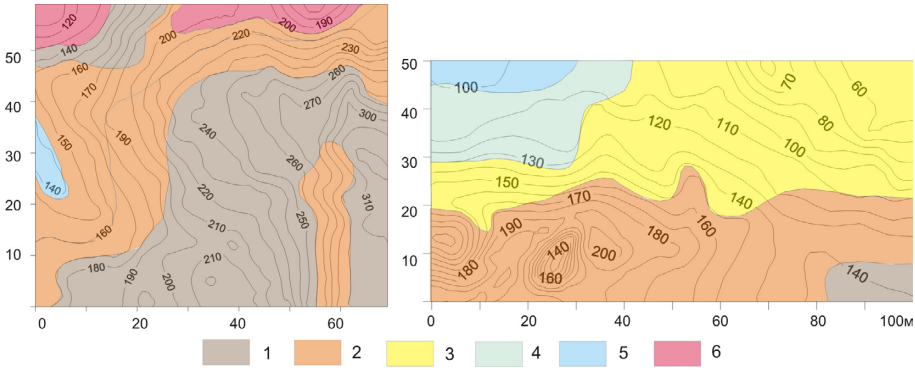


Рис. 1. Разнообразие почв в Зоркальцевском припоселковом кедровнике в связи с изменчивостью рельефа. Почвы: *1* – темно-серая, *2* – серая, *3* – светло-серая, *4* – светло-серая оподзоленная, *5* – светло-серая элювиально-глеевая, *6* – гумусово-гидрометаморфическая (отметки высот условные)

Сказанное относится к естественным и слабонарушенным кедровникам. Антропогенной же трансформации, сопровождаемой вытаптыванием подстилки, уплотнением поверхностных горизонтов и разрушением структуры, наиболее подвержена подкроновая часть дерева. Таким образом, выделяются несколько уровней неоднородности почвенного покрова в кедровниках: зональный – определяемый климатическими условиями, региональный – обусловленный положением в макрорельефе, локальный – связанный с неоднородностями микрорельефа и положением почвы в системе эдификаторного поля древостоя.

Основным фактором дифференциации почвенного покрова на юге таежной зоны является литологический – неоднородность почвообразующих пород. Разнообразие литологической основы анализировалось нами по интегральному показателю – средневзвешенному диаметру гранулометрических фракций, а особенности почвообразовательного процесса и дифференциации профиля – по распределению илистой фракции (рис. 2).

Почвообразующие породы на Томь-Яйском междуречье – покровные лессовидные суглинки, однородные на шлейфах склона и подстилаемые глинами на вершинах водораздела. На территории, где расположены кедровники, глины залегают чаще всего за пределами почвенного профиля, поэтому особых различий в профиле по структуре гранулометрического состава и среднему размеру частиц нет.

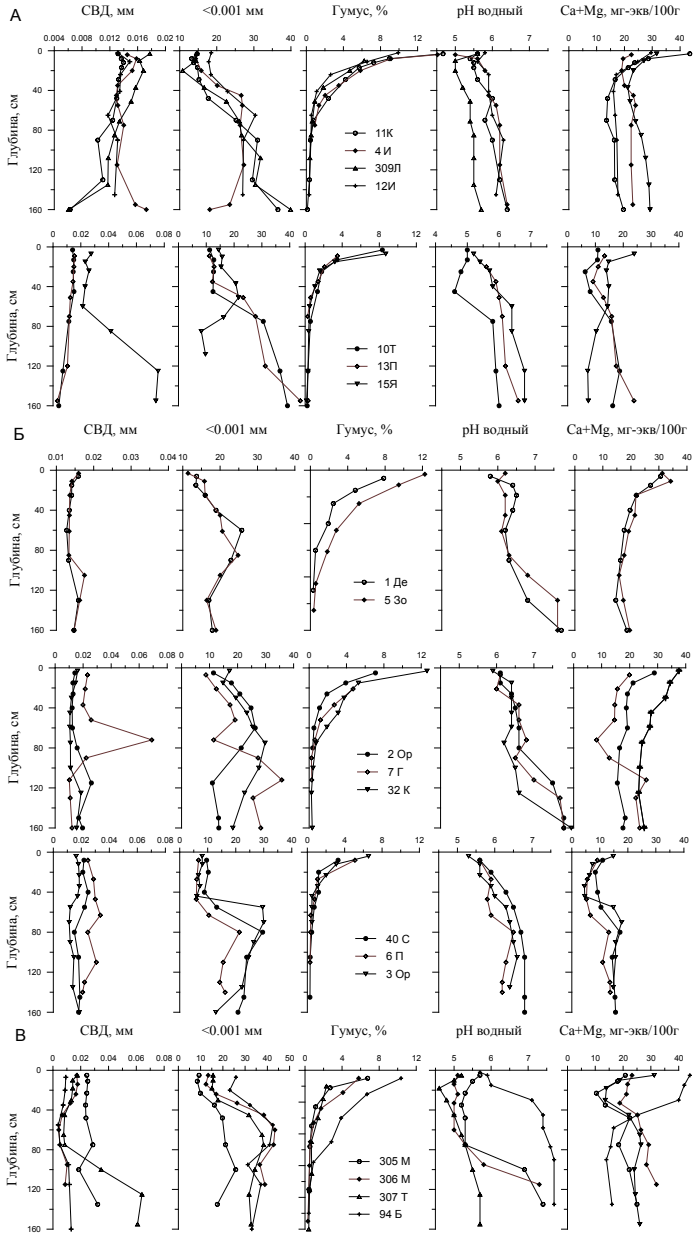


Рис. 2. Свойства почв под кедровниками на Томь-Яйском (*А*), Обь-Томском (*Б*), Обь-Шегарском (*В*) междуречьях Томской области. СВД – средневзвешенный диаметр частиц в гранулометрическом составе. Обозначения почв кедровников – темно-серые: 11К (Конево), 4И (Ипатово), 309Л (Лоскутово), 1Де, 5Ор (Зоркальцево); серые: 12И (Ипатово), 2Ор (Зоркальцево), 7Г (Губино), 32К (Коломино), 305М (Мельниково), 306М (Монастырка), 308Т (Тызырачево); светло-серые: 10Т (Тугояковка), 13П (Плотниково), 15Я (Ярское), 40С (Смокотино), 6П (Петрово); светло-серые элювиально-глеевые: 3Ор (Зоркальцево), аккумулятивно-гумусовая гидрометаморфизованная: 94Б (Базой)

Однако даже глубокое залегание глин ограничивает радиальное передвижение влаги в почвенной толще, приводит при ослаблении поверхностного стока к ее застою, активизации на первых этапах гумусонакопления, а затем и элювиально-глеевых процессов. При незначительных различиях среднего размера фракций почвы Томь-Яйского междуречья характеризуются контрастным распределением илистой фракции. Достаточно широкое варьирование гранулометрических фракций в профиле почв Обь-Томского междуречья соответствует становлению территории как аллювиальной равнины. Кедровники приурочены здесь к широкому диапазону отложений: от слоистых террас и размытых ложбин (Петрово, Губино, Смокотино) до древних равнин с относительно однородными покровными суглинками (Зоркальцево, Коломино). В отличие от почв Томь-Яйского междуречья здесь отмечается элювиально-иллювиальный тип распределения илистой фракции. Причем размеры элювиального выноса близки к его иллювиальному накоплению. Наиболее высокой степенью текстурной дифференциации характеризуются элювиально-глеевые и светло-серые почвы.

Кедровники Обь-Шегарского междуречья сформированы в приречной части и зачастую сочетают признаки аллювиальной и педогенной неоднородности гранулометрического состава. Аллювиальная неоднородность проявляется в изменчивости крупных фракций, педогенная – в элювиально-иллювиальном типе распределения ила. При выходе кедровника за пределы долины неоднородность почв по гранулометрическому составу снижается (Базой, Монастырка).

Исследованные почвы отличаются высокой агрегированностью минерального скелета как на микро-, так и на макроуровнях. Микроуровень в значительной степени унаследован от почвообразующих пород – лессовидных покровных суглинков. Содержание неагрегированной плазмы редко превышает 2%. Содержание наиболее активных микроагрегатов размером >0,25 мм составляет 35–50%. Макроуровень, особенно верхних горизонтов, сформировался при высокой биологической активности и новообразовании гумуса в верхней части профиля. В составе макроагрегатов также преобладают водопрочные размером более 1 мм, а содержание агрономически ценных, размером 1–3 мм, достигает 60–70%.

Мощность гумусового горизонта варьирует от 20–30 см в серых оподзоленных почвах до 40 см – в темно-серых. При дополнительном увлажнении на делювиальных шлейфах склонов мощность гумусового горизонта возрастает до 45–50 см. Содержание гумуса в поверхностных дерновых горизонтах высокое и очень высокое (8–12%), снижается на глубине 10–20 см до 3–4% в серых и до 5–7% – в темно-серых почвах. На глубине 30–40 см различия в содержании гумуса между серыми и темно-серыми почвами возрастает. Содержание гумуса на глубине 30–40 см в темно-серых почвах варьирует от 2,3 до 2,8%, в серых – от 0,9 до 1,8%. Соответственно эти почвы различаются по запасам гумуса. Причем в целом отмечаются более вы-

сокие запасы гумуса в почвах Обь-Томского междуречья. Состав гумуса в темно-серых почвах гуматный (Сгк/Сфк 1,7–2,0) с преобладанием фракции гуминовых кислот, связанных с кальцием. В серых почвах (Сгк/Сфк 1,1–1,5) содержание второй фракции гуминовых и фульвокислот примерно равны. Светло-серые почвы (Сгк/Сфк 0,7–0,9) отличаются значительным содержанием в составе гумуса фульвокислот и первой фракции гуминовых кислот.

Базовые характеристики почв определяют продуктивность и современное состояние кедровых насаждений. Если на почвах с высоким содержанием гумуса формируются чистые разреженные кедровники паркового типа (Лучаново, Петрово, Ипатово, Аксеново, Богашово, Протопопово, Тугояковка, Косогорово, Мельниково), то на серых оподзоленных почвах кедровники имеют таежный облик (Петухово, Белоусово, Ярское, Смокотино, Нагорный Иштан, Конево, Тызырачево), где в древостое, особенно в отдаленных от поселка участках, присутствуют сосна, пихта и ель.

Проведен анализ связи между продуктивностью кедровников и запасами гумуса в почвах. В расчет брались таксационные выделы с возрастом кедра 130–150 лет в плакорных местообитаниях. При ординации почв исследованных выделов по возрастанию запасов гумуса выявляются интересные тенденции изменения продуктивности древостоев (рис. 3). Так, в кедровниках Обь-Томского междуречья (кедровники 1–5) увеличение запасов гумуса сопровождается и увеличением продуктивности древостоев, т.е. можно говорить о наличии прямой связи продуктивности и плодородия почв. Напротив, кедровники Томь-Яйского междуречья (кедровники 6–12) на темно-серых почвах с большими запасами гумуса характеризуются меньшей продуктивностью насаждений, чем на серых и светло-серых почвах.

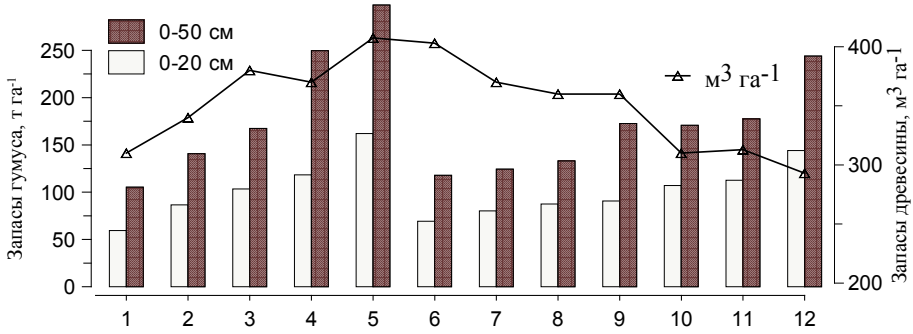


Рис. 3. Запасы гумуса в почвах в слое 0–20 и 0–50 см и запасы древесины кедра. Обь-Томское междуречье: кедровники *1–3* – Смокотино, Губино, Зоркальцево на серых почвах; *4–5* – Коломино, Зоркальцево – на темно-серых. Томь-Яйское междуречье: кедровники *6–9* – Плотниково, Аксеново, Ярское, Белоусово на светло-серых и серых почвах, *10–12* – Лучаново, Лоскутово, Ипатово – на темно-серых

Наличие таких тенденций определяется, по-видимому, большей устойчивостью кедровников Обь-Томского междуречья, формирующихся в ус-

ловиях менее контрастного увлажнения, и меньшей устойчивостью насаждений с ускоренным ростом, «старением» и изреживанием древостоев при большей обеспеченности влагой «богатых» местообитаний на Томь-Яйском междуречье. Немаловажным фактором для насаждения в целом является большая пораженность вредителями в условиях повышенной увлажненности и богатства почв, ведущая к изреживанию древостоев. При меньшем содержании гумуса в серых почвах устойчивость обеспечивается участием в составе древостоев других пород, а продуктивность, несмотря на заметно меньший диаметр деревьев, – увеличением полноты и плотности насаждения. Также можно отметить, что таежные типы кедровников характеризуются большими запасами древесины на всех типах поверхностей.

Заключение

Таким образом, припоселковые кедровники сформированы в местоположениях с широким варьированием экологических условий в фоновых ареалах распространения серых и темно-серых почв. Особенностями почв кедровников являются рыхлое сложение и высокая агрегированность гумусовых горизонтов, что создает оптимальные условия водно-воздушного и теплового режима в корнеобитаемой зоне, обусловливает богатство напочвенного покрова, высокую биологическую активность почв и быстрое разложение опада. Богатство почв определяет состояние, устойчивость и продуктивность кедровников. Современная деградация древостоев обусловлена их ускоренным развитием, а неблагоприятные прогнозы – отсутствием возобновления. С почвенно-генетических позиций весьма высока ценность таких насаждений, как резерватов для сохранения почв, ненарушенных сельскохозяйственным использованием. В последние годы отмечается ухудшение состояния древостоев в припоселковых кедровниках. Это обусловлено высоким уровнем антропогенных нагрузок и достижением «критического возраста» кедровников, приуроченных к условиям оптимального увлажнения и богатства почв. На Обь-Томском междуречье ухудшение состояния древостоев связано также с деятельностью Томского водозабора и изменением гидрологического режима почв. В почвах под кедровниками в зоне воздействия водозабора формируется горизонт иссушения, водный режим становится неблагоприятным, что негативно сказывается на состоянии взрослых деревьев и возобновлении [6]. Урожаи ореха снижаются, несмотря на оптимальный с точки зрения орехоплодности возраст (120–160 лет). В окраинной части массивов происходит смена типичными для подтайги сосново-березовыми лесами, под пологом которых очень мало жизнеспособного кедрового подроста.

Литература

1. *Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Кривец С.А., Читоркин В.В.* Эколого-хозяйственное зонирование припоселковых кедровников // Лесное хозяйство. 2009. № 3. С. 10–12.
2. *Сенников В.А., Сляднев А.П.* Агроклиматические ресурсы юго-востока Западной Сибири и продуктивность зерновых культур. Л. : Гидрометеоиздат, 1972. 150 с.
3. *Евсеева Н.А., Петров А.И.* Динамика снежного покрова на Томь-Яйском междуречье // Вопросы географии Сибири. Томск : ТГУ, 2001. Вып. 24. С. 143–153.
4. *Хмелев В.А., Панфилов В.П., Дюкарев А.Г.* Генезис и физические свойства текстурно-дифференцированных почв. Новосибирск : Наука, 1988. 128 с.
5. *Дюкарев А.Г., Дюкарев Е.А., Пологова Н.Н.* Температурный режим глубокооподзоленных почв Томь-Яйского междуречья // Современные проблемы генезиса, географии и картографии почв: материалы Всерос. конф. Томск : ТГУ, 2011. С. 35–38.
6. *Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н.* Состояние природной среды в зоне действия Томского водозабора // Сибирский экологический журнал. 2011. № 1. С. 123–135.
7. *Крылов Г.В., Салатова Н.Г.* Леса Западной Сибири. Новосибирск : ОГИЗ, 1950. 176 с.
8. *Пологова Н.Н.* Почвенно-экологические условия припоселковых кедровников // Кедровые леса Западной Сибири : тез. науч.-практ. конф. Томск, 2002. С. 15–16.
9. *Пологова Н.Н.* Пространственная изменчивость свойств почв в кедровых биогеоценозах южной тайги // Проблемы кедра. 1992. Вып. 5. С. 96–104.

Поступила в редакцию 03.04.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 7–22

doi: 10.17223/19988591/22/1

Anatoly G. Dyukarev, Natalia N. Pologova

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

SOILS OF PINUS SIBIRICA FORESTS NEAR SETTLEMENTS

Pinus sibirica forests near settlements are formed on the rich habitats in the absence of competition from other forest species. Tree stands here have fast rate of biological processes and high productivity. These forests ecosystems inherit the background conditions of the environment and are formed in habitats with a wide variety of moisture conditions and soils. Most of studied P. sibirica forests at the south of Tomsk region are dedicated to landscapes subtaiga forest zone with zonal gray soils. In the north of forest-steppe zone P. sibirica forests are rarer and confined to the river valleys due to high standards of P. sibirica to moisture conditions. Complex combinations of soil cover in each P. sibirica forest patch is determined by proximity to river valleys. There are several levels of heterogeneity of soil. Zonal level is defined by climatic conditions. Regional level is defined by position in the macro-relief. Local level of inhomogeneity is related with the microrelief and soil position in the system of tree stand edificator. Zonal automorphic soils are typical of upland habitats. Accumulation – transitive or eluvial soils are typical of sloping positions. Semi-hydromorphic and hydromorphic soils are typical of accumulative positions. The patterns of distribution of soil are found in each patch of P. sibirica forest, but in general, the soils of slope positions are found for a large part of their area. Tree stand structure in biogeocenosis affects through redistribution

of precipitation by crowns and litter inflow. Edificator influence of forests determines capacity of forest litter, sod horizon, bulk density of humus and humus content in the upper part of soil. The main factor of differentiation of the soil cover in South taiga is lithological. It is heterogeneity of the underlying rocks. The variety of lithological basis was analyzed by using combined indicator – the average diameter of fractions. The soil-forming processes and patterns of the soil profile were analyzed by distribution of silt fraction. The peculiarity of soils of Pinus sibirica forests is loose constitution and high aggregation of humus horizons. These facts create an optimal water-air and thermal conditions in the root zone. Basic soil characteristics determine the type and shape of Pinus sibirica trees and their productivity. Pure P. sibirica forests of park type with low resistance to pests and diseases are formed in rich soils, but stable P. sibirica forests of taiga type with complex structure are formed on podzolic soils. Modern degradation of P. sibirica forests near settlements occurs due to their accelerated development, high levels of anthropogenic pressure and the lack of renewal.

Key words: *subtaiga forest zone; Pinus sibirica forests near settlements; soil-forming rock; grey soil; sod-horizon; humus.*

Received April 3, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 23–42

УДК: 631.436.6: 631.432.2
doi: 10.17223/19988591/22/2

А.С. Чумбаев[1], А.А. Танасиенко[1], С.П. Кулижский[2]

[1]Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск)
[2]Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

ОСОБЕННОСТИ ГИДРОТЕРМИЧЕСКОГО РЕЖИМА ПОЧВ ПРЕДСАЛАИРЬЯ В ХОЛОДНЫЙ ПЕРИОД ГОДА (в пределах Буготакского мелкосопочника)

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Современные географические процессы Сибири: динамика, закономерности развития и экологические аспекты» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (ГК № 14.B37.21.2025 от 14 ноября 2012 г.).

Гидротермический режим почв рассмотрен как основной фактор развития эрозионных процессов. На основе анализа литературных данных и полевых работ исследован гидротермический режим почв склоновых поверхностей Предсалаирья (в пределах Буготакского мелкосопочника Новосибирской области). Определено влияние температуры и влажности почв на скорость и глубину их промерзания в холодный период гидрологического года. В ходе полевых наблюдений и анализа статистических данных уставлено, что максимальная глубина промерзания почв отмечается именно в многоснежные годы. Выявлена зависимость глубины промерзания почв от времени установления и мощности снежного постоянного покрова, а также от величины предзимнего увлажнения почвенного профиля. Полученные результаты исследования лягут в основу разработки новых противоэрозионных мероприятий для территорий с высокой степенью расчленения и специфическим гидротермическим режимом почв в холодный период гидрологического года.

Ключевые слова: *температура почв; влажность почв; промерзание; снеготаяние; сток талых вод; эрозия.*

Введение

Согласно данным Всемирной сельскохозяйственной организации по Глобальной оценке земель, в настоящее время около 15% суши Земли подвержено деградации [1]. Основным фактором сокращения земельных ресурсов и их продуктивной способности является эрозия почв, обусловленная хозяйственной деятельностью человека. В Западной Сибири широкое развитие этих процессов связано, в том числе, с деятельностью водных потоков, особенно в периоды снеготаяния.

Несмотря на то что в степной и лесостепной зонах Сибири период сельскохозяйственного использования земель в среднем не превышает 130 лет, распашка территории достигает 50%. Юго-восточная часть региона (Пред-

салаирье) отличается высокой горизонтальной и вертикальной расчлененностью рельефа, значительным количеством твердых и жидких атмосферных осадков. Поэтому пахотные почвы на склоновых поверхностях здесь в наибольшей степени подвержены эрозии [2]. Смыв пахотных черноземов и серых лесных почв происходит на 20–25% площади преимущественно вследствие воздействия талых вод. Специфика развития эрозионных процессов здесь на черноземах, по данным систематических исследований, обусловлена в основном климатическими и почвенно-физическими условиями формирования температурного и водного режимов почв в холодный период [3–5]. Приведенные в этих работах общие закономерности формирования поверхностного стока характерны и для черноземов выщелоченных Предсалаирья. Однако количественные и качественные показатели их сезонно-мерзлотного режима, определяющие активность эрозионного воздействия, остаются наименее изученными.

Кроме того, недостаточно раскрыты особенности водного и температурного режима черноземов разной степени эродированности в холодный период гидрологического года. Учитывая актуальность данных проблем и их научно-практическую значимость, целью данной работы являлось определение особенностей температурного и влажностного режимов почв склоновых поверхностей Предсалаирья (в пределах Новосибирской области) в холодный период гидрологического года и их влияние на развитие процессов эрозии во время снеготаяния. В ходе исследований устанавливались взаимосвязь температурного и водного режимов почв разной степени эродированности, их специфика в зависимости от снежности гидрологического года, влияние сроков установления постоянного снежного покрова на скорость и степень замерзания почвы в предзимний и раннезимний периоды.

Материалы и методики исследования

Исследования гидротермического режима проводились в пределах Колывань-Томской предгорной возвышенности (рис. 1), в которую входит Предсалаирская денудационно-аккумулятивная равнина, где в центральной её части расположен Буготакский мелкосопочник.

Предсалаирье расположено в правобережной части бассейна Оби; на востоке оно граничит с Кузнецкой котловиной и Салаирским кряжем, на севере – ограничено Колывань-Томской возвышенностью, на юге – долиной р. Обь. Территория представляет собой возвышенную холмистую равнину с общим наклоном в сторону Западно-Сибирской равнины с абсолютными отметками высот 200–300 м. В конце мезозойского и начале третичного времени формирование здесь холмистого рельефа с возвышенными останцами и плоскими склонами происходило в условиях незначительного поднятия [6].

Буготакский мелкосопочник в результате эрозионных процессов в четвертичный период подвергся сильному расчленению. Согласно А.Д. Орлову [7],

здесь распространен Предсалаирский тип эрозионного расчленения, носящий в основном денудационный характер, поэтому приводораздельные пространства на данной территории занимают не более 25% от общей площади. Вертикальное расчленение рельефа (превышение водораздельных пространств над днищами балок) варьирует от 75 до 100 м. Густота горизонтального расчленения чрезвычайно большая и колеблется от 1,5 до 2,2 км/км^2. Преобладающая форма склонов выпуклая, в связи с чем наибольшая интенсивность смыва наблюдается преимущественно в средней и нижней частях длинных склонов. Наиболее крутыми являются склоны южной ориентации, в то время как северные имеют более пологий уклон и, следовательно, меньше подвержены эрозионным процессам.

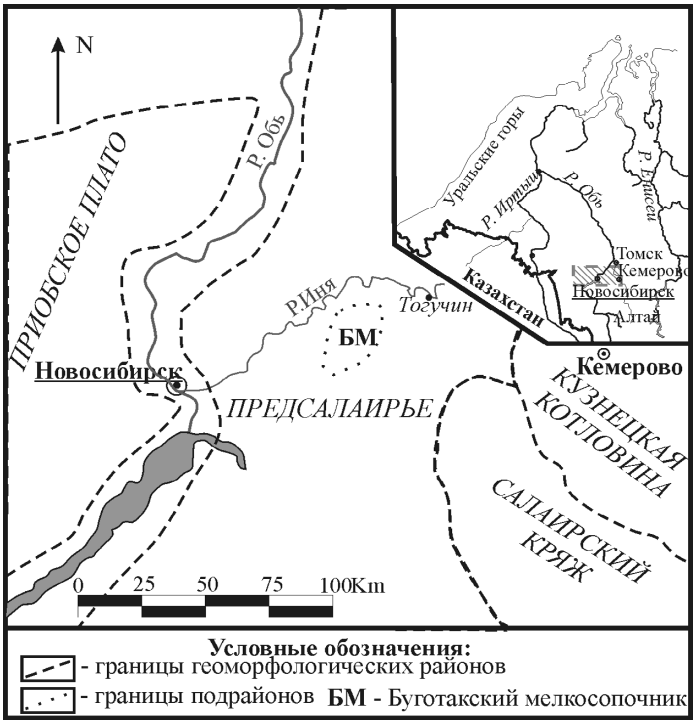


Рис. 1. Карта геоморфологического районирования Новосибирского Приобья

В Новосибирской области территория Буготакского мелкосопочника диагностируется как «потенциально сильно эрозионно опасная», и именно поэтому здесь проводились исследования гидротермического режима почв разной степени смытости.

В качестве объектов исследования были выбраны неэродированные и эродированные черноземы, сформированные на лессовидных суглинках. Эти почвы, по температурной классификации В.Н. Димо [8], относятся к холод-

ным длительно-промерзающим. Данный тип почв распространен на склоне юго-восточной экспозиции, имеющем выпукло-вогнутую форму; крутизна верхней части склона колеблется от 1,5 до 2°, а нижней – от 4 до 9° (рис. 2).

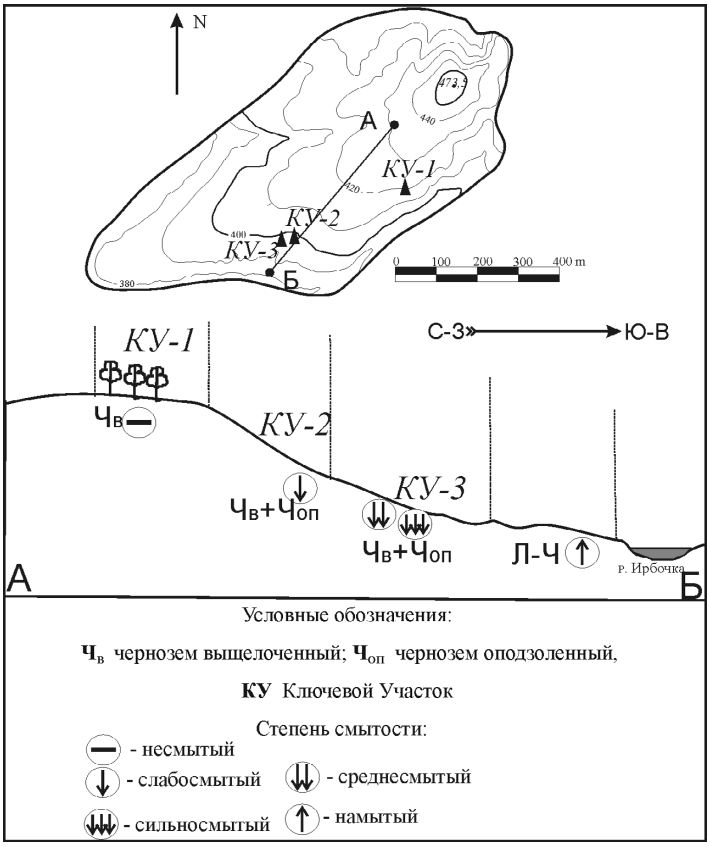


Рис. 2. Схема расположения ключевых участков и основных типов почв на эрозионной катене

Влажность почв определялась методом высушивания образцов почвы при 105°С, отобранных буром до глубины 150 см через каждые 10 см. Снегомерная съемка проводилась в конце каждого месяца для определения мощности снежного покрова через каждые 5 м склона. Плотность снежной толщи определялась в третьей декаде марта в трехкратной повторности на каждом элементе склона (водораздел, верхняя, средняя, нижняя части). Эти данные послужили основой для определения запасов воды, накопленных за зимний период в снеге, а также для вычисления коэффициента стока талых вод и величины объема поглощенной почвой воды, появившейся в результате таяния снега.

Поверхностный сток талых вод и смыв почв изучался на краткосрочных и многолетних стоковых площадках длиною 30–60 м и шириною 5–10 м, а также на элементарных водосборах площадью от 8 до 16 га. Стоковые площадки закладывались на черноземах разной степени эродированности. На целинном участке стоковая площадка располагалась на склоне южной экспозиции крутизной 3–6°, а на черноземе выщелоченном слабо- и сильноэродированном они находились на склоне юго-восточной экспозиции.

Твердый сток определялся при помощи отбора проб талых вод как на стоковых площадках, так и на элементарных водосборах. Забор талых вод, содержащих взвешенный материал (органический и минеральный), проводился ежечасно в емкости по 1 л в период поверхностного стока. Параллельно отбору проб на мутность талых вод определялась и их температура.

Все полученные данные были подвергнуты статистической обработке методом малой выборки (несгруппированные данные).

Результаты исследования и обсуждение

Начало холодного периода в Предсалаирье (III декада октября – I декада ноября) характеризуется, как правило, положительной дневной, но уже отрицательной ночной температурами воздуха. Исследованиями Г.Д. Рихтера [9] установлено, что между наступлением значительных морозов и образованием устойчивого снежного покрова наблюдается некоторый временной интервал, который на исследуемой территории может составлять от 10–14 до 21 дня. В таком случае снежный покров устанавливается на уже промерзшую до 20–40 см почву. Мощность снежного покрова в этот период варьирует от 0–5 см на открытых участках до 10–15 см – в колках и в лесу.

Особенностью климата почвы в холодный период гидрологического года является её промерзание, которое проявляется в том, что почва теряет тепла больше, чем она получает от достигающей поверхности солнечной радиации и из глубоких слоев земли.

Одна из задач настоящего исследования – в холодный период гидрологического года изучить температурный и водный режим почв разной степени эродированности и показать специфику этих режимов в суровых сибирских условиях. Нашими исследованиями установлено, что глубина промерзания неэродированных и эродированных черноземов, распространенных в пределах Буготакского мелкосопочника, зависит, прежде всего, от температуры воздуха, влажности почвы в предзимье и времени установления постоянного снежного покрова. Чем влажнее почва, тем меньше при одинаковых температурах воздуха глубина её промерзания, поскольку при этом влажная почва выделяет значительное количество тепла за счет скрытой теплоты льдообразования.

Холодный период гидрологического года на юго-востоке Западной Сибири можно поделить на 3 отрезка: 1) предзимье (октябрь – начало ноября),

для которого характерны установление временного снежного покрова, возврат теплой погоды, положительная среднесуточная, но отрицательная ночная температуры воздуха; 2) формирование постоянного снежного покрова и дальнейшая его аккумуляция до максимальных величин (начало ноября – первая декада апреля); 3) снеготаяние (с первой декады апреля до начала мая).

Предзимье на этой территории всегда характеризуется частыми ночными, а иногда и дневными, отрицательными температурами воздуха, что при отсутствии снежного покрова приводит к быстрому и глубокому промерзанию почвы [10]. Так, холодный период 2011/12 гидрологического года характеризовался поздним сроком установления устойчивого снежного покрова (первая декада декабря). Важно отметить, что в конце ноября – начале декабря отмечались низкие среднесуточные температуры воздуха и практически полное отсутствие снежного покрова. Сумма температур в слое 0–40 см в черноземе выщелоченном неэродированном, занимающем водораздельное пространство, в ноябре составляла +247°С, а в сильноэродированном его варианте, расположенном на склоне юго-восточной экспозиции, эта сумма была равна минус 3,4°. Столь существенная разница в запасах тепла (250,4°С) объясняется наличием травянистой растительности на целинном участке, а также различным содержанием влаги в этих почвах. Запас влаги в слое 0–40 см чернозема целинного участка в этот период достигал 133 мм, что соответствует величине наименьшей влагоемкости (НВ). В таком же слое чернозема выщелоченного сильноэродированного распаханного запас общей влаги составлял 78 мм, что на 35 мм меньше величины НВ.

Установление постоянного снежного покрова началось только в первой декаде декабря. В этот период температура поверхности чернозема выщелоченного слабосмытого опускалась до минус 6°С, ко второй декаде изотерма 0°С находилась на глубине 80 см, а сумма отрицательных температур к концу декабря в слое почвы 0–100 см составляла уже минус 210°С. Это самые минимальные величины для почвы в холодный период гидрологического года за весь период исследований и самая большая скорость промерзания почвы – 2,5 см/сут. Такая температурная динамика профиля чернозема объясняется очень низкими температурами воздуха (до –20°С) в ноябре и содержанием влаги в почве меньше НВ с почти полным отсутствием снежного покрова на поверхности почвы, который выдувался с ветроударного склона юго-восточной экспозиции. Все это в совокупности способствовало быстрому и глубокому проникновению отрицательных температур в глубь профиля чернозема выщелоченного слабосмытого.

На целинном же участке почва промерзла лишь на глубину 20 см (рис. 3). Защитную роль здесь от быстрого проникновения отрицательных температур в глубь профиля чернозема оказало большое содержание влаги (в среднем 45%) в верхнем 40-сантиметровом слое. С.В. Макарычевым [11] установлено, что с повышением влажности почвы ее температуропроводность резко

возрастает, достигая максимума при влажности 15–18% от массы почвы, т.е. при влажности, близкой к влажности разрыва капилляров, но дальнейшее увлажнение приводит к снижению этого показателя. Образовавшийся при первых морозах своеобразный ледовый экран в верхнем 20-сантиметровом слое почвы препятствует быстрому проникновению отрицательных температур в глубь почвенного профиля. Скорость промерзания целинного чернозема в начале холодного периода 2011–2012 гг. составила 0,5 см/сут и была в 5 раз ниже, чем в слабоэродированной и достаточно сухой с осени почве.

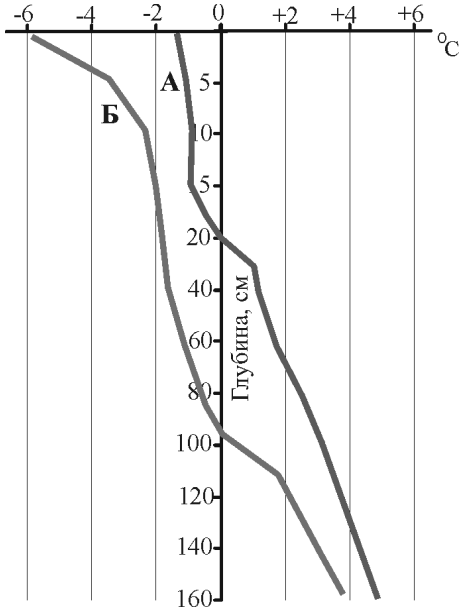


Рис. 3. Температура профиля чернозема выщелоченного несмытого, целина (*А*), и чернозема выщелоченного слабосмытого, пашня (*Б*), 25 декабря 2011 г.

В январе, феврале и марте 2012 г. наблюдалось дальнейшее промерзание почвы. В этот временной отрезок выпадает различное количество твердых атмосферных осадков, и к концу марта или началу апреля мощность снежного покрова достигает максимума, что соответствует среднемноголетним показателям времени установления максимальной высоты снежного покрова в лесостепной зоне.

Анализ материалов, представленных в табл. 1, свидетельствует, что на территории Предсалаирья в холодный период гидрологического года выпадает от 60 до 170 мм твердых осадков. Согласно А.А. Танасиенко [5], для территории юго-востока Западной Сибири характерно пять типов гидрологических лет по снежности: очень малоснежные (осадков в виде снега менее

75 мм), малоснежные (76–90 мм), нормальные (91–105 мм), многоснежные (106–120 мм), очень многоснежные (более 120 мм).

Таблица 1

Количество осадков холодного периода (ноябрь–март) в различные по снежности гидрологические годы по данным ГМС «Тогучин» (1936–1995 гг. (составлено по [12, 13]), 2002–2012 гг. (полевые наблюдения))

Год	Статистические параметры осадков				
	Число повторностей, n	lim, мм	$M \pm m$, мм	δ, мм	V, %
Очень малоснежный	12	61–72	66±2	4,6	7
Малоснежный	11	81–90	85±1	3,6	4
Нормальный	13	98–105	101±1	3,0	2
Многоснежный	11	108–119	114±2	4,6	4
Очень многоснежный	24	122–170	142±5	17,5	12

Примечание. lim – пределы колебаний; M – средняя арифметическая; m – ошибка средней арифметической; δ – дисперсия; V – коэффициент вариации.

По результатам снегомерной съемки определено, что 2011/12 гидрологический год относится к малоснежному типу, поскольку запасы воды в снеге в среднем не превышали 90 мм. Материалы табл. 2 свидетельствуют, что распределение снежного покрова на исследуемом участке происходило неравномерно.

Таблица 2

Распределение мощности снежного покрова и запасов воды в снеге на 15 марта 2012 г.

Угодье	Почвы, степень смытости	Занимаемое положение по рельефу	Высота снежного покрова, см	Плотность снега, (Р, г/см^3)	Запасы воды в снеге, мм
Пашня	Чернозем выщелоченный несмытый	Приводораздельное пространство	44±1,1	0,22	96,8±2,7
Целина	Чернозем выщелоченный несмытый	Склон южной экспозиции	56±1,4	0,19	105±2,7
Залежь	Чернозем выщелоченный слабосмытый, чернозем выщелоченный сильносмытый	Средняя часть склона юго-восточной экспозиции	32±0,6	0,2	65±1,7

Максимальные величины высоты снежного покрова (56 см) и запасы воды в снеге (105 мм) отмечались на приводораздельном пространстве, где находится целинный участок, в том числе за счет наличия высокостебельной растительности (этот массив не распахивался более 30 лет) и близости лесного массива. Ниже по склону юго-восточной экспозиции, на краю хорошо выработанной ложбины, расположен массив слабосмытых черноземов. В холодный период гидрологического года склон юго-восточной экспозиции является ветроударным, поэтому на нем наблюдается минимальное количество снега – 33 см, при запасах воды в снеге 65 мм. Такое неравномерное распределение снежного покрова по эрозионной катене в течение зимы происходит ежегодно. Снежная толща, являясь для почвы естественным экраном от низких температур воздуха, во многом определяет характер температурного режима неэродированных и эродированных черноземов (рис. 4).

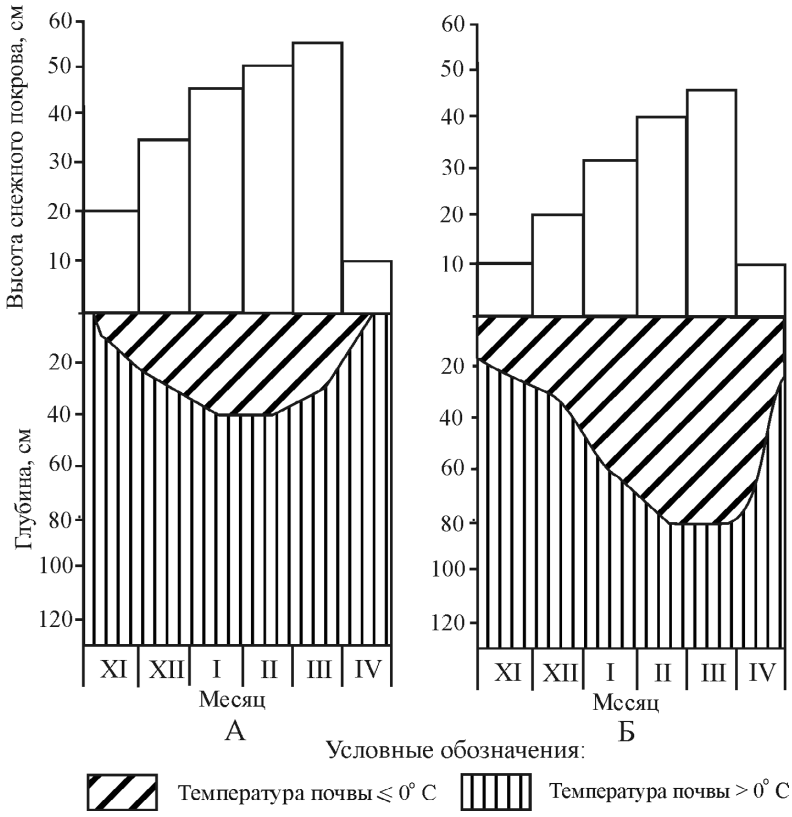


Рис. 4. Среднемноголетняя за годы наблюдений высота снежного покрова и глубина промерзания чернозема выщелоченного целинного (*А*) и чернозема выщелоченного сильносмытого, пашня (*Б*), в течение холодного периода (составлено по [12, 13])

Преимущественно формирование снежного покрова в малоснежные гидрологические годы начинается так же, как и в многоснежные – во второй декаде ноября. А.М. Шульгин [14] отмечает, что особенностью континентальной части России является малоснежность зим в первую её половину. Он установил, что не только в такие зимы, но и со средней и даже максимальной высотой снежного покрова в первую половину холодного периода отмечается крайне незначительный слой снега на открытых участках. Но количество осадков, выпадающих в начале многоснежных зим, все же меньше, чем в тот же период малоснежных зим.

В течение холодного периода в малоснежные гидрологические годы накапливается до 90 мм твердых атмосферных осадков, и выпадение их в течение зимы крайне неравномерно. Однако многолетние данные свидетельствуют о том, что 2/3 всех зимних осадков выпадает в ноябре и декабре, а самые низкие температуры воздуха приходятся на январь и февраль, когда количество выпадающих осадков минимально. Соответственно изотерма 0°С в профиле черноземов, расположенных на наветренном склоне, к началу снеготаяния опускается на максимальную глубину (160–180 см), несмотря на то что высота снежного покрова варьирует в пределах 30–40 см.

Многие ученые, занимавшиеся исследованиями влияния снежного покрова на почвы европейской части России и Алтая [9, 14–16 и др.], пришли к выводу, что снежный покров всегда является естественной защитой от проникновения низких отрицательных температур воздуха в почвенный профиль. В то же время наши исследования выявили некую специфичность для исследуемой территории. Проанализировав метеорологические данные по количеству твердых атмосферных осадков, выпадающих неравномерно в холодный период за последние 65 лет на территории Предсалаирья, установлено, что наибольшая глубина промерзания черноземов здесь наблюдается именно в многоснежные годы (рис. 5). Так, мощность промерзшей толщи в эти годы почти на 50 см больше, чем в очень малоснежные, характеризующиеся минимальной высотой снежного покрова.

Причиной столь своеобразного формирования мерзлой толщи в многоснежные годы в данном случае служит малое количество атмосферных осадков в начале холодного периода гидрологического года (октябрь) и, как следствие, относительно низкое содержание воды с осени в почвенном профиле, что позволяет отрицательным температурам проникать в глубь профиля черноземов. Снежный покров мощностью 10–15 см на поверхности черноземов в конце декабря и в январе предохраняет почву от последующего охлаждения (рис. 6). Однако он не предохраняет их от экстремально низких температур воздуха (–40…–42°С), которые совместно со сформированным в почве запасом холода способствуют дальнейшему промерзанию черноземов вплоть до почвообразующей породы (табл. 3).

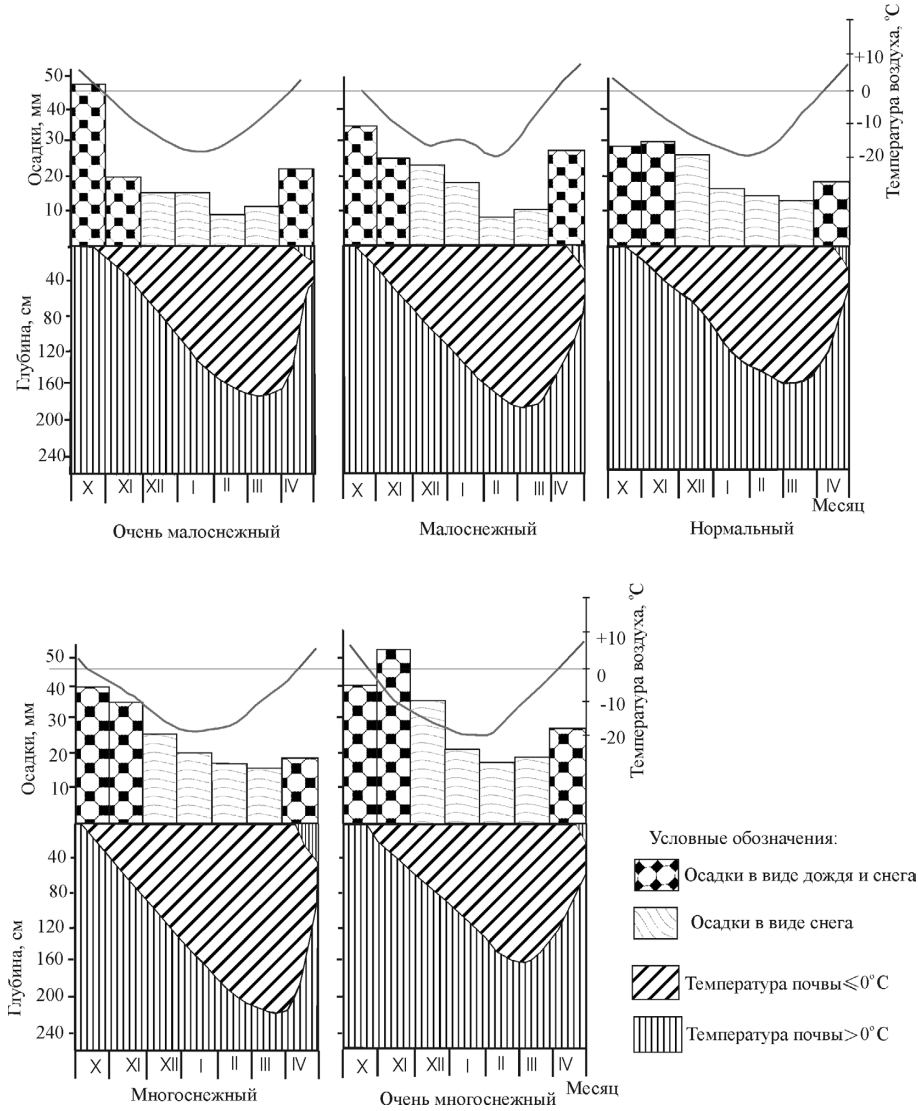


Рис. 5. Среднемесячная температура воздуха, количество осадков и глубина промерзания черноземов Предсалаирья в холодный период различных по снежности зим (1936–1995 гг.) (составлено по [12, 13]).

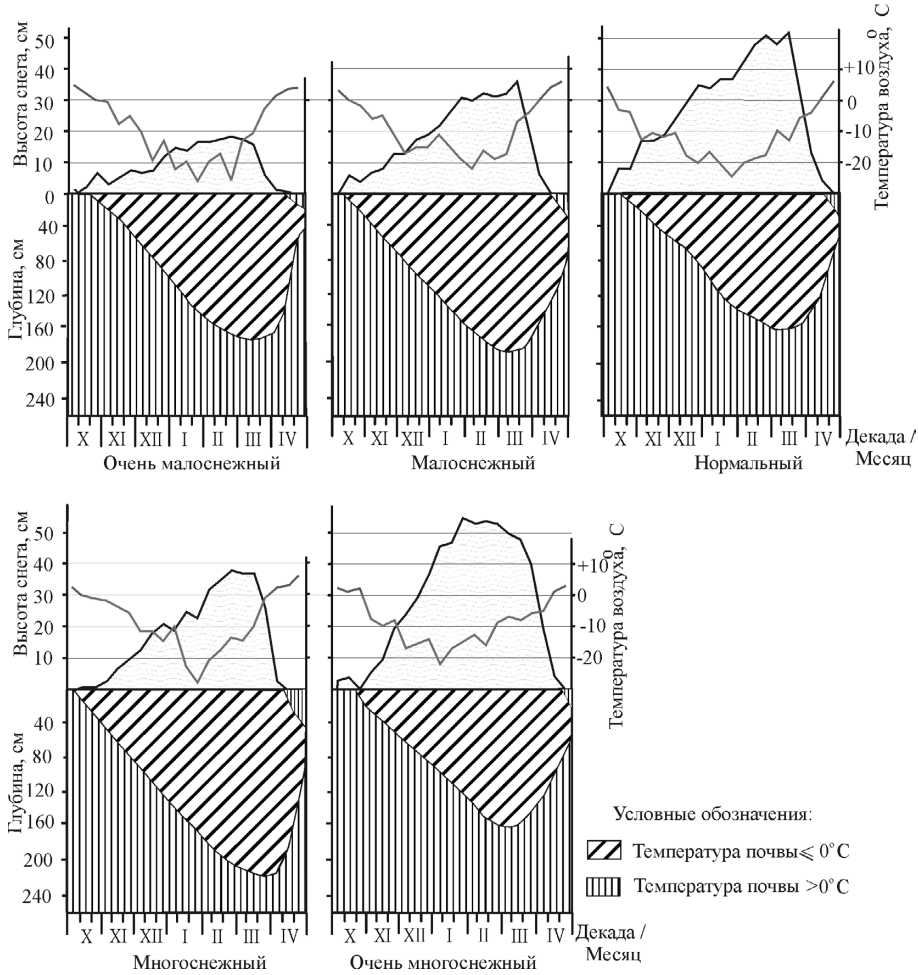


Рис. 6. Среднедекадная высота снежного покрова, температура воздуха и глубина промерзания черноземов в холодный период различных по снежности зим 1936–1995 гг. (составлено по [12, 13])

Таблица 3

Глубина промерзания черноземов Предсалаирья в различные по снежности гидрологические годы, ГМС «Тогучин» (1936–1995 гг.) (составлено по [12, 13])

Характеристика холодного периода гидрологического года	n, число повторностей	Средняя температура воздуха за холодный период, $M \pm m$, °С	Среднемноголетнее количество осадков, $M \pm m$, мм	Максимальная глубина промерзания, см
Очень малоснежные	12	–12±1	66±2	166,4
Малоснежные	10	–13,6±1,3	85±1	198,5
Нормальные	13	–13,4±1,1	101±1	162,4
Многоснежные	10	–13,5±1,2	115±5	221,8
Очень многоснежные	16	–14,5±2,1	147±6	157,6

Говоря о глубине промерзания черноземов, необходимо отметить, что она зависит не только от суммы отрицательных температур воздуха и мощности снежного покрова на поверхности, но и от осеннего запаса влаги, на что указывали еще Н.А. Качинский [17] и другие авторы. Поверхностный слой чернозема выщелоченного тяжелосуглинистого в предзимье, после осенних дождей, обычно переувлажнен. Поэтому наступающие морозы в начале ноября механически задерживают дальнейшее передвижение воды, замораживая её.

Таяние снежного покрова на исследуемой территории, как правило, начинается в первой половине апреля, но этому может предшествовать период формирования ледяной корки (наста) на поверхности снежного покрова за счет аномального потепления. Наличие ледяной прослойки на поверхности снежного покрова затрудняет весной проникновение солнечных лучей и теплого воздуха вглубь, что приводит к снижению скорости таяния снежного покрова и увеличению длительности снеготаяния. Подобные явления отмечаются достаточно широко [18, 19].

К моменту снеготаяния отмечается максимальная глубина промерзания почв. Материалы [12, 13] свидетельствуют, что обычно почвы в Предсалаирье промерзают на значительную глубину (100–160 см). Согласно Н.А. Цитович [20], мерзлыми являются почвы, имеющие отрицательную или нулевую температуру профиля, при которой хотя бы часть воды замерзла, т.е. превратилась в лед. При этом одновременно со льдом может находиться некоторое количество незамерзшей воды. Как известно, переход влаги в мерзлое состояние начинается при температуре ниже 0°С. Температура метрового слоя зимой в слабо- и сильносмытом черноземах в очень малоснежные, малоснежные и нормальные годы варьирует в пределах минус 2–8°С, а в многоснежные – минус 2–4°С. Поэтому можно утверждать, что к началу снеготаяния влага, находящаяся в профиле почв разной степени эродированности, находится в твердом состоянии.

Первые признаки таяния снега в 2012 г. появились 1 апреля. К этой дате почвы на исследуемом участке промерзли на различную глубину: чернозем выщелоченный несмытый, целина – на глубину 20 см, чернозем выщелоченный слабосмытый, пашня – на глубину более 160 см, в черноземе выщелоченном сильносмытом, залежь, изотерма 0°С была зафиксирована на глубине 100 см.

В этот период поверхность почвы начинает оттаивать, еще находясь под снегом, в результате отепляющего воздействия талой воды, но скорость этого процесса под снегом весьма мала, около 2 мм/сут. Однако с образованием первых проталин появляются дополнительные факторы – прямые солнечные лучи и положительные температуры воздуха, в результате чего интенсивность оттаивания может достигать 10 см/сут.

Исследованиями В.В. Демидова, В.Е. Остроумова, И.А. Никитишеной и др. [21] установлено, что оттаивание почвы может происходить как сверху (под действием просачивающейся талой воды), так и снизу, за счет теплового потока к нижней границе мерзлого слоя. Все эти факторы в совокупности с небольшой

глубиной промерзания могут приводить к тому, что еще до окончания стока талых вод весь почвенный профиль приобретает положительную температуру.

На юго-востоке Западной Сибири нарастающие в начале снеготаяния температуры воздуха, а впоследствии и температуры поверхности почвы, еще недостаточно высоки для полного прогрева почвенного профиля. Поэтому здесь ежегодно в первую половину снеготаяния, а в отдельные годы и на протяжении всего снеготаяния, в почве, на глубине 30–60 см, находится мерзлый слой с температурой ниже 0°С, где крупные поры заполнены льдом, который препятствует миграции талых вод в глубь почвы. Как правило, мерзлый экран формируется на распаханных почвах, где в первые дни снеготаяния происходит быстрый прогрев лишь верхнего 10-сантиметрового слоя. Последующие порции талой воды с более высокой температурой свободно проникают через оттаявший слой почвы, доходят до замерзшего слоя, отогревают его и, если хватает тепла, продвигаются дальше вглубь. Затем, отдав оставшееся тепло, также замерзают, но несколькими сантиметрами глубже. Поступление талых вод в почву, ее протаивание и замерзание повторяется многократно в течение снеготаяния до тех пор, пока не произойдет прогрев всего почвенного профиля. В ночное время, когда температура воздуха вновь становится ниже 0°С, с глубины сильно промерзших почвенных горизонтов начинаются перераспределение холода к границе оттаявшего слоя и постепенное её промерзание, в результате чего за ночь может произойти частичное промерзание оттаявшего слоя. Льдистый мерзлотный экран – это специфическое явление, следствие сильного и глубокого промерзания почв. Наличие его в весенний период является одной из главных причин формирования поверхностного стока талых вод, что подтверждают данные по температуре и влажности эродированных почв.

Так, на рис. 7 хорошо видно, что в день с наибольшим суточным объемом стока талых вод (пик снеготаяния) температура пахотного слоя чернозема выщелоченного сильносмытого к 16 ч была положительной лишь до глубины 30 см. Глубже находился слой почвы с температурой 0°С – мерзлотный экран. Поэтому талые воды не могли мигрировать в глубь почвенного профиля, вследствие чего начинал формироваться внутрипочвенный, а затем и поверхностный сток талых вод. Оттаявший пахотный слой сильноэродированного чернозема, насыщаясь талой водой, приобретал тиксотропное состояние. Почвенные частицы легко отрывались потоками талой воды из чернозема, пахотный слой которого находился в текучем состоянии, мигрировали за пределы обрабатываемого склона и попадали в гидрографическую сеть.

В почвах под естественной растительностью запирающий льдистый слой не формируется, так как целинные почвы, как показали наши многолетние исследования (1976–2012 гг.), обычно промерзают не глубже 20 см. Дернина, обладающая низкой плотностью сложения, в период снеготаяния беспрепятственно пропускает талую воду к мерзлому слою и оказывает на него отепляющее воздействие. Поэтому ко дню максимального стока талых вод

весь профиль целинного чернозема успевает приобрести положительную температуру и талая вода мигрирует в глубжележащие слои почвы (рис. 8).

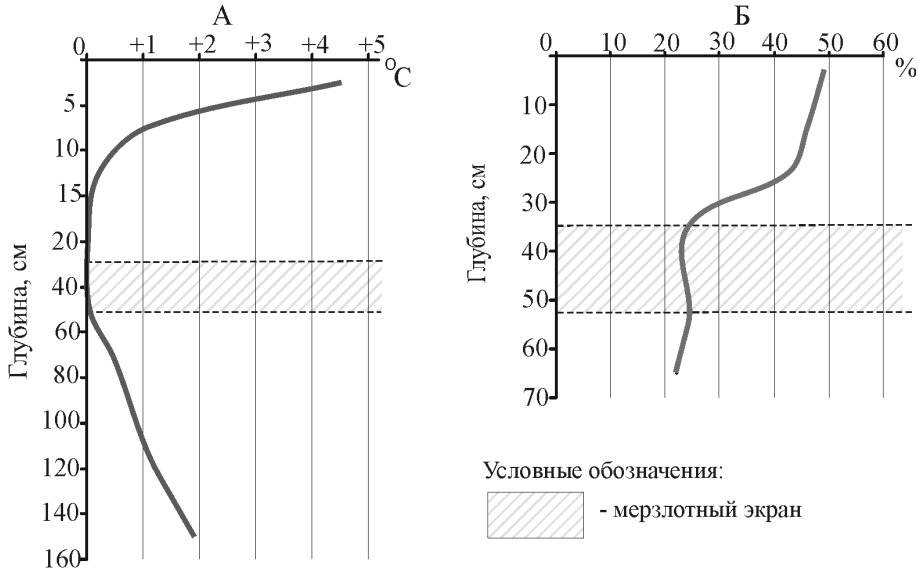


Рис. 7. Температура (*А*) и влажность (*Б*) чернозема выщелоченного сильносмытого 4 апреля 2012 г. (пик снеготаяния)

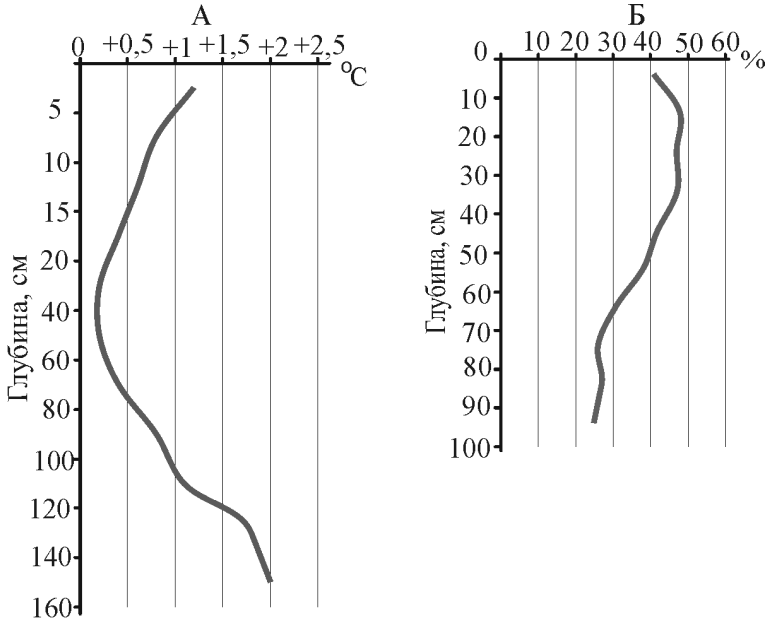


Рис. 8. Температура (*А*) и влажность (*Б*) чернозема выщелоченного, целина, 4 апреля 2012 г.

Малая мощность снежного покрова на слабо- и сильноэродированных черноземах (23 и 30 см соответственно) на фоне довольно высоких температур второй половины дня (+14…+17°С) приводит к тому, что снеготаяние длится всего 4 дня. Необходимо отметить, что в первый день снеготаяния происходило интенсивное уплотнение снега. Если во время снегомерной съемки (15 марта 2012 г.) она не превышала 0,23 г/см^3, то через две недели (1 апреля) возросла почти до 0,4 г/см^3. При такой плотности снега на фоне высоких дневных температур воздуха вначале наблюдался капельный сток талых вод, к концу дня переросший в ручейковый. Во второй день снеготаяния интенсивность стока возросла до 1–2 л/с/га. В пик снеготаяния (4 апреля 2012 г.) интенсивность стока талых вод превышала начальную интенсивность в 5–8 раз. К концу этого дня на склоне южной экспозиции поверхностный сток талых вод составил 22,5 мм, в то время как в первый день снеготаяния стекло всего лишь 7,4 мм. Всего же за период снеготаяния 2012 г. потери талых вод с поверхностным стоком составили 60%, в то время как весной 2011 г. этот показатель был равен 40%.

Еще одна характерная особенность стока талых вод после малоснежных зим – раннее его начало. Так, например, в многоснежном гидрологическом году (2010/11 г.) снеготаяние началось 12 апреля, т.е. на 10 дней позже, чем в малоснежном (2011/12 г.). Снеготаяние после многоснежных зим характеризуется и очень большими ежедневными потерями талых вод в пик снеготаяния. Так, в малоснежный год (2011/12 г.) стекло 225 м^3/га, а в 2010/11 гидрологическом году эти показатели оказались в 2 раза большими (468 м^3/га).

Различное увлажнение профиля неэродированных и эродированных черноземов Предсалаирья в предзимье, существенное варьирование в мощности снежного покрова, аккумулированного на поверхности сравниваемых почв, формирование или же отсутствие льдистого запирающего слоя в них, различные мощность снежного покрова и инсоляция привели к тому, что полное оттаивание почв после малоснежной зимы произошло в разное время: чернозем выщелоченный несмытый, целина, полностью оттаял 4 апреля (средняя скорость оттаивания 2 см/сут); чернозем выщелоченный сильносмытый, залежь, – 20 апреля (средняя скорость оттаивания 3 см/сут); чернозем выщелоченный слабосмытый, залежь, оттаял только 15 мая 2012 г. по причине сильного и глубокого (около 180 см) промерзания.

Выводы

1. На скорость и глубину промерзания черноземов Предсалаирья оказывают влияние несколько факторов:

1.1. Время формирования постоянного снежного покрова. При формировании устойчивого снежного покрова в самом начале холодного периода гидрологического года (III декада октября) скорость проникновения темпе-

ратуры 0°С в почву составляла 1,5 см/сут, а при позднем (II декада декабря), которое характерно для многоснежных зим, – 2,5 см/сут; мощность промерзшей толщи в такие зимы почти на 50 см больше, чем в очень малоснежные.

1.2. Величина предзимнего увлажнения почвенного профиля. При осеннем запасе влаги в верхнем полуметровом слое почвы, соответствующем или меньше величины наименьшей влагоемкости, наблюдаются максимальные величины скорости (2,5 см/сут) и глубины промерзания – более 200 см. Высокое содержание влаги (> НВ) в гумусовом горизонте черноземов немного сокращает глубину и скорость промерзания почв.

2. Профиль неэродированных и эродированных черноземов Предсалаирья в любые по снежности гидрологические годы промерзает до глубины 120–150 см, а в отдельные годы и до 210 см. Поскольку в течение холодного периода температура слоя 0–40 см практически ежегодно опускается ниже – 4°С, при наличии свободной влаги здесь формируется льдистый экран, препятствующий миграции талых вод в глубь почвенного профиля. Наличие льдистого экрана в профиле черноземов выступает той единственной причиной, которая приводит к ежегодному формированию в них непромывного водного режима в период снеготаяния.

3. Наибольшая глубина промерзания черноземов Предсалаирья отмечается при позднем формировании снежного покрова, которое характерно для многоснежных зим. Мощность промерзшей толщи в такие зимы почти на 50 см больше, чем в очень малоснежные зимы, когда высота снега минимальна, но сроки установления постоянного снежного покрова более ранние.

4. Скорость промерзания почвы контролируется временем установления постоянного снежного покрова. При установлении устойчивого снежного покрова в самом начале холодного периода гидрологического года (III декада октября) скорость промерзания пахотных почв составляла 1,5 см/сут, а при позднем (II декада декабря) почвы промерзали со скоростью 2,5 см/сут.

5. Снеготаяние в малоснежные гидрологические годы при радиационном типе погоды начинается примерно на 2 недели раньше, чем после многоснежных зим. Наличие в нижней части гумусового горизонта водонепроницаемого льдистого экрана даже при минимальном запасе воды в снеге (50–60 мм) стимулирует значительный поверхностный сток ($К_{ст}$ = 0,6), в то время как после многоснежных зим при большом объеме стока талых вод коэффициент стока оказался меньшим (0,4) вследствие более продолжительного периода снеготаяния.

6. Небольшие (около 250 $м^3$/га) потери талых вод на фоне минимальных снегозапасов в малоснежные годы отрицательно сказываются на пополнении запасов почвенной влаги. В такие годы даже сразу после снеготаяния наблюдается существенный дефицит влаги, который практически не восполним при обилии атмосферных осадков в течение теплого периода года.

7. Специфика гидротермического режима черноземов Предсалаирья в течение холодного периода гидрологического года заключается в том, что на фоне высокого предзимнего увлажнения верхней толщи почвы, наличия постоянного снежного покрова в течение зимы происходит глубокое и сильное промерзание профиля пахотных почв, в результате чего в зимний период формируется льдистый мерзлотный экран, непроницаемый для талых вод.

Литература

1. *Our* land our future // Food and agriculture organization and United Nations environment programm (FAO). 1996. Ed. 1. Vol. 2. P. 68–76.
2. *Танасиенко А.А., Путилин А.Ф., Артамонова В.С.* Экологические аспекты эрозионных процессов. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1999. 90 с.
3. *Орлов А.Д.* Эрозия и эрозионно опасные земли Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1983. 208 с.
4. *Путилин А.Ф.* Эрозия почв в лесостепи Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2002. 184 с.
5. *Танасиенко А.А.* Специфика эрозии почв в Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2003. 176 с.
6. *Никитенко Ф.А.* Лёссовые породы Новосибирского Приобья и их инженерно-геологическая характеристика // Труды НИИЖТа. 1963. Вып. 34. С. 7–287.
7. *Орлов А.Д.* Водная эрозия почв Новосибирского Приобья. Новосибирск : Наука, 1971. 175 с.
8. *Димо В.Н., Роде А.А.* Тепловой и водный режим почв СССР // Доклады к IX Международному конгрессу почвоведов. М. : Наука, 1968. 144 с.
9. *Рихтер Г.Д.* Снежный покров, его формирование и свойства. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1945. 120 с.
10. *Чумбаев А.С.* Гидротермические факторы эрозии почв в Предсалаирье // Материалы IV съезда Докучаевского общества почвоведов : в 2 кн. Новосибирск : Наука-Центр, 2004. Кн. 2. С. 534–535.
11. *Макарычев С.В.* Теплофизические свойства выщелоченных черноземов Алтайского Приобья : дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1980. 147 с.
12. *Справочник* по климату СССР. Л. : Гидрометеоиздат, 1969. Вып. 20, ч. 4. 331 с.
13. *Метеорологический* ежемесячник // Главное управление гидрометеорологической службы при Совете министров СССР. Западно-Сибирское управление гидрометеорологической службы. Новосибирск, 1966–1999. Ч. 2, вып. 20, № 1. 12 с.
14. *Шульгин А.М.* Снежный покров и его использование в сельском хозяйстве. Л. : Гидрометеоиздат, 1962. 84 с.
15. *Кузьмин П.П.* Формирование снежного покрова и методы определения снегозапасов. Л .: Гидрометеоиздат, 1960. 172 с.
16. *Шульгин А.М.* Климат почвы и его регулирование. Л. : Гидрометеоиздат, 1972. 344 с.
17. *Качинский Н.А.* Замерзание, размерзание и влажность почвы в зимний сезон в лесу и на полевых участках. М. : Наука и Просвещение, 1927. 170 с.
18. *Сурмач Г.П.* Водная эрозия и борьба с ней. Л. : Гидрометеоиздат, 1976. 255 с.
19. *Кузнецов М.С., Демидов В.В.* Эрозия почв лесостепной зоны Центральной России: моделирование, предупреждение и экологические последствия. М. : Изд-во ПОЛТЕКС, 2002. 184 с.

20. *Цытович Н.А.* Некоторые общие вопросы методики исследований механических свойств мерзлых грунтов // Материалы по лабораторным исследованиям мерзлых грунтов. М. : Изд-во АН СССР, 1954. Сб. 2. С. 5–15.
21. *Демидов В.В., Остроумов В.Е., Никитишена И.А., Личко В.И.* Сезонное промерзание и особенности проявления эрозии почв при снеготаянии // Почвоведение. 1994. № 10. С. 105–109.

Поступила в редакцию 05.04.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 23–42

doi: 10.17223/19988591/22/2

Alexander S. Chumbaev[1], Anatoly A. Tanasienko[1], Sergey P. Kulizhskiy[2]

[1] Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[2] Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

CHARACTERISTICS OF HYDROTHERMAL MODE OF SOILS OF PREDSALAIRYE DURING COLD PERIOD (within Bugotac hills)

This work was partially supported by “Modern geographical processes in Siberia: the dynamics, the mechanisms of development and ecological aspects” within the framework of FSP “ research and educational staff of innovation Russia” grant during 2009–2013 (SC № 14.B B37.21.2025)

Specific character of development of erosive processes on chernozems of Western Siberia, according to systematic researches, is caused generally by climatic and soil and physical conditions of formation of temperature and water modes of soils during the cold period. For the purpose of determination of features of temperature and moist modes of soils during the cold period of hydrological year and their influence on the development of processes of erosion during snowmelt, the hydrothermal mode of chernozems of different degree of erodibility of slope surfaces of Predsalairya (within Novosibirsk region) was studied.

During research, it was established that the speed freezing of the soil was determined by time of establishment of constant snow cover. When forming steady snow cover at the very beginning of the cold period of hydrological year (the III decade of October) the speed freezing of arable soils made 1.5 cm/days, and later (the II decade of December) soils freeze through at 2.5 cm/days. The greatest freezing depth of Predsalairya chernozems was noted at late formation of steady snow cover which is characteristic for snowy winters. The capacity of deep-frozen layer in such winters is almost 50 cm more than in very dry winters, when the height of snow is minimum (in earlier periods of constant snow cover appearing). Depth freezing of chernozems depends not only on the sum of negative air temperatures and the quantity of solid atmospheric precipitations at the beginning of the cold period, but also on the volume of a soil profile autumn moistening. Snowmelt in little-snow hydrological years at radiation type of weather begins about 2 weeks earlier, than after snowy winters. Even at the minimum water-supply in snow (50–60 mm) the superficial drain of thawed snow is always observed. Deep and strong soil freezing and the waterproof icy screen, formed in the lower part of the humic horizon, stimulate a considerable superficial drain (Drain coefficient 0.7–0.8), whereas Drain coefficient is much smaller (0.4–0.6) at a large volume of thawed snow

drain in snowy winters. Specificity of a temperature mode of Predsalairya chernozems during the cold period of hydrological year is conditioned by the fact that an icy screen impenetrable for snowmelt water is formed because of high moistening of the top soil thickness, steady snow cover and a deep and strong soil profile freezing. Therefore, despite the size of snow cover water equivalents, a considerable superficial drain (Drain coefficient > 0.5), leading to essential alienation of a solid phase of chernozems, is annually observed here. Small (about 250 m^3/hectare) losses of snowmelt water against the minimum snow cover in little-snow years negatively affect the replenishment of stocks of soil moisture. In such years, even after snowmelt period, one can observe essential moisture deficiency which is practically not renewable in spite of the abundance of atmospheric precipitations during the warm period of the year.

Key words: *temperature and moisture of soils; soil freezing; snow melting; snowmelt water flow; soil erosion.*

Received April 5, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 43–51

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 579.873.6.017.7
doi: 10.17223/19988591/22/3

Т.П. Алексеева[1], Т.И. Бурмистрова[1], Л.Д. Стахина[2], Н.Н. Терещенко[1, 3]

[1] Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа Россельхозакадемии (г. Томск)
[2] Институт химии нефти СО РАН (г. Томск)
[3] Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

ЭФФЕКТИВНОСТЬ МЕЛИОРАНТОВ НА ОСНОВЕ АКТИВИРОВАННОГО ТОРФА ДЛЯ ВОССТАНОВЛЕНИЯ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕННЫХ ПОЧВ

В лабораторном опыте показано, что мелиоранты, в составе которых используют торф и азотно-фосфорные удобрения, благодаря активной стимуляции микрофлоры способны увеличивать скорость разложения нефти в почве в 1,5–2,0 раза. Изучено влияние разных доз и форм азотных удобрений в составе торфяного мелиоранта на интенсивность деструкции нефтяных углеводородов. Наиболее оптимальным видом азотного удобрения в составе торфяного мелиоранта является карбамид. Использование торфяного мелиоранта с карбамидом по сравнению с мелиорантом, содержащим аммиачную селитру, способствует на протяжении всего срока эксперимента более активному течению микробиологических и биохимических процессов, что обеспечивает более высокую степень деструкции нефтяных углеводородов – 32,4 и 54,3% против 21,6 и 42,5% за 6 месяцев эксперимента. О более значимых окислительных процессах, происходящих в нефти в вариантах с использованием торфяного мелиоранта с карбамидом, свидетельствуют изменения в содержании карбоксильных групп и групповом составе нефти, произошедшие за 6 месяцев эксперимента. В этих вариантах, по сравнению с вариантами, где используется аммиачная селитра, отмечено более низкое содержание карбоксильных групп. В этом случае также достигнута максимальная степень деструкции парафинонафтеновых углеводородов – в 2,6 раза против 1,9. Высокая стартовая доза в составах торфяного мелиоранта азотного удобрения (как карбамида, так и аммиачной селитры), вносимая в нефтезагрязненную почву, не приводит к максимальной степени деструкции нефтяных углеводородов. Она выше при более широком соотношении C:N:P (в данном случае – 863:1:1) и составила за 6 месяцев эксперимента 42,5 и 54,3% против 21,6 и 32,4 при соотношении C:N:P, равном 20:1:0,15.

Ключевые слова: *нефть; почва; торф; мелиорант; ферменты; микроорганизмы.*

Введение

Загрязнение почв нефтью и нефтепродуктами в районах нефте- и газодобычи является серьезной экологической проблемой. Почва обладает

мощной самоочищающей способностью. Вместе с тем способность к самоочищению имеет свои границы. Период самовосстановления растительного покрова после загрязнения его нефтью и нефтепродуктами длителен и для северных регионов составляет 15–20 лет [1–2].

В последнее время большое внимание уделяется разработке способов биологической рекультивации, в основу которых положена активация процессов микробиологической деструкции нефти загрязненных почв [3–6]. Согласно ранее полученным нами данным для интенсификации микробиологической деструкции нефти можно использовать экологически чистый мелиорант на основе торфа, обладающего хорошими сорбционными свойствами и обогащенного активной углеводородокисляющей микрофлорой [7]. Сорбционная емкость верхового и низинного торфа по отношению к нефти составляет соответственно 7,5 и 5 г нефти на 1 г воздушно-сухого (в.с.) торфа. При этом численность углеводородокисляющих микроорганизмов (УОМ) в нативном торфе может в 5 раз превышать аналогичный показатель для почвы. После активации торфа путем внесения азотно-фосфорных удобрений количество разнообразной углеводородокисляющей микрофлоры возрастает приблизительно в 100 раз и составляет в среднем 5×10^{10} клеток/г в.с. торфа, что обеспечивает высокую степень деструкции нефти в короткие сроки [8]. Как известно, скорость биодеградации нефтяных углеводородов в почве может в значительной степени определяться формой и дозами используемых азотных удобрений [9–10].

Цель работы – создание мелиоранта на основе торфа для очистки почвы от нефтяных загрязнений, определение влияния разных доз и форм азотных удобрений в составе торфяного мелиоранта на интенсивность деструкции нефтяных углеводородов.

Материалы и методики исследования

Работа проведена в ГНУ СибНИИ сельского хозяйства и торфа СО Россельхозакадемии (г. Томск). Для определения влияния разных доз и форм азотных удобрений в составе торфяного мелиоранта на интенсивность деструкции нефтяных углеводородов поставлен модельный опыт.

Для моделирования процессов микробиологической деструкции использовалась дерново-подзолистая почва, искусственно загрязненная сборной товарной западно-сибирской нефтью.

Торфяной мелиорант приготовлен на основе низинного торфа месторождения Темное Томской области (степень разложения 25–30%, зольность 15% мас.) и минеральных удобрений – карбамида или аммиачной селитры, суперфосфата. В лабораторном опыте испытывали 4 состава торфяных мелиорантов (ТМ). Мелиоранты в своем составе содержали разные виды азотных удобрений и разное количество азотно-фосфорных удобрений. Мелиоранты ТМ1 и ТМ2 в качестве азотного удобрения содержали карбамид, ТМ3 и ТМ4 – аммиачную селитру. Мелиоранты ТМ1 и ТМ3 содержали такое количество азотно-фосфор-

ных удобрений, внесение которых в нефтезагрязненную почву обеспечивает соотношение C:N:P, равное 20:1:0,15, необходимое, по мнению ряда авторов [11], для нормального роста и развития нефтеокисляющих микроорганизмов. Мелиоранты ТМ2 и ТМ4 приготовлены из расчета внесения с ними в нефтезагрязненную почву 60 кг/га N и P_20_5, количества, необходимого для произрастания сельскохозяйственных культур, используемых при фитомелиорации. В условиях данного эксперимента соотношение C:N:P равнялось 863:1:1. Доза внесения рассматриваемых торфяных мелиорантов в нефтезагрязненную почву одинакова и составила 50 т/га. Исходя из этого, стартовая доза минеральных удобрений, вносимая с составами ТМ1 и ТМ3, выше, чем с составами ТМ2 и ТМ4.

При проведении лабораторного опыта сухую почву с глубины 0–20 см просеивали через сито 3 мм, увлажняли до 30% от полной влагоемкости, вносили расчетное количество нефти и торфяного мелиоранта, тщательно перемешивали до однородного состояния и помещали в лабораторные сосуды. Для поддержания оптимальной влажности (60% от полной влагоемкости) проводили периодический полив до конца эксперимента. Образцы почвы для анализа отбирали через 3 дня, 1 месяц, 6 месяцев с момента постановки эксперимента.

Нефть из загрязненных образцов почвы экстрагировали горячим способом в аппарате «Сокслет» с использованием смеси хлороформ : метанол (93:7), который затем удаляли на вакуумном роторном испарителе. Извлеченную нефть взвешивали на аналитических весах, определяли ее массовое содержание в почве.

Анализ группового состава нефтяных образцов осуществляли методом жидкостно-адсорбционной хроматографии на силикагеле [12]. Определение карбоксильных групп карбоновых кислот проводили методом потенциометрического титрования нефтяного образца спиртовым раствором щелочи по ГОСТ 11362–96 [13].

Общую численность микроорганизмов определяли на мясопептонном агаре, а численность уробактерий – на среде Федорова [14], количество углеводородокисляющих микроорганизмов учитывали на среде следующего состава (г/л): NH_4NO_3 – 1,45; KNO_3 – 1; $MgSO_4 \times 7H_2O$ – 0,1; K_2PO_4 – 2,4; KH_2PO_4 – 0,6; NaCl – 1; $(NH_4)_2MoO_4$ – 0,004; $ZnSO_4 \times 7H_2O$ – 0,009; $FeSO_4 \times 7H_2O$ – 0,014; $CoCl_2 \times 5H_2O$ – 0,008; агар-агар – 20; сырая нефть – 10. Численность грибов определяли на картофельно-глюкозном агаре с pH 4,5–5,0 [14].

Активность фермента каталазы определяли газометрическим методом, основанном на разложении перекиси водорода, дегидрогеназную активность – фотоколориметрическим методом [15].

Варианты опыта (повторность 3-кратная): 1) почва (П) +ТМ1; 2) П + нефть (Н) + ТМ1 (C:N:P = 20:1:0,15); 3) П + Н+ ТМ2 (C:N:P = 863:1:1); 4) П + Н+ ТМ3 (C:N:P = 20:1:0,15); 5) П + Н+ ТМ4 (C:N:P = 863:1:1).

Данные, полученные в ходе экспериментов, обрабатывались с помощью программы StatSoft STATISTICA 6.0. и представлены в виде средних арифметических с доверительными интервалами.

Результаты исследования и обсуждение

На основании экспериментальных данных установлено, что самая высокая степень деструкции нефтяных углеводородов за 6 месяцев эксперимента (42,5 и 54,3%) достигнута в вариантах с использованием торфяных мелиорантов, внесение которых в нефтезагрязненную почву обеспечивало широкое соотношение C:N:P, равное 863:1:1, что характерно для составов мелиорантов, содержащих как карбамид, так и аммиачную селитру (варианты 3 и 5) (табл. 1). При более узком соотношении C:N:P, равном 20:1:0,15, степень деструкции за этот период оказалась ниже (21,6 и 32,4%) (варианты 2 и 4), что можно объяснить токсическим воздействием на почвенную биоту высоких стартовых доз минеральных удобрений, содержащихся в составах торфяных мелиорантов, вносимых в нефтезагрязненную почву. Отмечено также, что при любом соотношении C:N:P степень деструкции нефтяных углеводородов в вариантах с использованием мелиорантов с карбамидом выше, чем в случае с аммиачной селитрой: 32,4 и 54,3% против 21,6 и 42,5%.

Таблица 1

Результаты биодеградации нефтяных образцов за период 6 месяцев

Вариант опыта	Содержание нефти в почве, % мас.		Степень деструкции, % (за 6 мес.)
	Исходное состояние	Через 6 мес.	
П + Н + ТМ1	3,7	2,5	32,4
П + Н + ТМ2	3,5	1,6	54,3
П + Н + ТМ3	3,7	2,9	21,6
П + Н + ТМ4	4,0	2,3	42,5

О более значимых окислительных процессах, происходящих в нефтяных образцах в вариантах с использованием торфяных мелиорантов с карбамидом (варианты 2 и 3), свидетельствуют также изменения в содержании карбоксильных групп и групповом составе нефти, произошедшие за 6 месяцев эксперимента (табл. 2).

Таблица 2

Изменения группового состава нефти и содержания СООН-групп за 6 месяцев

Вариант опыта	Время отбора	Содержание СООН-гр., % мас.	Содержание, % отн.			
			ПНУ	АУ	Смолы	Асфальтены
П+Н+ТМ1	исходное	0,85	55,0	16,0	10,0	12,0
	6 мес.	1,63	21,0	16,2	16,9	8,1
П+Н+ТМ2	исходное	0,85	55,0	16,0	10,0	12,0
	6 мес.	1,41	–	–	–	–
П+Н+ТМ3	исходное	0,85	58,0	15,0	12,0	12,0
	6 мес.	2,28	32,0	18,0	15,7	11,0
П+Н+ТМ4	исходное	0,85	55,0	16,0	10,0	12,0
	6 мес.	1,53	–	–	–	–

Примечание: ПНУ – парафино-нафтеновые углеводороды; АУ – ароматические углеводороды.

В нефтяных образцах рассматриваемых вариантов с течением времени образуется дополнительное количество карбоксильных групп ($COOH^-$), характерное для процессов биодеградации (табл. 2). Спустя 6 месяцев от начала эксперимента самое высокое содержание COOH-групп зафиксировано в нефтяных образцах вариантов с использованием торфяных мелиорантов с аммиачной селитрой (варианты 4 и 5). Более низкое содержание COOH-групп в нефтяных образцах при использовании торфяного мелиоранта с карбамидом связано, по всей вероятности, с тем, что в этом случае достигнута более высокая степень деструкции нефтяных углеводородов (32,4 и 54,3% против 21,6 и 42,5%), и к этому сроку карбоновые кислоты преобразовались в другие кислородсодержащие соединения (сложные эфиры, продукты уплотнения, окислы углерода и др.).

Как показали исследования группового состава нефти, в вариантах опыта с присутствием в мелиоранте как карбамида, так и аммиачной селитры произошло значительное снижение содержания парафино-нафтеновых углеводородов (ПНУ) по сравнению с исходным состоянием. Наибольшая степень деструкции ПНУ была достигнута в варианте использования мелиоранта с карбамидом (вариант 2) – в 2,6 раза. Содержание ароматических углеводородов за этот период времени практически не изменилось, а асфальтенов – уменьшилось незначительно. Некоторое увеличение содержания смол в биодеградированных нефтяных образцах связано с их остаточным накоплением, а также дополнительным образованием в виде продуктов биодеградации ПНУ (см. табл. 2).

О преимуществе использования в составе торфяного мелиоранта карбамида свидетельствуют также результаты микробиологического и ферментативного анализа почвы (табл. 3, 4).

Сопоставление вариантов с внесением в нефтезагрязненную почву мелиорантов с карбамидом и аммиачной селитрой показало, что использование в составе торфяного мелиоранта карбамида способствует более активному течению микробиологических процессов в почве, что подтверждается более чем двукратным превышением численности углеводородокисляющих микроорганизмов в этом случае уже на 3-и сут наблюдения (табл. 3).

Начиная с 8-х сут опыта различия в численности УОМ в этих вариантах становятся еще более значительными, что, вероятнее всего, связано с высокой токсичностью почвы в случае использования мелиоранта с аммиачной селитрой. Данное предположение подтверждается и более высокой численностью в почве в этом случае микроскопических грибов, продукты метаболизма которых в условиях нефтяного загрязнения токсичны как для микробного сообщества почвы, так и для растений [16].

Примечательно, что спустя 30 сут численность грибов (микромицетов) в вариантах с использованием мелиоранта с аммиачной селитрой продолжала оставаться высокой, тогда как общая численность микроорганизмов обнаружила тенденцию к снижению (табл. 3).

Таблица 3

Влияние торфяных мелиорантов различного состава на численность микроорганизмов в нефтезагрязненной почве, млн клеток/г сухой почвы

Микроорганизмы	Время отбора	Вариант опыта				
		П+ТМ1	П+Н+ТМ1	П+Н+ТМ2	П+Н+ТМ3	П+Н+ТМ4
Общая численность	3 сут	3,17	3,50	1,67	0,66	6,25
	8 сут	4,83	130,33	166,0	0,75	45,83
	30 сут	6,33	410,83	22,42	1,69	8,67
УОМ	3 сут	0,11	1,49	0,87	0,67	0,40
	8 сут	0,03	10,0	43,50	0,14	8,83
	30 сут	6,45	41,33	15,17	12,17	7,67
Грибы	3 сут	$<10^4$	$<10^4$	$<10^4$	0,11	0,08
	8 сут	$<10^4$	$<10^4$	$<10^4$	0,42	$<10^4$
	30 сут	$<10^4$	$<10^4$	$<10^4$	3,30	1,70

Высокую численность низших грибов в вариантах с использованием мелиоранта с аммиачной селитрой можно объяснить поступлением в почву больших количеств легкодоступного для почвенных микромицетов аммонийного азота. При этом азот карбамида грибам почти недоступен, а процесс его минерализации до аммонийного азота в нефтезагрязнённой почве протекает крайне медленно. Об этом свидетельствует почти 3-кратное снижение численности уробактерий (с 730 до 260 тыс. клеток/г), участвующих в разложении карбамида до аммиака в нефтезагрязненной почве по сравнению с незагрязненной (рис. 1).

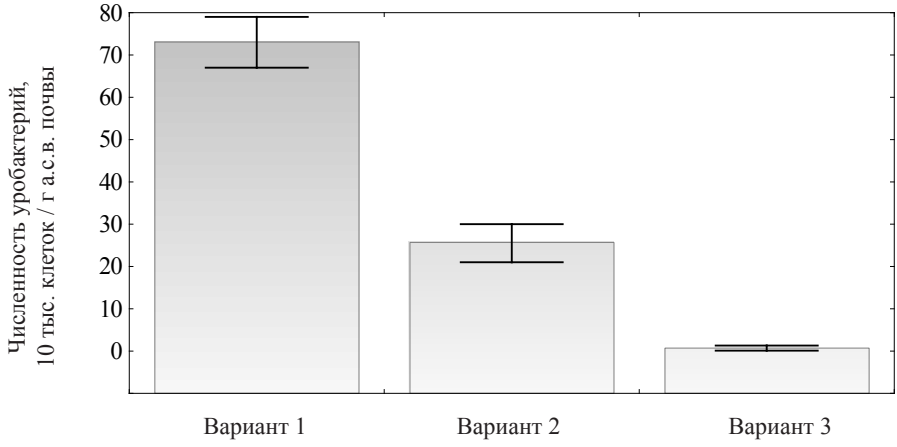


Рис. 1. Влияние нефти на численность уробактерий в почве

Динамика почвенных ферментов каталазы и дегидрогеназы, являющихся основными деструкторами нефтяных углеводородов, приведена в табл. 4.

Определение каталазной активности через 3 сут после внесения нефти показало её снижение во всех вариантах в сравнении с активностью неза-

грязнённого варианта почвы. Повышение каталазной активности, отмеченное спустя 8 сут после нефтяного загрязнения, находилось в соответствии с увеличением к этому сроку численности УОМ. Наилучшие условия для проявления каталазной активности на протяжении всего срока эксперимента были созданы при внесении в нефтезагрязненную почву торфяного мелиоранта с карбамидом, обеспечивающим соотношение C:N:P, равное 20:1:0,15 (вариант 2). Каталазная активность в этом случае значительно превышает активность контрольного варианта и вариантов с использованием торфяных мелиорантов с аммиачной селитрой (варианты 4 и 5).

Таблица 4

Влияние торфяных мелиорантов различного состава на динамику ферментативной активности нефтезагрязненной почвы

Фермент	Время отбора	Вариант опыта				
		П+ТМ1	П+Н+ТМ1	П+Н+ТМ2	П+Н+ТМ3	П+Н+ТМ4
Каталаза, мл O_2/мин	Исходное	2,1	1,6	1,8	1,4	1,5
	8 сут	2,8	17,2	3,7	1,3	2,7
	30 сут	1,7	19,6	2,6	0,3	1,6
	60 сут	1,4	11,0	1,4	0,5	1,1
	90 сут	1,8	9,7	2,0	0,8	1,6
Дегидрогеназа, мг ТТХ/10 г/сут	Исходное	28,6	36,4	27,3	30,5	22,1
	8 сут	22,5	35,5	10,2	18,1	16,8
	30 сут	17,5	16,3	8,3	19,0	2,2
	60 сут	24,4	26,2	2,7	14,6	2,4
	90 сут	25,5	31,0	0,8	18,7	2,4

Дегидрогеназную активность на протяжении всего срока эксперимента стимулировало внесение в нефтезагрязненную почву мелиоранта, содержащего в своем составе как карбамид, так и аммиачную селитру (варианты 2 и 4), обеспечивающего соотношение C:N:P, равное 20:1:0,15; значения дегидрогеназной активности в этом случае оказались сравнимы с контрольным вариантом без внесения нефти. Отмечено влияние на активность дегидрогеназы, как и в случае с каталазой, вида азотного удобрения в составе торфяного мелиоранта: на протяжении всего срока эксперимента самая высокая дегидрогеназная активность отмечена в варианте с использованием мелиоранта с карбамидом (вариант 2), обеспечивающим соотношение C:N:P, равное 20:1:0,15.

Заключение

Для рекультивации нефтезагрязненных почв возможно использовать экологически чистый торфяной мелиорант.

Установлено, что наиболее оптимальным видом азотного удобрения в составе торфяного мелиоранта является карбамид, обладающий способно-

стью медленной минерализации в нефтезагрязненной почве. Использование торфяного мелиоранта с карбамидом (ТМ1 и ТМ2) обеспечивает более высокую степень деструкции нефтяных углеводородов, чем мелиорант, содержащий аммиачную селитру (ТМ3 и ТМ4): 32,4 и 54,3% против 21,6 и 42,5%.

Высокая стартовая доза в составах торфяного мелиоранта азотного удобрения (как карбамида, так и аммиачной селитры), вносимая в нефтезагрязненную почву, не приводит к максимальной степени деструкции нефтяных углеводородов. Она выше в вариантах, обеспечивающих более широкое соотношение C:N:P (равное в данном случае 863:1:1), и составила за 6 месяцев эксперимента 42,5 и 54,3% против 21,6 и 32,4% при соотношении C:N:P, равном 20:1:0,15.

Использование в составе торфяного мелиоранта карбамида способствует на протяжении всего срока эксперимента более активному течению микробиологических и ферментативных процессов. В этом случае отмечены самая высокая численность УОМ и самая низкая численность микроскопических грибов, самая высокая каталазная и дегидрогеназная активность.

Литература

1. *Андерсон Р.К., Хазиев Р.Х.* Охрана окружающей среды от загрязнения нефтью и промысловыми сточными водами: обзорная информация / Сер. Коррозия и защита в нефтегазовой промышленности. М. : ВНИИОЭНГ, 1979. 54 с.
2. *Кесельман Г.С., Брановский В.Д., Попов А.А.* Защита окружающей среды при интенсификации добычи нефти: обзорная информация / Сер. Коррозия и защита в нефтегазовой промышленности М. : ВНИИОЭНГ, 1983. Вып. 10. 58 с.
3. *Хазиев Ф.Х., Фатхиев Ф.Ф.* Изменение биохимических процессов в почвах при нефтяном загрязнении и активация разложения нефти // Агрохимия. 1981. № 10. С. 102–111.
4. *Терещенко Н.Н., Лушников С.В., Пышьева Е.В.* Рекультивация нефтезагрязненных почв // Экология и промышленность России. 2002. Октябрь. С. 17–20.
5. *Киреева Н.А., Тишкина Е.И.* Ускорение биодеструкции нефтяных загрязнений при рекультивации почв // Актуальные вопросы биотехнологии : межвуз. сб. Уфа : Изд-во БГУ, 1990. С. 36–44.
6. *Кирееа Н.А.* Использование биогумуса для ускорения деструкции нефти в почве // Биотехнология. 1995. № 5–6. С. 32–34.
7. *Алексеева Т.П., Бурмистрова Т.И., Стахина Н.Д., Терещенко Н.Н.* Мелиорант на основе торфа для очистки почвы от нефтяных загрязнений // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 1 (9). С. 5–13.
8. *Алексеева Т.П., Бурмистрова Т.И., Терещенко Н.Н. и др.* Перспективы использования торфа для очистки нефтезагрязненных почв // Биотехнология. 2000. № 1. С. 58–65.
9. *Исмаилов Н.М.* Микробиология и ферментативная активность нефтезагрязненных почв // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М. : Наука, 1988. С. 42–56.
10. *Терещенко Н.Н., Лушников С.В., Пышьева Е.В.* Биологическая азотфиксация как фактор ускорения микробиологической деструкции нефтяных углеводородов в почве и способы ее стимулирования // Биотехнология. 2004. № 5. С. 69–79.
11. *Пиковский Ю.И.* Трансформация техногенных потоков нефти в почвенных экосистемах // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М. : Наука, 1988. С. 7–22.
12. *Соколова В.И., Колбин М.А.* Жидкостная хроматография нефтепродуктов. М. : Колос, 1984. С. 26–30.

13. ГОСТ 11362–96 «Нефтепродукты и смазочные материалы. Число нейтрализации. Метод потенциометрического титрования». 10 с.
14. *Методы* почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева. М. : МГУ, 1991. С. 304–308.
15. *Хазиев Р.Х.* Ферментативная активность почв. М. : Наука, 1976. С. 177–180.
16. *Киреева Н.А., Бакаева М.Д., Галилезянова Н.Ф.* Влияние нефтепродуктов на комплекс почвенных микромицетов // Микология и фитопатология. 2004. Вып. 1. Т. 38. С. 27–31.

Поступила в редакцию 25.03.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 43–51

doi: 10.17223/19988591/22/3

Tatyana P. Alekseeva[1], Tatyana I. Burmistrova[1], Larisa D. Stakhina[2], Natalia N. Tereshchenko[1, 3]

[1]Siberian Research Institute of Agriculture and Peat of the Russian Academy of Agricultural Sciences, Tomsk, Russia
[2]Institute of Petroleum Chemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia
[3]Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

PEAT-BASED AMELIORANTS FOR PURIFICATION OF SOIL FROM OIL POLLUTANTS

For intensification microbiological destruction of oil in in oil contaminated soils may use ecological ameliorant based on peat, it has good sorption properties and it is enriched active hydrocarbon oxidiring microorganisms. Rate of biodegradation in soil may defined by form and dose nitrogen fertilizer in consist of peat ameliorant. Laboratory trials revealed that the ameliorants which contain the peat and nitrogen and phosphorus fertilizers are able due to active stimulation of microflora to increase the rate of decomposition of oil in soil by 1.5–2.0 times. The influence of carbamide and ammonia nitrate contents and their ratios to others components on the rate of destruction of oil pollutants in soil have been studied. The most optimal kind of nitrogen fertilizer in composition of peat ameliorant is carbamide. Application of peat ameliorant with carbamide in comparison with ameliorant containing ammonium nitrate promote more active flow of microbiological and enzymatic process during the whole period of experiment. This factor serve higher ratio of destruction oil hydrocarbon. These ratios are 32.4 and 54.3% vs. 21.6 and 42.5% for 6 month of experiment. Changing of carboxylic group contains for 6 month of experiment argue about more significant oxidizing process, that it is passing in oil in case of using peat ameliorant. In these versions in comparison with version where ammonia nitrate are used, is marked lower content of carboxylic group. It is connected to further transformation of carboxylic acid into another oxygen-containing compound. In this case it has been reached maximum degree of paraffin- naphthenic hydrocarbon's destruction – 2.6 vs. 1.9. The high initial dosage in content peat ameliorant of nitrogen fertilizer added to oil-contaminated soil don't lead to maximal rate of oil carbon destruction. This rate is higher with more wide ratio C:N:P (863:1:1 in this case) and for 6 month experiment is 42.5 and 54.3% vs. 21.6 and 32.4% with C:N:P ratio equal to 20:1:0.15.

Key words: *crude oil; soil; peat; ameliorant; ferments; microorganisms.*

Received March 25, 2012

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 52–56

УДК 581.143.6
doi: 10.17223/19988591/22/4

М.В. Скапцов, М.Г. Куцев

Южно-Сибирский ботанический сад
Алтайского государственного университета (г. Барнаул)

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ЩАВЕЛЯ (*Rumex acetosa* L.) *in vitro*

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ (проект № 14.B37.21.0110).

Изучено влияние 24-эпибрассинолида на повышение устойчивости регенерантов щавеля кислого (Rumex acetosa L.) в периоды доращивания и акклиматизации с последующим переносом в тепличные условия. Исследована возможность продолжительного культивирования без смены питательной среды (Мурасиге – Скуга), а также выживаемость регенерантов в период акклиматизации. Установлено оптимальное соотношение регуляторов роста для каллусогенеза, геммагенеза и ризогенеза. Для доращивания использовали питательную среду ¼ MS с внесением 24-эпибрассинолида в концентрациях 0,1; 0,5; 1 мг/л. Установлено, что 24-эпибрассинолид в концентрации 0,5 мг/л увеличивает продолжительность культивирования регенерантов без смены питательной среды в 2 раза, по сравнению с контролем. Для акклиматизации регенеранты пересаживали в песчано-торфяную смесь (1:1) с поливом раствором 24-эпибрассинолида в концентрации 0,5 мг/л. Выявлено снижение гибели регенерантов в 2 раза, по сравнению с контролем.

Ключевые слова: *эксплант; каллус; микроклональное размножение; акклиматизация; 24-эпибрассинолид; щавель (Rumex acetosa L.).*

Введение

В связи с развитием биотехнологии растений стало возможным производить большое количество безвирусных культур растений, как декоративных, так и сельскохозяйственных. Конечной стадией биотехнологического процесса является доращивание регенерантов растений на твердой питательной среде, затем в грунте или на жидких средах в гидропонной установке. При этом возможны значительные потери регенерантов при перенесении в грунт, особенно при производстве в больших масштабах. В зависимости от используемых составов для доращивания, а также видов растений гибель регенерантов составляет от 10 до 80% [1–3]. Снижение влияния данного явления способно увеличить эффективность биотехнологического процесса.

Возможным способом снижения данного явления является внесение в питательные среды и обработка регенерантов регуляторами роста, особенно фитостероидами (брассинолидами). Отмечено положительное действие

фитостероидов на общий гормональный фон растений, устойчивость к засолению, засухе и некоторым другим неблагоприятным условиям [4–9].

Предполагается, что внесение 24-эпибрассинолида в питательные среды и грунт при акклиматизации позволит снизить процент гибели регенерантов, особенно при конечных стадиях доращивания и первых стадиях переноса в грунт, тем самым позволяя укрепить корневую, листостебельную и другие системы организма регенеранта.

Материалы и методики исследования

Культивирование *in vitro* изолированных тканей и органов растений осуществляли согласно общепринятым рекомендациям с вариациями [10]. На различных этапах экспериментальной работы использовали минеральную основу питательных сред по прописи Мурасиге – Скуга (MS) с добавлением 30 г/л сахарозы, 100 мг/л мезоинозитола (SigmaAldrich, GmbH), 3 г/л фитагеля (SigmaAldrich, GmbH) [11]. Поверхностную стерилизацию листьев проводили в течение 15 мин в 0,5%-ном растворе гипохлорита натрия [12]. В качестве исходного материала для индукции каллусогенеза была использована область по периферии центральной жилки листа *Rumex acetosa* L., которую делили на фрагменты и помещали на питательные среды.

Для индукции и поддержания каллусогенеза экспланты культивировали на твердой питательной среде MS с добавлением ауксинов и цитокининов в различных концентрациях и сочетаниях: бензиладенин-6 (БА) (SigmaAldrich, GmbH), α-нафтилуксусная кислота (НУК) (SigmaAldrich, GmbH), дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д) (SigmaAldrich, GmbH), 4-амино-3,5,6-трихлорпиколиновая кислота (АТХП) (SigmaAldrich, GmbH). Каллусогенез индуцировали при различных сочетаниях регуляторов роста, в условиях затемненности, при температуре 25°С. Субкультивирование осуществляли через 14 сут до появления белого плотного каллуса. После этого каллусы пассировали на те же питательные среды и переносили в климатическую камеру КС-200 (ОАО «Смоленское СКТБ СПУ», Россия) с фотопериодом день (8 ч) : ночь (16 ч) и температурой 23°С и культивировали до появления побегов.

Полученные побеги срезали и переносили на питательную среду ½ MS, содержащую 0,25 мг/л НУК с целью индукции ризогенеза. После достижения достаточного уровня развития корневой системы регенеранты пассировали на питательную среду ¼ MS для доращивания, содержащую 0 (контроль); 0,1; 0,5; 1 мг/л 24-эпибрассинолида. Регенеранты культивировали в климатической камере без смены питательной среды в течение 1–4 мес. Параллельно проводили эксперимент по внесению 24-эпибрассинолида в питательные среды на конечных стадиях доращивания. После доращивания регенеранты пересаживали в грунт (песок:торф – 1:1) и переносили в тепличные условия. Полив производили раствором 24-эпибрассинолида в концентрации 0 (контроль); 0,1; 0,5; 1 мг/л в течение недели.

Данные о выживаемости регенерантов, полученные в ходе экспериментов, обрабатывали с помощью программы StatSoft STATISTIKA .6.0.

Результаты исследования и обсуждение

Значительное влияние на длительное поддержание активно пролиферирующей культуры *in vitro* оказывает оптимальное соотношение регуляторов роста. Как показали результаты наших исследований, темпы роста каллусов *R. acetosa* L. значительно выше при концентрациях 1 мг/л БА и 2 мг/л НУК. После переноса в условия фотопериода в течение 2–4 недель наблюдалось побегообразование. После переноса на питательную среду ½ MS, содержащую 0,25 мг/л НУК, наблюдался ризогенез. Доращивание проводили при тех же условиях на питательной среде ¼ MS без гормонов (рис. 1, *А–Г*).

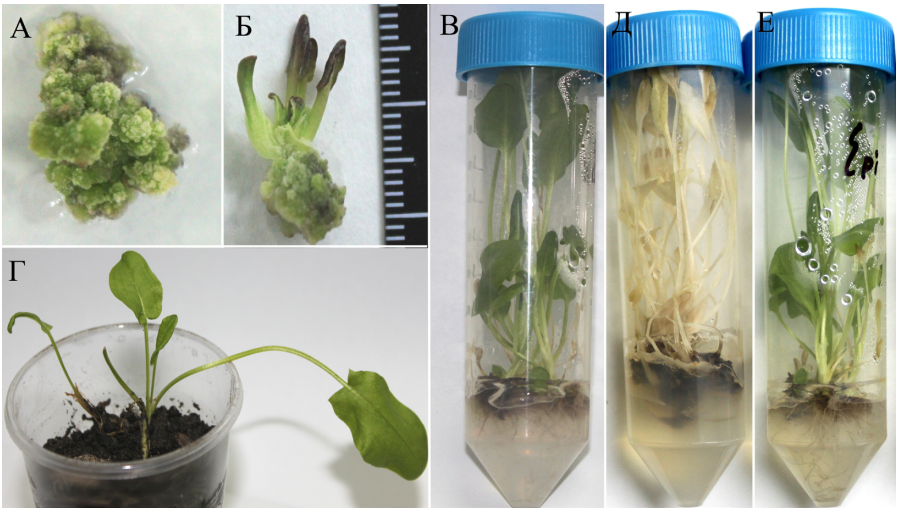


Рис. 1. Микроклональное размножение *R. acetosa* L. *in vitro*: *А* – каллусогенез; *Б* – геммагенез; *В* – ризогенез и доращивание; *Г* – акклиматизация; *Д* – доращивание в течение 1,5 мес. без смены питательной среды; *Е* – доращивание в течение 3 мес. без смены питательной среды в присутствии 24-эпибрассинолида

При внесении 24-эпибрассинолида в питательную среду на стадии доращивания наблюдалось увеличение возможного срока культивирования в 2 раза без смены питательной среды, тогда как культивирование контрольных экземпляров без внесения 24-эпибрассинолида невозможно более 1–1,5 мес. вследствие гибели последних (рис. 1, *Д, Е*).

Внесение 24-эпибрассинолида на конечных стадиях доращивания, а также полив регенерантов на стадии акклиматизации раствором 24-эпибрассинолида позволяли снизить процентное соотношение погибших регенерантов. В результате переноса в условия окружающей среды наблюдалось снижение процента гибели регенерантов в два раза (таблица).

Влияние 24-эпибрассинолида на эффективность акклиматизации регенерантов *R. acetosa* L.

Концентрация 24-эпибрассинолида, мг/л	Среднее значение гибели регенерантов и относительная ошибка среднего значения, %	Коэффициент вариации, %
0,0	19,9 ± 0,67	0,10
0,1	16,9 ± 0,69	0,13
0,5	10,1 ± 0,35	0,10
1,0	11,4 ± 0,62	0,16

Заключение

Внесение в питательные среды 24-эпибрассинолида при микроклональном размножении *R. acetosa* L. способствовало снижению гибели эксплантов и увеличению сроков культивирования регенерантов без смены питательной среды. При доращивании у регенерантов, выращиваемых без 24-эпибрассинолида, на начальных стадиях наблюдалось более активное развитие листостебельной части, тогда как различий в развитии корневой системы не наблюдалось. Предполагается, что повышение устойчивости на начальных стадиях акклиматизации связано со снижением темпов развития «зеленой» части и перехода от резких ростовых процессов к усилению общего развития.

Литература

1. *Bhatt I.D., Dhar U.* Factors controlling micropropagation of *Myrica esculenta* Buch. Ham. ex D. Don: a high value wild edible of Kumaun Himalaya // African Journal of Biotechnology. 2004. Vol. 3, № 10. P. 534–540.
2. *Nas M.N.* Improved rooting and acclimatization of micropropagated hazelnut shoots // HortScience. 2004. Vol. 39, № 7. P. 1688–1690.
3. *Gutierrez I.E.M., Nepomuceno C.F., Ledo C.A.S., Santana J.R.F.* Micropropagation and acclimatization of *Bauhinia cheilantha* (an important medicinal plant) // African Journal of Biotechnology. 2011. Vol. 10, № 8. P. 1353–1358.
4. *Budiarto K.* Micro propagation of several potted *Anthurium* accessions using spathe explants // Jurnal Natur Indonesia. 2008. Vol. 11, № 1. P. 59–63.
5. *Mariani T.S., Fitriani A., Teixeira da Silva J.A. et al.* Micropropagation of *Aglaonema* using axillary shoot explants // International Journal of Basic & Applied Sciences IJBAS-IJENS. 2011. Vol. 11, № 01. P. 46–53.
6. *Khan S., Naseeb S. and Ali K.* Callus induction, plant regeneration and acclimatization of African violet (*Saintpaulia ionantha*) using leaves as explants // Pakistan Journal of Botany. 2007. Vol. 39, № 4. P. 1263–1268.
7. *Qayyum B., Shahbazl M. and Akram N.A.* Interactive effect of foliar application of 24-epibrassinolideand root zone salinity on morpho-physiological attributes of wheat (*Triticum aestivum* L.) // International Journal of Agricultural and Biological Engineering. 2007. Vol. 9, № 4. P. 584–589.
8. *Houimli S.I.M., Denden M., Hadj S.B.* Induction of salt tolerance in pepper (*Capsicum annuum*) by 24-epibrassinolide // EurAsian Journal of BioSciences. 2008. Vol. 2. P. 83–90.
9. *Ефимова М.В., Мануйлова А.В., Малофий М.К. и др.* Влияние брассиностероидов на формирование защитных реакций проростков рапса в условиях засоления // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. Т. 21, № 1. С. 118–128.

10. *Бутенко Р.Г.* Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнология на их основе : учеб. пособие. М. : ФБК-ПРЕСС, 1999. 160 с.
11. *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Plant Physiology. 1962. Vol. 15, № 13. P. 473–497.
12. *Stewart C.N.J.* Plant biotechnology and genetics : Principles, techniques and applications. New Jersey : John Wiley & Sons, 2008. 352 p.

Поступила в редакцию 07.04.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 52–56

doi: 10.17223/19988591/22/4

Mikhail V. Skaptsov, Maxim G. Kutsev

South-Siberian Botanical Garden of Altai State University, Barnaul, Russia

EFFECT OF 24-EPIBRASSINOLIDE ON DURATION OF SORREL (*Rumex acetosa* L.) CULTIVATION *in vitro*

In this study there was used 24-epibrassinolide – plant steroid hormone, responsible for the physiological response of plants to various environmental stresses. The effect of 24-epibrassinolide on the improvement of the sustainability of regenerates during completion of growing and acclimatization and then its transfer to greenhouse conditions were studied. We investigated the possibility of a prolonged cultivation without changing the medium, as well as the survival of regenerates during acclimatization. For research, sorrel (Rumex acetosa L.) was introduced into the culture in vitro by using the MS medium, with the addition of 30 g/l of sucrose, 100 mg/l of mesoinozitol and 3 g/l of phytagel. We used standard methods of cultivation with modifications. Benzyladenine-6 and α-naphthaleneacetic acids were used as growth regulators. The optimum ratio of growth regulators for callus formation, gemmagenesis and rhizogenesis was found. Culture medium ¼ MS was used for completion of growing with the addition of 24-epibrassinolide at concentrations of 0.1, 0.5, and 1 mg/l. It was found that the 24-epibrassinolide at 0.5 mg/L increased the duration of regenerates' cultivation, without changing the culture medium, 2 times, as compared to control. Regenerates cultivated without adding 24-epibrassinolide in solid ¼ MS medium died after 1–1.5 months of cultivation. For acclimatization, regenerates were transferred into sand and peat mixture (1:1) in greenhouse conditions with watering by 24-epibrassinolide solution in concentration of 0.5 mg/l. Watering was applied during a week. The cases of death of regenerates decreased 2 times as compared to control. It was found that it was possible to extend the period of cultivation, and reduce the degree of death of regenerates almost two-fold, provided 24-epibrassinolide was introduced in culture media, starting from the stage of regeneration, rooting and acclimatization at a concentration of 0.5 mg/l. The specimens grown with the addition of 24-epibrassinolide are characterized by lower level of development of the leafy part. Characteristically, this phenomenon is often observed at plant species in a stress situation. Root system reduction was not recorded. This phenomenon is supposed to be one of the reasons why the death of regenerates decreased in the period of acclimatization.

Key words: *explant; calli; microclonal propagation; acclimatization; 24-epibrassinolide; sorrel (Rumex acetosa L.).*

Received April 7, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 57–69

БОТАНИКА

УДК 581.552+58.02+551.435.44(235.222)
doi: 10.17223/19988591/22/5

М.Н. Диркс

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

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *Juniperus sibirica* Burdst. И *Betula rotundifolia* Spach НА МОЛОДЫХ МОРЕНАХ ЛЕДНИКА МАЛЫЙ АКТРУ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ АЛТАЙ, СЕВЕРО-ЧУЙСКИЙ ХРЕБЕТ)

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований СО РАН (проект VII.63.1.4) и Президиума РАН (проект 4.02) при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ №№ 02-05-65178 и 13-05-00762.

Исследованы особенности поселения и онтогенетическая структура ценопопуляций двух кустарников Juniperus sibirica и Betula rotundifolia на разных стадиях развития растительности на молодых моренах ледника Малый Актру (2 200–2 290 м над ур. м., горно-ледниковый бассейн Актру, Северо-Чуйский хребет). Для J. sibirica прослежен ряд ценопопуляций от инвазионной на пионерной стадии до молодых нормальных на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии и конечно-моренном валу середины XIX в. Для B. rotundifolia выявлен ряд ценопопуляций от молодой нормальной на разнотравно-мохово-ивовой стадии до зрелой нормальной на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии. Характер онтогенетических спектров и демографические показатели ценопопуляций видов зависят от возраста моренных отложений, характера субстрата, особенностей микро- и мезорельефа, защищенности местообитаний от охлаждающего влияния ледника и вытекающей из него речки, наличия достаточного снежного покрова.

Ключевые слова: *ценопопуляции; онтогенетическая структура; кустарники; Juniperus sibirica; Betula rotundifolia; молодые морены.*

Введение

Молодые морены (ММ) ледников Центрального Алтая (ЦА), образующиеся в современную регрессивную фазу малого ледникового периода, представляют большой интерес для исследования особенностей поселения и формирования ценопопуляций (ЦП) древесных растений. Древесные растения играют важную роль в сложении флоры и первичной растительности на ММ долинных ледников [1–3]. Наиболее разнообразны среди них кустарники, которые появляются уже на ранних этапах заселения освободившихся ото льда территорий. Их значение в формирующихся растительных сообществах возрастает

с увеличением возраста моренных отложений и развитием на них первичной растительности. В ЦА на примере ММ ледника Малый Актру исследовалась структура ЦП кедра сибирского [4]. Ценопопуляционные исследования кустарников в условиях ММ до настоящего времени не проводились.

Целью настоящей работы было изучение особенностей поселения и онтогенетической структуры ЦП *Juniperus sibirica* Burgsd. (можжевельник сибирский, семейство Cupressaceae) и *Betula rotundifolia* Spach (береза круглолистная, семейство Betulaceae) на ММ ледника Малый Актру.

Материалы и методики исследования

Исследования ЦП кустарников проводились на ММ долинного ледника Малый Актру (2 200–2 290 м над ур. м.), расположенных в горно-ледниковом бассейне Актру на северном макросклоне Северо-Чуйского хребта. ММ представляют собой отложенные ледником с середины XIX в. до настоящего времени скопления разнообразного по гранулометрическому составу обломочного материала сланцевой породы [5]. В моренном рельефе выражены конечная морена середины XIX в., береговые морены, осцилляционные морены XX в., галечниковые площадки, склоны и выровненные участки. Конечно-моренный вал середины XIX в. сложен преимущественно крупнообломочным моренным материалом, характеризуется выраженным микро- и мезорельефом. В настоящее время расстояние от конечно-моренного вала до конца языка ледника составляет более 800 м.

Для ледника Малый Актру, являющегося основным гляциологическим репером Алтая, имеется наиболее детальный ряд наблюдений за его отступанием [6, 7], что позволило разделить поверхность ММ от конца языка ледника до конечно-моренного вала XIX в. на разновозрастные фрагменты [2]. В первичной растительности на ММ с учетом абсолютных датировок выделено три стадии формирования: пионерная (2012–1968 гг.), разнотравно-мохово-ивовая (1968–1911 гг.) и разнотравно-мохово-ивово-березковая (1911–1850 гг.) [2, 3]. Разреженная растительность на поверхности конечно-моренного вала середины XIX в., представленная единичными деревьями кедра и лиственницы, редкими кустарниками и травами, пятнами мхов, не входит в общую схему формирования растительности на ММ ледника Малый Актру.

Для выявления особенностей заселения ММ изучаемыми видами в 2003, 2011, 2012 гг. проводились наблюдения за составом их первых особей, появившихся после отступания ледника. Также в разновозрастных фрагментах ММ у наиболее старых особей были взяты спилы в основании стволиков или наибольших по диаметру ветвей и определен их абсолютный возраст путем подсчета годичных колец. Год появления конкретной особи на ММ определялся как разница между годом, в который был сделан спил, и значением ее абсолютного возраста. Временной период, прошедший после освобождения от ледника фрагмента, где появилась эта особь, рассчитывался

как разница между годом появления здесь особи и крайними значениями временного интервала фрагмента.

Формирующиеся ЦП *J. sibirica* и *B. rotundifolia* изучались на трансектах шириной 5 м (3 м) и разной длины (табл. 1), заложенных в 2011 и 2012 гг. на ММ в сообществах, соответствующих разным стадиям развития растительности, на тех участках, где наблюдалась наибольшая плотность их особей.

Таблица 1

Характеристика трансект на молодых моренах ледника Малый Актру

№ трансекты	Стадия формирования растительности	Фрагмент морен	Высота над уровнем моря, м	Расстояние от ледника, м	Экспозиция, крутизна склона, °	Площадь трансекты, м^2	ОПП, % КЯ/ТЯ/МЯ	Доминанты и содоминанты
1	1-я	1973–1968 гг.	2230	370	В, 7–10	185	ед./5–7/ед.	*Crepis karelinii, Trisetum mongolicum, Poa glauca, Brium coespiticium, Ditrichum flexicaule*
2	2-я	1941–1936 гг.	2205	470	В, 0–5	160	25–30/10–15/15–20	*Salix saposhnikovii, Myricaria dahurica, Dryas oxyodontha, Distichium capillaceum, Ditrichum flexicaule*
3	2-я	1916–1911 гг.	2210	570	В, 2–3	295	10–15/30–35/10–15	*Salix saposhnikovii, S. hastata, S. vestita, S. divaricata, Myricaria dahurica, Dryas oxyodontha, Distichium capillaceum, D. flexicaule*
4	3-я	1911–1900 гг.	2200	620	В, 10–15	50	10–15/15–20/7–10	*Betula rotundifolia* 7–9%, *Salix hastata, S. glauca, S. vestita, Dryas oxyodontha*
5	3-я	1911–1900 гг.	2200	650	0	20	60–65/1–2/45–50	*Betula rotundifolia* 55–60%, *Salix vestita, S. glauca, Abietinella abietina, Sanionia uncinata, Syntrichia ruralis*
6	КМВ	~1850 г.	2200	800	С, 3–5	460	7–10/5–7/1–3	*Juniperus sibirica* 5–7%, *Salix divaricata, S. hastata, S. saposhnikovii*

Примечание. КМВ – конечно-моренный вал середины XIX в.; ОПП – общее проективное покрытие ярусов; КЯ – кустарниковый ярус; ТЯ – травяно-кустарничковый ярус; МЯ – мохово-лишайниковый ярус.

Пять трансект были заложены на левом берегу вытекающей из ледника речки на склонах и пологих участках ММ перпендикулярно направлению отступания ледника, одна – на правом берегу на конечно-моренном валу середины XIX в. Левобережье характеризуется более спокойным рельефом и четче выраженным процессом развития растительности по сравнению с правобережьем. Конечно-моренный вал расположен почти полностью на правом берегу.

Трансекта № 1 была заложена перед моренными валами 1960-х гг. высотой 2–3 м, параллельно валам. Трансекта № 2 заложена на участке, занимающем ровную часть и склон, защищенном от охлаждающего влияния ледника и речки моренными валами 1960-х гг. и валом, расположенным вдоль речки. Здесь отмечается значительный снеговой покров зимой. Трансекта № 3 расположена перед моренными валами 1900-х гг. высотой 1,5–2 м параллельно валам. Трансекта № 4 находится на склоне сглаженного моренного вала. Этот участок имеет наибольший по сравнению с другими обследованными участками уклон поверхности. Здесь отмечаются наименьший снеговой покров и его наиболее раннее стаивание. Трансекта № 5 была заложена на выровненном участке ММ, где *B. rotundifolia* образует довольно густые заросли. Трансекта № 6 расположена в межморенном понижении конечно-моренного вала, где *J. sibirica* имеет наибольшее проективное покрытие и представлен наиболее крупными особями.

Онтогенетическая структура ЦП *J. sibirica* изучалась на трансектах № 1–4 и 6, *B. rotundifolia* – на трансектах № 2, 3 и 5. При исследовании онтогенетической структуры ЦП кустарников использовались классические ценопопуляционные методы [8–10]. Онтогенетические состояния особей выделяли на основе качественных и количественных морфологических признаков, в том числе специфичных для кустарников [11]. Счетными единицами у *J. sibirica* являлись особи, у *B. rotundifolia* – особи и парциальные образования. Типы онтогенетических спектров ЦП кустарников определяли по классификации А.А. Уранова, О.В. Смирновой [12] и классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [13].

Результаты исследования и обсуждение

J. sibirica относится к стелющимся кустарникам [14]. Вид имеет евразийский ареал и встречается в высокогорьях на скалах, каменистых склонах и россыпях, в лиственничных редколесьях [15]. В верховьях долины р. Актру *J. sibirica* довольно часто встречается в составе кустарникового яруса лиственнично-кедровых и лиственничных закустаренных разнотравных, разнотравно-осоково-злаковых и разнотравно-злаковых лесов, произрастающих на юго-восточном склоне долины в верхней части горно-лесного пояса [16]. Нами этот вид отмечен также в кустарниковых, разнотравно-можжевеловых тундрах выше границы леса. С небольшим обилием встречается на лесных лугах, единично – на зарастающих селях.

B. rotundifolia является прямостоячим геоксильным кустарником [14]. Для вида характерен монголо-алтае-саянский ареал, в пределах которого он растет в субальпийских редколесьях, кустарниковых зарослях, высокогорных тундрах [17]. В верховьях долины р. Актру этот вид входит в состав или доминирует в кустарниковом ярусе кедрово-лиственничных ерниково-зеленомошно-лишайниковых лесов, расположенных фрагментами на северо-западном склоне долины, кедрового кустарниково-зеленомошного леса между моренами ледников Малый Актру и Большой Актру. *B. rotundifolia* встречается в разреженном кустарниковом ярусе молодых лиственничных лесов на флювиогляциальных отложениях. На верхнем пределе произрастания лесов она начинает доминировать в кустарниковом ярусе, а в горно-тундровом поясе образует ерниковые мохово-лишайниковые тундры [16, 18].

J. sibirica и *B. rotundifolia* отмечены почти на всех обследованных нами ранее молодых моренах долинных ледников Центрального Алтая [1, 3]. *J. sibirica* растет на щебнистом и каменистом субстрате, флювиогляциальных отложениях, на моренах мертвого льда. *B. rotundifolia* встречается на щебнистых, каменистых, задернованных и омоховелых участках.

По своему значению в формировании растительности на молодых моренах ледника Малый Актру и моренах некоторых других ледников оба вида относятся к группе видов, которые появляются на более или менее ранних этапах поселения растений и значение которых по мере развития первичных сообществ возрастает [3]. *J. sibirica* и *B. rotundifolia* на этих моренах входят в состав первичных растительных микрогруппировок начиная со второй стадии формирования растительности. На третьей стадии *B. rotundifolia* становится доминантом кустарникового яруса.

Исследование особенностей поселения *J. sibirica* на ММ ледника Малый Актру показало, что в 2003 г. его первые особи (пять имматурных и одна виргинильная) были найдены во фрагменте 1978–1973 гг. в пионерном сообществе. В течение 2006–2007 гг. во фрагменте 2003–2007 гг. отмечалась ювенильная особь. В 2011 и 2012 гг., как и в 2003 г., первые особи *J. sibirica* были отмечены во фрагменте 1978–1973 гг. Здесь остались три имматурные особи, растущие на щебне в окружении более крупных камней. Поселение и приживание особей этого вида на участках морен, отложенных после 1978 г., нами не отмечено.

Определение абсолютного возраста наиболее старых особей *J. sibirica* в разных фрагментах ММ (табл. 2) показало, что в отдельных фрагментах, соответствующих разным стадиям развития растительности, они появились уже в первые годы или первое десятилетие после отступания ледника. Эти особи, скорее всего, являются первыми или одними из первых в соответствующих фрагментах и сохранились до настоящего времени. В остальных фрагментах, в которых наиболее старые особи появились через 25–85 лет после освобождения ММ ото льда, самые первые особи, вероятно, не сохранились, отмерев в молодом возрасте в связи с менее благоприятными

условиями для существования. Конечно-моренный вал мог в целом начать заселяться *J. sibirica* позже по сравнению с другими фрагментами в связи с более холодным в те годы климатом, значительным охлаждающим влиянием более крупного в то время ледника, преобладанием на поверхности вала грубообломочного материала. В настоящее время здесь имеются местообитания с достаточно благоприятными условиями для существования вида.

Первое появление *B. rotundifolia* на ММ ледника Малый Актру, как в 2003 г., так и в 2011 и 2012 гг., отмечено во фрагменте 1958–1952 гг. В верхней части этого фрагмента растет единственная угнетенная средневозрастная генеративная особь под защитой моренных валов.

Судя по абсолютному возрасту наиболее старых особей *B. rotundifolia* в разных фрагментах (табл. 3), они появились через 40–75 лет после отступания ледника на второй стадии развития растительности. Вероятно, большинство из них является первыми поселившимися в соответствующих фрагментах особями. На всех обследованных участках молодые особи *B. rotundifolia* приурочены к довольно ровным участкам или понижениям с мелкоземистым и щебнистым субстратом, защищенным от охлаждающего влияния ледника, часто рядом с моренными валами, где накапливается значительное количество снега в зимнее время.

Таблица 2

Время появления наиболее старых особей *Juniperus sibirica* на разных участках молодых морен ледника Малый Актру

Показатель	Год наблюдения									
	2003	2003	2011	2012	2003	2011	2003	2011	2003	2012
Фрагмент морен	1978–1973 гг.	1978–1973 гг.	1973–1968 гг.	1941–1936 гг.	1936–1931 гг.	1916–1911 гг.	1911–1900 гг.	1911–1900 гг.	Конечно-моренный вал (~1850 г.)	Конечно-моренный вал (~1850 г.)
Онтогенетическое состояние	im	im	v	g_1	g_1	g_2	g_2	g_3	g_2	g_2
Абсолютный возраст, годы	25	30	34	31	59	43	90	76	75	76
Год появления	1978	1973	1977	1981	1944	1968	1913	1935	1928	1936
Период, прошедший после отступания ледника, годы	0–5	0	4–9	40–45	8–13	52–57	2–13	24–35	~78	~86

Примечание. Онтогенетические состояния: p – проростки; j – ювенильное; im – имматурное; v – виргинильное; g_1 – молодое генеративное; g_2 – средневозрастное генеративное; g_3 – старое генеративное (обозначения для табл. 2–6).

Таблица 3

Время появления наиболее старых особей *Betula rotundifolia* на разных участках молодых морен ледника Малый Актру

Показатель	Год наблюдений			
	2012	2012	2011	2011
Фрагмент морен	1958–1952 гг.	1941–1936 гг.	1916–1911 гг.	1911–1900 гг.
Онтогенетическое состояние	g_2	g_2	g_2	g_2
Абсолютный возраст, годы	15	18	26	63
Год появления	1997	1994	1985	1948
Период, прошедший после отступания ледника, годы	39–45	53–58	69–74	37–48

Для описания стадий онтогенеза *J. sibirica* и *B. rotundifolia* пока еще недостаточно данных. Получены лишь некоторые количественные характеристики для разных онтогенетических состояний (табл. 4).

Таблица 4

Количественные характеристики онтогенетических состояний *Juniperus sibirica* и *Betula rotundifolia* на молодых моренах ледника Малый Актру

Онтогенетическое состояние	Количество измеренных особей	Высота, см	Максимальный диаметр куста, см	Порядок ветвления побегов	Количество скелетных осей	Максимальная длина скелетных осей, см	Максимальный диаметр скелетных осей в основании, мм
Juniperus sibirica							
j	1	2	–	–	1	2,5	1
im	20	5,5–22	14–56	2–4	1–7	4–40	2–9
v	15	5–30	46–135	4–5	3–10	30–84	6–13
g_1	9	7–49	30–202	4–6	3–8	30–113	6–20
g_2	10	15–40	233–450	5–9	4–10	158–260	23–70
g_3	2	24–38	161–175	4–5	1–5	96–125	19–19,5
Betula rotundifolia							
p	3	0,1–0,4	–	–	1	0,3–0,4	0,3–0,4
j	10	0,4–0,5	–	–	1	0,4–0,5	0,5–0,8
im	15	1,5–25	–	1–3	1–3	1,5–28	1–6
v	10	15–55	28–54	3–5	1–6	29–63	6–11
g_1	10	36–80	30–119	4–5	4–10	46–104	6–14,5
g_2	20	50–150	43–420	6–9	8–14	58–250	9–40
g_3	2	70–80	184–219	5–6	5–6	143–153	21–43

У *J. sibirica* в годы наблюдений на всех обследованных участках морен не были обнаружены проростки, ювенильные особи были единичны. Это,

видимо, связано с тем, что условия для прорастания семян и существования самых молодых особей этого вида благоприятны не каждый вегетационный сезон, а также, вероятно, и с низкой всхожестью семян. Проростки и ювенильные растения *B. rotundifolia* отсутствуют только в зарослях этого кустарника в связи со сложностью их прорастания в плотном моховом покрове и слое опада. Самые старые особи *J. sibirica* имеют возраст 70–90 лет и *B. rotundifolia* – 60–65 лет и относятся к средневозрастному генеративному состоянию. Особи старого генеративного состояния, отмеченные у этих видов, являются угнетенными и проходят сокращенный онтогенез, поэтому их абсолютный возраст не выше такового средневозрастных генеративных особей. Особи постгенеративного периода у обоих видов нами не были обнаружены. Временной период с середины XIX в. до наших дней, в течение которого освобождались ото льда и становились пригодными для поселения кустарников моренные отложения, по-видимому, не является достаточным для прохождения всех стадий онтогенеза этими видами.

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Juniperus sibirica*. Онтогенетические спектры исследованных ЦП *J. sibirica* на разных стадиях развития растительности на ММ ледника Малый Актру являются неполночленными (табл. 5), что связано с отсутствием во всех ЦП проростков и особей постгенеративного периода, в большинстве ЦП – ювенильных растений, в некоторых ЦП – особей отдельных онтогенетических состояний генеративного периода. Спектры всех ЦП *J. sibirica*, за исключением таковой на конечно-моренном валу середины XIX в., являются левосторонними с преобладанием в ЦП на первой и второй стадиях имматурных растений. Преобладание виргинильных особей, отсутствие молодых генеративных и заметная доля старых генеративных особей в ЦП на третьей стадии (фрагмент 1911–1850 гг.) связано с неблагоприятными внешними условиями участка (открытое положение на поверхности моренного вала, сдувание здесь снега зимой, более раннее таяние снега). Онтогенетический спектр ЦП *J. sibirica* на поверхности конечно-моренного вала середины XIX в. характеризуется двумя максимумами – на имматурном и средневозрастном генеративном состояниях. Условия для существования ЦП на этом участке являются, по-видимому, достаточно благоприятными в связи с более ранним освобождением ото льда, наибольшим удалением от ледника, положением в межморенном понижении, что подтверждается еще и наличием только здесь единичных ювенильных растений, наиболее крупных средневозрастных генеративных особей, отсутствием особей старого генеративного состояния. Поэтому преобладание в этой ЦП имматурных и средневозрастных генеративных особей можно объяснить способностью особей длительно находиться в данных онтогенетических состояниях.

Наибольшая плотность особей отмечена для ЦП фрагмента 1941–1936 гг., соответствующего середине второй стадии, что связано с преобладанием на этом участке выровненных мелкоземистых и щебнистых участков, защитой моренными валами от охлаждающего влияния ледника и накоплением здесь снега

в зимний период. Плотность особей в ЦП на конечно-моренном валу, несмотря на сравнительно благоприятные условия, заметно ниже, что обусловлено тем, что поверхность вала сложена преимущественно крупным обломочным материалом. В самой молодой ЦП на первой стадии (фрагмент 1973–1968 гг.), состоящей из единичных молодых особей, отмечена наименьшая плотность особей.

Таблица 5

Онтогенетические спектры и демографические показатели *Juniperus sibirica* на молодых моренах ледника Малый Актру

Фрагмент морен	Онтогенетическое состояние особей, % от общего числа						Демографические показатели		
	j	im	v	g_1	g_2	g_3	Плотность особей, шт./100 м^2	Δ	ω
1973–1968 гг.	–	75	25	–	–	–	2,2	0,07	0,24
1941–1936 гг.	–	54	31	9	6	–	21,9	0,12	0,36
1916–1911 гг.	–	50	19	12,5	12,5	6	5,4	0,19	0,44
1911–1850 гг.	–	20	40	–	20	20	10,0	0,30	0,56
Конечно-моренный вал середины XIX в. (~1850 г.)	2	44	9	9	36	–	9,8	0,24	0,55

Примечание. Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности.

С увеличением возраста морен в целом увеличиваются демографические показатели и усложняется онтогенетическая структура ЦП *J. sibirica*. По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой [12] ЦП этого вида на пионерной стадии (фрагмент 1973–1968 гг.) является инвазионной, остальные ЦП – молодыми и нормальными. Все ЦП *J. sibirica* по классификации Л.А. Животовского [13] относятся к молодым (Δ = 0,07–0,3; ω = 0,24–0,56).

ЦП на пионерной стадии в связи с отсутствием в ее составе генеративных особей еще не способна к самоподдержанию и полностью зависит от заноса семян извне. Такой занос возможен с участков морен начиная с фрагмента 1936–1931 гг., где появляются первые генеративные особи, и/или из кедрового леса между моренами ледников Малый и Большой Актру. Самоподдержание всех остальных ЦП уже может осуществляться за счет собственных семян, так как имеются генеративные особи.

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Betula rotundifolia*. Онтогенетические спектры изученных ЦП *B. rotundifolia* неполночленные (табл. 6), что обусловлено отсутствием во всех ЦП особей постгенеративного периода, в обеих ЦП на второй стадии – старых генеративных растений, в ЦП на третьей стадии – проростков и ювенильных особей. Онтогенетические спектры обеих ЦП *B. rotundifolia* на второй стадии являются левосторонними, причем ЦП на более молодом участке (фрагмент 1941–1936 гг.) содержит уже особи генеративных состояний и ее спектр сдвинут правее по сравнению с ЦП во фрагменте 1916–1911 гг.

Таблица 6

Онтогенетические спектры и демографические показатели *Betula rotundifolia* на молодых моренах ледника Малый Актру

Фрагмент морен	Онтогенетическое состояние особей или парциальных образований, %								Демографические показатели		
	p	j	im	v	g_1	g_2	g_3	$g_{вег.}$	Плотность особей (парциальных образований), экз./100 м^2	Δ	ω
1941–1936 гг.	1,3	14,4	74,4	16,9	14,4	1,3	–	–	122,5	0,08	0,28
1916–1911 гг.	2,2	54,3	39,1	2,2	0,7	1,4	–	–	46,8	0,04	0,14
1911–1850 гг.	–	–	23,8	2,4 (4,8)	7,1 (4,8)	23,8 (26,2)	4,8	2,4	225,0 (125,0)	0,35	0,73

Примечание. $g_{вег}$ – генеративное вегетирующее состояние.

Кроме того, все демографические показатели ЦП во фрагменте 1941–1936 гг. заметно выше, что можно объяснить более благоприятными условиями здесь для произрастания кустарника (преобладание выровненных участков, сложенная мелкоземом и щебнем поверхность, защищенность от охлаждающего влияния ледника, значительный снежный покров зимой). Благоприятные локальные условия для существования *B. rotundifolia*, видимо, могут оказывать большее влияние на характер онтогенетических спектров и значения демографических параметров ее ЦП, чем возраст моренных отложений. В ЦП *B. rotundifolia* на третьей стадии (фрагмент 1911–1850 гг.) преобладают особи средневозрастного генеративного состояния, второй локальный максимум приходится на имматурные особи. Отмеченные здесь старые генеративные особи проходят сокращенный онтогенез в связи с угнетением, которое обусловлено конкуренцией между особями вида. Это подтверждает и наличие в этой ЦП генеративных ве-

гетирующих особей. В этой ЦП встречаются не только особи семенного происхождения, но и парциальные образования (укоренившиеся ветви), отмеченные в основном у средневозрастных генеративных особей. Парциальные образования начинают появляться с виргинильного онтогенетического состояния. Для этой ЦП *B. rotundifolia*, где ее особи образуют довольно густые заросли, зарегистрированы наибольшие плотность особей и значения индексов возрастности и эффективности.

В соответствии с классификацией А.А. Уранова и О.В. Смирновой [12] ЦП *B. rotundifolia* на второй стадии (фрагменты 1941–1936 и 1916–1911 гг.) являются молодыми нормальными, а ЦП на третьей стадии (фрагмент 1911–1850 гг.) – зрелыми нормальными. По классификации Л.А. Животовского [13] ЦП второй стадии молодые ($\Delta = 0{,}04–0{,}08$; $\omega = 0{,}14–0{,}28$), ЦП третьей – зрелые ($\Delta = 0{,}35$; $\omega = 0{,}73$).

Все исследованные ЦП *B. rotundifolia* благодаря наличию в их составе генеративных особей способны к самоподдержанию семенным способом, а на третьей стадии также и с помощью парциальных образований.

Заключение

Поселение *J. sibirica* на ММ ледника Малый Актру может происходить в первые годы после отступания ледника. Первые поселившиеся особи на отдельных участках ММ, вероятно, не сохраняются, отмирая в молодом возрасте из-за неблагоприятных внешних условий. *B. rotundifolia* поселяется на ММ не ранее, чем через 40 лет после отступания ледника на разнотравно-мохово-ивовой стадии развития растительности и зависит от наличия выровненных, сложенных мелким обломочным материалом участков, защищенных от охлаждающего влияния ледника, со значительным снежным покровом зимой.

Время, прошедшее с начала образования ММ, пока еще недостаточно для прохождения особями этих видов полного онтогенеза. Отсутствие наиболее молодых особей *J. sibirica* связано, по-видимому, с неблагоприятными погодными условиями в годы исследований и/или с низкой всхожестью семян. Появлению самых молодых растений *B. rotundifolia* на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии препятствуют плотный моховый покров и слой опада. Этими причинами объясняется неполночленность онтогенетических спектров всех исследованных ЦП этих видов.

Для *J. sibirica* прослежен ряд ЦП от инвазионной на пионерной стадии до молодых нормальных на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии и конечно-моренном валу середины XIX в. Для *B. rotundifolia* выявлен ряд ЦП от молодой нормальной на разнотравно-мохово-ивовой стадии до зрелой нормальной на разнотравно-мохово-ивово-березковой стадии.

Характер онтогенетических спектров и демографические показатели (плотность особей, индекс возрастности, индекс эффективности) ЦП видов зависят от возраста моренных отложений, характера субстрата, осо-

бенностей микро- и мезорельефа, защищенности местообитаний от охлаждающего влияния ледника, наличия достаточного снежного покрова.

Литература

1. *Диркс М.Н.* Флора молодых морен ледников Центрального Алтая : автореф. дис. … канд. биол. наук. Томск, 2006. 19 с.
2. *Тимошок Е.Е., Нарожный Ю.К., Диркс М.Н., Березов А.А.* Опыт совместных гляциологических и ботанических исследований первичных сукцессий растительности на молодых моренах в Центральном Алтае // Экология. 2003. № 2. С. 101–107.
3. *Тимошок Е.Е., Нарожный Ю.К., Диркс М.Н. и др.* Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая. Томск : Изд-во НТЛ, 2008. 208 с.
4. *Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Савчук Д.А., Лазарев А.В.* Структура ценопопуляций кедра сибирского на моренном комплексе малой ледниковой эпохи ледника Малый Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) // Проблемы кедра. 2003. № 7. С. 182–188.
5. *Душкин М.А.* Многолетние колебания ледников Актру и условия развития молодых морен // Гляциология Алтая. Томск, 1965. Вып. 4. С. 83–101.
6. *Ревякин В.С., Мухаметов Р.М.* Сокращение ледниковой системы Купол – Малый Актру на Алтае за период 1952–1979 гг. // Материалы гляциологических исследований. 1981. Вып. 41. С. 187–190.
7. *Нарожный Ю.К., Окишев П.А.* Динамика ледников Алтая в регрессивную фазу малого ледникового периода // Материалы гляциологических исследований. 1999. Вып. 87. С. 119–123.
8. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Геоботаника. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7–204.
9. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–33.
10. *Ценопопуляции* растений. М. : Наука, 1988. 184 с.
11. *Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтивкина И.В. и др.* Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники : методические разработки для студентов биологических специальностей. М., 1989. 105 с.
12. *Уранов А.А.,* Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
13. *Животовский Л.А.* Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
14. *Серебряков И.Г.* Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
15. *Ханминчун В.М. Juniperus sibirica* // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1988. Т. 1. С. 84.
16. *Тимошок Е.Е.* Растительность горноледникового бассейна Актру // Гляциология Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. Вып. 5 (20). С. 74–85.
17. *Шемберг М.А. Betula nana* subsp. *rotundifolia* // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1992. Т. 5. С. 69.
18. *Бочаров А.Ю.* Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменений климата // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 352. С. 203–206.

Поступила в редакцию 10.04.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 57–69
doi: 10.17223/19988591/22/5

Marina N. Dirks

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

ONTOGENETIC STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF *Juniperus sibirica* Burdst. AND *Betula rotundifolia* Spach ON NEW MORAINES OF THE MALY AKTRU GLACIER (CENTRAL ALTAI, SEVERO-CHUISKIY RANGE)

Colonization peculiarities and ontogenetic structure of coenopopulations of two shrubs Juniperus sibirica and Betula rotundifolia were investigated at different stages of vegetation development on new moraines of the Maly Aktru glacier (2200–2290 m a.s.l., Aktru headwater basin, Severo-Chuiskiy range). Colonization of J. sibirica can occur in early years after glacier retreating. The first individuals on some sites probably don't survive dying when they are young because of unfavorable conditions. B. rotundifolia colonizes new moraines not until 40 years after glacier retreating at the herb-moss-willow stage of vegetation development and depends on the presence of plane sites of fine fragments of rocks protected from cooling by the glacier and with a considerable snow cover. The time period of new moraine forming is not enough for passing overall ontogenesis by individuals of this species. Seemingly, the absence of the youngest individuals of J. sibirica is connected with unfavorable weather conditions in the years of investigations and/or low germinating ability. A settlement of the youngest individuals of B. rotundifolia at the herb-moss-willow-birch stage is hampered by dense moss cover and leaf litter. These are reasons why the ontogenetic spectra of all investigated coenopopulations of this species are incomplete.

The series of J. sibirica cenopopulations from invasional cenopopulation at the pioneer stage to the young and normal ones at the herb-moss-willow-birch stage and on the end moraine of the middle of the 19th century were observed. The series of B. rotundifolia cenopopulations from the young and normal cenopopulation at the herb-moss-willow stage to the mature and normal one at the herb-moss-willow-birch stage were revealed. Coenopopulation of J. sibirica at the pioneer stage isn't capable yet of self-sustaining and completely depends on seed influx from without because of the absence of generative individuals in its structure. Self-sustaining of its other coenopopulations can occur by their own seeds as there are generative individuals. All coenopopulations of B. rotundifolia are capable of self-sustaining by seed reproduction due to the presence of generative individuals and also by partial formations at the herb-moss-willow-birch stage. The character of ontogenetic spectra and demographic characteristics of species cenopopulations depend on the age of moraine deposits, substrate features, micro- and mesorelief peculiarities, ecotopes protected from cooling by the glacier and a sufficient snow cover.

Key words: *coenopopulations; ontogenetic structure; shrubs; Juniperus sibirica; Betula rotundifolia; young moraines.*

Received April 10, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 70–83

УДК 58.009; 581.55; 574.3
doi: 10.17223/19988591/22/6

О.А. Каримова, О.Ю. Жигунов, Я.М. Голованов, Л.М. Абрамова

Ботанический сад-институт УНЦ РАН (г. Уфа)

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ГОРНО-СКАЛЬНЫХ ВИДОВ В ЗАУРАЛЬЕ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Представлены результаты изучения эколого-биологических особенностей 4 редких горно-скальных видов (Patrinia sibirica (L.) Juss., Sophianthe sibirica (L.) Tzvel., Anemonastrum biarmiense (Juz.) Holub, Bupleurum multinerve DC.) в северной части Зауралья Республики Башкортостан и анализ современного состояния 6 природных ценопопуляций этих видов. Исследуемые 3 вида азиатского происхождения в Зауралье Ркспублики Башкортостан находятся на западной границе распространения, а для эндемика Урала Anemonastrum biarmiense здесь проходит южный предел ареала. Проведена оценка фитоценотической приуроченности ценопопуляций, преобладающим типом растительности являются петрофитные и горные степи с высокой долей каменистости почвы. Изученные ценопопуляции относятся к нормальным неполночленным. Проведено сравнение индексов восстановления и старения, отражающих динамические процессы ценопопуляций. 2 изученные популяции молодые, 2 – зреющие и 2 – зрелые. Для большинства морфометрических параметров характерно нормальное варьирование. Исследованные популяции редких видов находятся в удовлетворительном и хорошем состоянии.

Ключевые слова: *редкий вид; ценопопуляция; возрастные состояния; возобновление; морфометрические параметры; фитоценотическая приуроченность.*

Введение

На территории Республики Башкортостан, находящейся на рубеже Европы и Азии, проходят границы ареалов многих сибирских и азиатских видов растений, они нередко представлены изолированными и фрагментированными локалитетами, а также являются реликтами. В этих дизъюнктивных фрагментах ареалов популяции редких видов находятся в пограничных, зачастую стрессовых условиях и обладают своеобразием внутренней организации, структуры, морфологии и других биологических особенностей. Любые антропогенные воздействия (от загрязнения среды до выпаса, рекреации и сведения лесов) оказывают на такие пограничные популяции крайне негативное воздействие, поскольку приводят к дальнейшему сокращению ареалов вплоть до их полного исчезновения. Поэтому исследования по выявлению и изучению биологического разнообразия редких видов в пограничных условиях – актуальная и первоочередная природоохранная задача.

Зная биологию вида и структуру ценопопуляций (ЦП), можно прогнозировать ход их развития и реакцию на неблагоприятные воздействия среды [1–5].

В Башкортостане слабо изучены пограничные популяции горно-скальных и горно-степных редких видов растений, эти виды, как правило, произрастают в труднодоступных горных местностях, что затрудняет исследования. Насущные задачи в этом отношении – это проведение инвентаризации местонахождений, оценка состояния ценопопуляций в конкретных местообитаниях и изучение биологии редких видов, позволяющее понять причины их редкости.

Наши исследования посвящены изучению четырёх редких видов Зауралья Республики Башкортостан: *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Sophianthe sibirica* (L.) Tzvel., *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub, *Bupleurum multinerve* DC., два из которых являются реликтами, а один – эндемиком Урала. В последнее издание Красной книги Республики Башкортостан [6] включены два из объектов исследования, остальные два – в список объектов растительного мира, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и мониторинге.

Цель исследования – изучение эколого-биологических особенностей, структуры и состояния ценопопуляций редких видов, находящихся на границе ареала в северной части Зауралья.

Материалы и методики исследования

В 2012 г. было проведено обследование северной части Зауралья Республики Башкортостан (Абзелиловский и Учалинский р-ны). Исследуемая территория находится на границе двух частей света: Европы и Азии, которая проходит по р. Урал. Согласно природному районированию П.Л. Горчаковского [7], изучаемая территория находится в Учалинском лесостепном районе. Климат территории умеренно континентальный. Период с температурой ниже 0°С устанавливается в последней декаде октября и длится до второй декады апреля. Среднегодовая температура составляет 1,4–1,8°С. Январь и февраль являются наиболее холодными, июнь и июль – самыми жаркими месяцами. Абсолютный максимум температуры в июле может достигать 42°С и более. Амплитуда среднемесячных температур января и июля превышает 36°С, а между абсолютным минимумом и максимумом составляет 86°С. Сумма активных температур составляет 1 900–2 000°С. Среднегодовое количество осадков – 350–422 мм.

Район исследований относится к восточному склону Южного Урала и Восточному Зауралью. Зауральский мелкосопочник протягивается узкой полосой восточнее хр. Уралтау и имеет очень сложный рельеф, представляющий серию расчлененных долинами рек остепненных хребтов или разрозненных возвышений. В строении его участвуют вулканогенные и осадочные

породы. Наиболее высокую часть мелкосопочника составляют хребты Куркак, Крыкты, Ирендык, сложенные вулканогенными породами. Вершины хребтов плоские, а склоны крутые, особенно западные.

В связи со сложностью условий почвообразования почвенный фон Башкирского Зауралья характеризуется большим разнообразием типов и разновидностей [8]. В полосе расчлененных предгорий преобладают маломощные грубоскелетные почвы и черноземы, преимущественно выщелоченные [9]. Элювиально-делювиальные отложения распространены повсеместно. Нередко это чисто щебнистые образования с мощностью до 5–10 м, а в межхребтовых понижениях местами до 30–50 м.

Приведем краткую характеристику включенных в исследования видов [10, 6]. Жизненная форма видов дана по Е.Л. Нухимовскому [11, 12].

A. biarmiense (ветреница пермская) – семейство лютиковые (*Ranunculaceae* Juss.). Полурозеточное компактнокорневищное многолетнее растение до 60–65 см высотой. Высокогорный эндемик Урала. Общее распространение: от Полярного до Южного Урала, изолированные местонахождения в Тюменской области и Ханты-Мансийском автономном округе. В Республике Башкортостан произрастает в горно-тундровом и подгольцовом поясах на скалах, на подгольцовых лугах и в разреженных мелколесьях гор Иремель, Ямантау, Зигальга, Шатак, Ирендык, Уралтау и др. Встречается и в горно-лесном поясе в светлых лиственничных, сосновых, березовых лесах. Внесен в список видов, нуждающихся в особом внимании и мониторинге. Обладает декоративными качествами.

B. multinerve (володушка многожилковая) – семейство зонтичные (*Apiaceae* Lindl). Каудексовый короткостержневой многолетник высотой 20–80 см. Произрастает по каменистым горным склонам, в горных сосняках. Плейстоценовый перигляциальный реликт горно-степного азиатского происхождения. Общее распространение: Южная Сибирь и прилегающие районы Монголии. Обособленные фрагменты ареала на Урале и Среднерусской возвышенности. В Республике Башкортостан вид встречается на северо-востоке Предуралья, на Южном Урале и его восточных предгорьях. Внесен в список видов, нуждающихся в особом внимании и мониторинге.

P. sibirica (патриния сибирская) – семейство валериановые (*Valerianaceae* Batsch). Стержнекорневое компактнокорневищное многолетнее травянистое растение высотой до 20–30 см. Плейстоценовый горно-степной реликт южно-сибирского происхождения. Произрастает в каменистых степях, сухих каменистых горных тундрах, на остепненных скалах и выходах горных пород. Северо- и центральноазиатский горно-лесостепной вид, встречающийся на Урале, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии, Джунгарии, Монголии. На Южном и Среднем Урале находится изолированный реликтовый фрагмент. В Республике Башкортостан известен преимущественно в лесостепных предгорьях восточного макросклона, а также на гольцовых вершинах, выше границы леса (гора Иремель, хр. Большой

Шатак, Машак, Зигальга, Нурали, Крыкты, Ирендык и др.). Вид включен в Красную книгу Республики Башкортостан [6] с категорией III – редкий вид. Растение обладает декоративными и лекарственными свойствами. Применяется в традиционной тибетской, корейской и медицине народов Сибири.

S. sibirica (зорька сибирская) – семейство гвоздичные (*Caryophyllaceae* Juss.). Многолетнее травянистое стержнекорневое каудексообразующее растение. Произрастает в каменистых степях, на щебнистых склонах, скалах, в хвойных лесах, преимущественно на серпентинитах, реже известняках. Сибирский вид, распространен на Урале, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Монголии. В Республике Башкортостан встречается всего в двух пунктах на восточном склоне Южного Урала в Учалинском районе. Вид включен в Красную книгу Республики Башкортостан [6] с категорией II – вид, сокращающийся в численности. Может использоваться как декоративное растение для каменистых горок и рокариев.

Исследуемые виды азиатского происхождения в Зауралье Республики Башкортостан находятся на западной границе распространения, а для эндемика Урала *A. biarmiense* здесь проходит южный предел ареала.

Для оценки фитоценотической приуроченности ценопопуляций с использованием традиционных геоботанических методов [13] выполнялись геоботанические описания сообществ на площадках 25–64 м^2.

При выделении возрастных состояний использовали методические принципы и подходы, изложенные в работах Т.А. Работнова [1], А.А. Уранова [2], Л.А. Жуковой, Э.В. Шестаковой [14]. При определении возрастной структуры ЦП, согласно стандартным критериям, учитывались следующие возрастные состояния: проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g_1), средние генеративные (g_2), старые генеративные (g_3). Индекс возрастности определялся по методике А.А. Уранова [2].

Онтогенетическую структуру ЦП вида в разных эколого-фитоценотических условиях обитания изучали методом трансект [16]. Построение онтогенетических спектров проводили по общепринятой методике [2, 3, 15].

Для детальной характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли некоторые демографические показатели: $I_в$ – индекс восстановления [5], $I_{ст}$ – индекс старения [16].

Оценку состояния ЦП проводили по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [17], основанную на совместном использовании индексов возрастности (Δ) [2] и эффективности (ω) [17].

Изучение морфометрических параметров в природных условиях проводилось согласно методу В.Н. Голубева [18] на 25 генеративных растениях каждой из ЦП.

При анализе количественных показателей использовали стандартные процедуры: средние арифметические M, ошибки средней арифметической m, коэффициент вариации CV (%) [19, 20].

Результаты исследования и обсуждение

По данным геоботанических описаний растительности определена фитоценотическая приуроченность ценопопуляций изучаемых видов в северной части Башкирского Зауралья, которая приведена ниже.

ЦП 1 – *A. biarmiense* (гора Куркак хр. Куркак). Ценопопуляция расположена на вершине горы Куркак (1 008 м) одноименного хребта и занимает склон северо-западной экспозиции с уклоном до 5°, а также часть выровненной вершины. Преобладающим типом растительности являются горные степи на краю сосново-лиственничного редколесья. Общее проективное покрытие (ОПП) травяного яруса варьирует от 50 до 75%. Средняя высота травостоя составляет 25–30 см. Имеется развитый мохово-лишайниковый ярус, развивающийся на камнях и поверхности почвы. Каменистость почвы составляет 30–40%. В составе травостоя доминируют *Carex pediformis* C.A. Mey. и *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski. Высока доля петрофитных видов растений *Aster alpinus* L., *Centaurea marschalliana* Spreng., *Echinops ritro* L., *Thalictrum foetidum* L., наряду с которыми встречаются и более влаголюбивые виды лесных полян и опушек: *Aconogonon alpinum* All., *Campanula glomerata* L., *Galium boreale* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch. Нередко встречаются лесные виды, такие как: *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb., *Atragene speciosa* Weinm., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce.

ЦП 2 – *A. biarmiense* (северная оконечность хр. Куркак). Изучаемая ценопопуляция расположена в верхней трети склона северо-восточной экспозиции северной оконечности хр. Куркак с относительным уклоном 2–5° на месте разнотравно-злакового разреженного березняка. ОПП древесного яруса незначительно – 20–25%, средняя высота древостоя 18–20 м. Древесный ярус составляет в основном *Betula pendula* Roth с незначительной примесью *Larix sibirica* Ledeb. Кустарниковый ярус представлен *Rubus saxatilis* L. и *Caragana frutex* (L.) C. Koch, ОПП 30–35%. ОПП травяного яруса варьирует от 85 до 90%, средняя высота травостоя от 35 до 40 см. В составе травостоя доминирует злак *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Также широко представлено и разнотравье в составе следующих видов: *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC., *Bistorta major* S.F. Gray, *Galium boreale, Sanguisorba officinalis, Seseli libanotis, Trifolium medium* L., *Vicia cracca* L. и др.

ЦП 3 – *B. multinerve* (окрестности оз. Ворожеич, южный склон горы). Ценопопуляция расположена на вершине небольшой горы, а также на ее южном склоне с относительным уклоном 20°. Преобладающим типом растительности являются гвоздико иглолистно-горноколосниковые петрофитные степи с высокой долей каменистости почвы – 60–65%. Имеется развитый мохово-лишайниковый ярус. ОПП травяного яруса 50–55%. Средняя высота травостоя варьирует от 15 до 20 см. Травостой сложен в основном типичными петрофитными видами: *Allium rubens* Schrad. ex Willd., *Aster alpinus, Cen-*

taurea marschalliana, Dianthus acicularis Fisch. ex Ledeb., *Orostachys spinosa* (L.) C.A. Mey., *Thalictrum foetidum*.

ЦП 4 – *P. sibirica* (гора Шахтная). Ценопопуляция занимает западный, юго-западный склоны горы Шахтной с относительным уклоном 5–10°. ОПП травянистого яруса составляет 55–75% при средней высоте травостоя 10–25 см. Преобладающим типом растительности являются гвоздико иглолистно-горноколосниковые петрофитные степи с высокой долей каменистости почвы – 35–50%. Имеется развитый мохово-лишайниковый ярус. В травяном покрове доминируют в основном петрофитные виды растений: *Allium rubens, Carex pediformis, Centaurea marschalliana, Dianthus acicularis, Minuartia krascheninnikovii* Schischk., *Orostachys spinosa, Thalictrum foetidum* и др. В состав сообществ входят и типично степные виды: *Artemisia austriaca* Jacq., *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Helictotrichon desertorum* и др.

ЦП 5 – *S. sibirica* (восточный берег оз. Аушкуль). Изучаемая ценопопуляция расположена на степном склоне юго-западной экспозиции с относительным уклоном около 5–10°. Преобладающим типом растительности при этом являются гвоздико иглолистно-горноколосниковые петрофитные степи с высокой долей каменистости почвы – 45–50%. ОПП травянистого яруса 60–75%. Средняя высота травостоя составляет 10–15 см. Характерной особенностью данных фитоценозов является наличие хорошо развитого мохово-лишайникового яруса. Травостой сложен в основном типичными петрофитными видами: *Allium rubens, Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd., *Aster alpinus, Centaurea marschalliana, Dianthus acicularis, Orostachys spinosa.*

ЦП 6 – *S. sibirica* (гора Шахтная). Изучаемая ценопопуляция занимает нижнюю, относительно нарушенную часть склона западной экспозиции горы Шахтной. ОПП травянистого яруса составляет 65–90% при средней высоте травостоя 20–30 см. Преобладающим типом растительности являются нарушенные выпасом овсяницево-тонконоговые степи. В травянистом ярусе доминируют *Festuca pseudovina* и *Koeleria cristata* (L.) Pers. Наряду с типичными степными видами встречаются и виды остепненных лугов: *Astragalus danicus* Retz., *Galium verum* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst. и др.

В ходе исследований была изучена демографическая структура ЦП, которая представляет собой один из существенных ее признаков, так как обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость. Возрастная структура характеризует способность популяционной системы к самоподдержанию [3].

Распределение особей по онтогенетическим группам и демографические показатели представлены в табл. 1. По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой [3] все изученные нами ЦП относятся к нормальным неполночленным.

Онтогенетические спектры изученных видов растений представлены на рис. 1–4.

Таблица 1

Распределение особей по онтогенетическим группам и демографические показатели в ценопопуляциях

Номер ЦП	Онтогенетическое состояние, %							Демографические показатели				
	j	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	ss	Δ	ω	Тип ЦП	$I_в$	$I_{ст}$
ЦП 1	3,5	10,5	26,3	28,1	24,6	5,3	1,7	0,29	0,64	Зреющая	0,68	1,28
ЦП 2	16,7	16,7	52,8	8,3	4,2	1,4	0	0,13	0,38	Молодая	6,21	15,54
ЦП 3	0	1,58	27,3	42,2	20,6	5,0	3,4	0,32	0,69	Зреющая	0,41	1,00
ЦП 4	18,5	17,9	18,5	17,3	20,4	5,5	1,9	0,24	0,51	Молодая	1,22	1,98
ЦП 5	0	2,3	10,2	35,2	39,8	9,1	3,4	0,40	0,79	Зрелая	0,14	0,24
ЦП 6	0,9	0,9	4,8	38,1	40,9	13,3	0,9	0,42	0,84	Зрелая	0,07	0,12

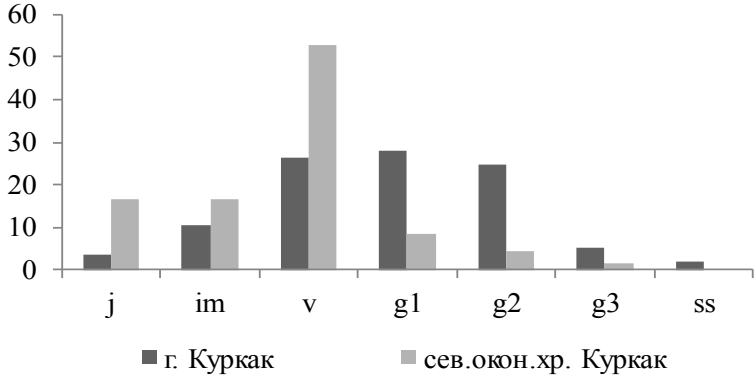


Рис. 1. Онтогенетические спектры в ценопопуляциях *A. biarmiense*. По оси абсцисс – онтогенетическое состояние; по оси ординат – доля особей данного онтогенетического состояния, %

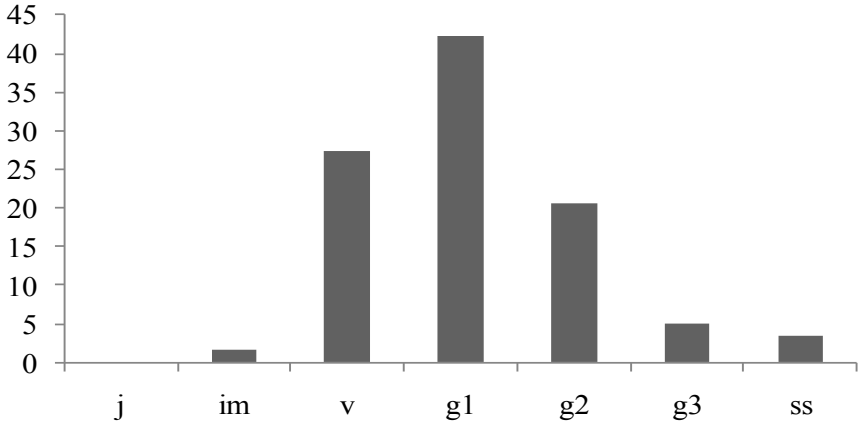


Рис. 2. Онтогенетический спектр *B. multinerve*

В ЦП ветреницы пермской формируются два типа спектра. В ЦП горы Куркак спектр центрированный, преобладают молодые генеративные расте-

ния, пик приходится на генеративные особи (28,1%), что связано с быстрым прохождением растениями прегенеративного периода в благоприятных для их роста и развития условиях произрастания, в ЦП северной оконечности хр. Куркак – левосторонний, здесь абсолютный максимум приходится на виргинильные особи (26,3%), что отражает наличие благоприятных условий для прорастания семян.

В ЦП володушки многожилковой формируется центрированный спектр. Абсолютный максимум приходится на генеративные особи (42,2%).

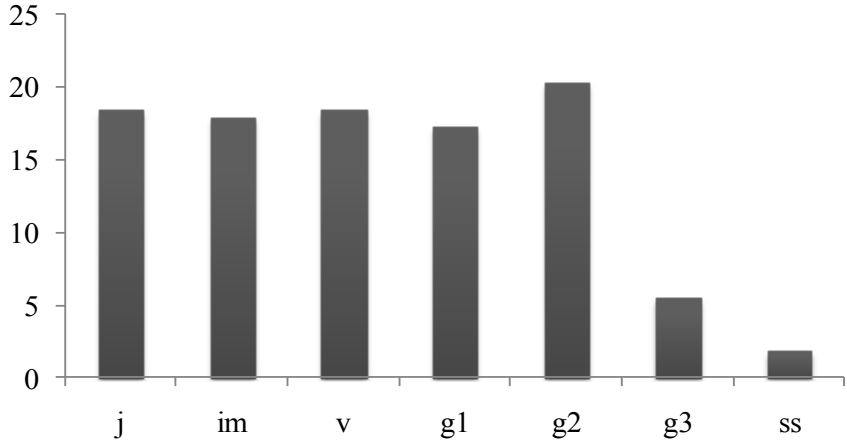


Рис. 3. Онтогенетический спектр *P. sibirica*

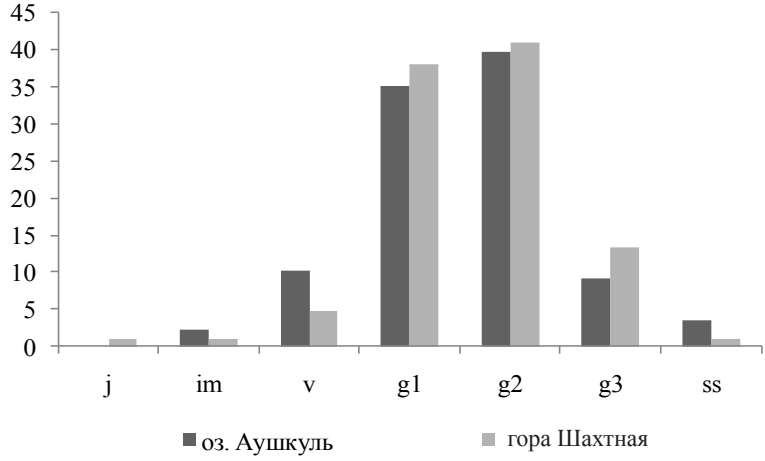


Рис. 4. Онтогенетические спектры в ценопопуляциях *S. sibirica*

В ЦП патринии сибирской формируется бимодальный спектр, где количество молодых и средневозрастных генеративных особей примерно одинаково.

Центрированный спектр формируется в ЦП софианты сибирской, абсолютный максимум здесь приходится на средневозрастные генеративные особи (39,8; 40,9%). Очень незначительно представлены ювенильные особи только в одной ЦП (гора Шахтная – 0,9%). Вероятно, это связано с пересыханием почвы в условиях засухи, а также выпасом скота, вызывающим уплотнение почвы, что отрицательно влияет на прорастание семян и повышает элиминацию проростков и ювенильных особей. Представленность виргинильных особей несколько выше и составляет до 10,2% в ЦП оз. Аушкуль.

Таким образом, у исследованных растений наблюдаются различные отклонения от полночленного возрастного спектра. Наиболее типичным является отсутствие в спектре ювенильных, имматурных и сенильных особей, которые первыми подвергаются воздействию неблагоприятных условий. У большинства ЦП пик приходится на среднегенеративные особи, так как эта стадия онтогенеза наиболее длительная, данную возрастную группу составляют растения с разным календарным возрастом, которые в наименьшей степени подвергаются элиминации под воздействием неблагоприятных условий.

Проведена оценка возрастности (Δ) и эффективности (ω), которая показала, что ЦП софианты сибирской относятся к зрелым (Δ = 0,40–0,41; ω = = 0,79–0,84). В составе зрелых ЦП доля средневозрастных генеративных особей велика, а доля прегенеративных мала. Эти ЦП относительно устойчивы, плотность особей в них варьирует от 3,5 до 4,2 экз./м^2. Молодыми являются ЦП патринии сибирской (Δ = 0,24; ω = 0,51), где большая представленность ювенильных и виргинильных особей, плотность особей в популяции 6,5 экз./м^2, и ЦП ветреницы пермской на северной оконечности хр. Куркак (Δ = 0,13; ω = 0,38), плотность – от 2,3 до 7,1 экз./м^2. В зреющих ЦП ветреницы пермской (гора Куркак) (Δ = 0,29; ω = 0,64) и володушки многожилковой (Δ = 0,32; ω = 0,69) доминируют молодые генеративные особи, что свидетельствует о довольно быстром переходе вегетативных особей в молодое генеративное состояние, плотность – соответственно 7,1 и 5,04 экз./м^2.

Проведено также сравнение индексов восстановления ($I_в$) и старения ($I_{ст}$), отражающих динамические процессы ЦП. Индекс восстановления в ЦП софианты сибирской, володушки многожилковой, ветреницы пермской (гора Куркак) невысоки, что говорит о плохом пополнении молодыми особями, индекс восстановления выше нуля в ЦП патринии сибирской (1,22). В ЦП ветреницы пермской на северной оконечности хр. Куркак индекс восстановления равен 6,21, в данном случае наблюдается значительный всплеск числа прегенеративных особей с небольшой представленностью генеративных особей, что свидетельствует об успешном семенном возобновлении этих популяций и объясняет их динамичность. Индекс старения в ЦП софианты сибирской близок к нулю, это связано с тем, что большая часть особей отмирает в старом генеративном или субсенильном состояниях. Высокий

индекс старения в ЦП ветреницы пермской (северная оконечность хр. Куркак) – 15,54.

При изучении состояния ценопопуляций редких видов важное значение имеет также анализ изменчивости качественных и количественных признаков. Характеристика морфометрических параметров изученных видов представлена в табл. 2–5.

Таблица 2

Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков *P. sibirica*

Параметр	Средние значения		
	M	±м	C_v, %
Число генеративных побегов, шт.	10,0	0,70	34,9
Высота генеративного побега, см	14,7	0,39	13,4
Толщина побега, см	0,2	0,01	18,6
Диаметр подушки, см	14,9	0,44	14,8
Длина перистого листа, см	7,0	0,22	16,1
Ширина перистого листа, см	3,5	0,16	22,8
Длина простого листочка, см	6,3	0,19	14,8
Ширина простого листочка, см	0,8	0,03	17,2
Диаметр соцветия, см	3,3	0,09	13,2
Кол-во цветков на побег, шт.	37,8	1,40	18,5
Длина цветка, см	0,5	0,01	10,9

Исследования показали, что по шкале степени варьирования коэффициента вариации (Зайцев, 1990) у патринии сибирской большинство признаков обладают нормальной степенью варьирования. Наибольшее варьирование у числа генеративных побегов (34,9%), наименьшее – у длины цветка (10,9%).

Таблица 3

Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков *S. sibirica*

Параметр	*S. sibirica* (оз. Аушкуль)			*S. sibirica* (гора Шахтная)		
	M	±м	C_v, %	M	±м	C_v, %
Число генеративных побегов, шт.	6,5	0,29	22,2	10,7	0,56	25,9
Высота генеративного побега, см	15,3	0,49	16,1	14,3	0,44	15,4
Толщина побега, см	0,1	0,00	0,0	0,1	0,00	0,0
Кол-во листьев, шт.	10,6	0,33	15,6	10,2	0,24	11,9
Длина листа, см	1,9	0,05	14,1	2,3	0,09	19,4
Ширина листа, см	0,2	0,01	20,1	0,2	0,01	26,4
Кол-во цветков на побег, шт.	3,6	0,22	30,4	4,7	0,18	18,9
Длина цветка, см	1,3	0,03	9,4	0,9	0,02	10,6

Коэффициент вариации в обеих ЦП софианты сибирской нормальный. Сравнение параметров растений между ЦП больших различий не показало, только в ЦП горы Шахтная выше число генеративных побегов.

Таблица 4

Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков *A. biarmiense*

Параметр	*A. biarmiense* (гора Куркак)			*A. biarmiense* (сев. оконечность хребта Куркак)		
	M	±м	C_v, %	M	±м	C_v, %
Кол-во генеративных побегов, шт.	1,4	0,12	41,2	1,7	0,16	47,7
Высота генеративного побега, см	39,8	1,12	13,8	62,1	1,48	11,9
Толщина побега, см	0,4	0,02	20,8	0,5	0,01	11,3
Кол-во листьев, шт.	6,4	0,38	29,9	6,4	0,30	23,5
Длина листа, см	9,4	0,36	18,8	13,9	0,44	15,9
Ширина листа, см	9,7	0,35	17,9	14,0	0,38	13,6
Длина черешка, см	18,8	0,77	20,6	34,7	1,32	18,9
Кол-во плодов на побег, см	4,4	0,22	24,5	5,2	0,20	19,1
Длина плода, см	1,7	0,04	11,1	2,0	0,04	10,1

Более мощные (по габитусу) особи ветреницы пермской встречаются в ЦП, расположенной на горе Куркак, только количество генеративных побегов больше в ЦП северной оконечности хр. Куркак. Наибольшей изменчивостью обладает параметр «высота генеративного побега» (41,2 и 47,7%). Наименьшее варьирование у длины плода (10,1 и 11,1%).

Таблица 5

Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков *B. multinerve*

Параметр	Средние значения		
	M	±м	C_v, %
Кол-во генеративных побегов, шт.	1,8	0,15	40,5
Высота генеративного побега, см	31,0	0,84	13,6
Толщина побега, см	0,24	0,01	20,8
Кол-во листьев, шт.	10,3	0,66	32,0
Длина листа, см	10,7	0,61	28,5
Ширина листа, см	0,5	0,01	14,1
Кол-во зонтиков I порядка, шт.	1,0	0,0	0,0
Диаметр зонтика I порядка, см	4,0	0,07	8,7
Кол-во зонтичков в зонтике I порядка, шт.	10,3	0,3	15,4
Диаметр зонтичков в зонтике I порядка, см	0,7	0,02	15,9
Кол-во цветков в зонтичке I порядка, шт.	14,1	0,45	15,9
Кол-во зонтиков II порядка, шт.	1,7	0,32	97,8
Диаметр зонтика II порядка, см	1,6	0,04	9,6
Кол-во зонтичков в зонтике II порядка, шт.	8,3	0,37	16,7
Диаметр зонтичков в зонтике II порядка, см	0,4	0,02	21,2
Кол-во цветков в зонтичке II порядка, шт.	8,3	0,35	16,0

В данной ЦП наблюдается нормальное варьирование всех признаков. Количественные признаки более вариабельны, чем метрические. Из метрических самые стабильные – высота генеративного побега, диаметр зонтика II порядка.

Таким образом, по результатам исследований морфометрических параметров все изученные растения невысокие – от 14 до 40 см, образуют от 1 до

10 генеративных побегов с числом цветков от 3 до 37 шт. Для большинства показателей характерно нормальное варьирование.

Заключение

По результатам исследований эколого-биологических особенностей четырех редких горно-скальных видов (*P. sibirica*, *S. sibirica*, *A. biarmiense*, *B. multinerve*) проведен анализ современного состояния их природных ценопопуляций в северной части Зауралья Республики Башкортостан. Преобладающим типом растительности местообитаний видов являются петрофитные и горные степи с высокой долей каменистости почвы. Изученные ЦП относятся к нормальным неполночленным, наиболее типично отсутствие в спектре ювенильных, имматурных и сенильных особей, а пик приходится на среднегенеративные особи. ЦП *S. sibirica* относятся к зрелым, ЦП *P. sibirica* и *A. biarmiense* северной оконечности хр. Куркак – к молодым, ЦП *A. biarmiense* (гора Куркак) и *B. multinerve* – к зреющим. Индекс восстановления в ЦП *S. sibirica*, *B. multinerve*, *A. biarmiense* (гора Куркак) невысокие (менее 1,0), а в ЦП *P. sibirica* и *A. biarmiense* на северной оконечности горы Куркак процессы возобновления достаточно хорошие (1,22–6,21). В целом исследованные популяции редких видов находятся в удовлетворительном и хорошем состоянии, о чем свидетельствуют плотность и структура их популяций.

Литература

1. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
2. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
3. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др.* Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14–43.
4. *Заугольнова Л.Б.* Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга : автореф. дис. … д-ра биол. наук. СПб., 1994. 22 с.
5. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
6. *Красная* книга Республики Башкортостан : в 2 т. Т. 1 : Растения и грибы / под ред. д-ра биол. наук, проф. Б.Н. Миркина. 2-е изд., доп. и перераб. Уфа : МедиаПринт, 2011. 384 с.
7. *Определитель* высших растений Башкирской АССР / Алексеев Ю.Е., Алексеев Е.Б., Габбасов К.К. и др. М. : Наука, 1988. 316 с.
8. *Хазиев Ф.Х., Мукатанов А.Х., Хабиров И.К. и др.* Почвы Башкортостана. Уфа : Гилем, 1995. 383 с.
9. *Мукатанов А.Х.* Почвенно-экологическое районирование Республики Башкортостан (почвенно-экологические округи). Уфа : УНЦ РАН, 1994. 33 с.
10. *Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х.* Охрана редких видов растений на Южном Урале. М. : Наука, 1987. 203 с.
11. *Нухимовский Е.Л.* Основы морфологии семенных растений. Т. 1 : Теория организации биоморф. М. : Недра, 1997. 630 с.

12. *Нухимовский Е.Л.* Основы биоморфологии семенных растений. Т. 2 : Габитус и формы роста в организации биоморф. М. : Оверлей, 2002. 859 с.
13. *Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. Принципы и методы. М. : Наука, 1978. 212 с.
14. *Жукова Л.А., Шестакова Э.В.* Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 3–20.
15. *Ценопопуляции* растений: (Очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 182 с.
16. *Глотов Н.В.* Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
17. *Животовский Л.А.* Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
18. *Голубев В.Н.* Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Труды Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. 7. 602 с.
19. *Зайцев Г.Н.* Математический анализ биологических данных. М. : Наука, 1991. 184 с.
20. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М. : Высш. шк., 1980. 293 с.

Поступила в редакцию 09.04.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 70–83

doi: 10.17223/19988591/22/6

Olga A. Karimova, Oleg Yu. Zhigunov, Yaroslav M. Golovanov, Larisa M. Abramova

Botanical Garden-Institute of Ufa Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

CHARACTERISTICS OF COENOPOPULATIONS OF RARE MOUNTAIN AND ROCKY SPECIES IN TRANS-URALS OF BASHKORTOSTAN REPUBLIC

The results of studying ecological and biological features of four rare mountain and rocky species (Patrinia sibirica (L.) Juss., Sophianthe sibirica (L.) Tzvel., Anemonastrum biarmiense (Juz.) Holub and Bupleurum multinerve DC.) in the northern part of the Trans-Urals of the Bashkortostan Republic and the analysis of a modern state of natural coenopopulations (CP) of these species are presented. The studied species of Asian origin in the Trans-Urals are on the western border of distribution, and for endemics of the Urals Anemonastrum biarmiense here passes the southern limit of the area. The estimation of a phytocoenotic habitat of the coenopopulation has been carried out, a prevailing type of vegetation of habitats of species are rocky and mountain steppes with a high share of stoniness of the soil. The studied CP belongs to a normal uncompleted term. The centered spectrum is formed in CP Anemonastrum biarmiense (mountain Kurkak) and Bupleurum multinerve, Sophianthe sibirica where the peak is necessary on generative individuals; left-side in CP Anemonastrum biarmiense on the northern extremity of Kurkak range and a bimodal spectrum in CP Patrinia sibirica. The absence of juvenile in a spectrum and immature and senile individuals are most typical, and the peak is necessary on middle-generative individuals. CP Sophianthe sibirica belongs to mature, CP Patrinia sibirica and Anemonastrum biarmiense of the northern extremity of Kurkak range – to young, CP Anemonastrum biarmiense (mountain Kurkak) and Bupleurum multinerve – to maturing. The comparison of indexes of restoration and aging, reflecting dynamic processes of coenopopulations, has

been carried out. Restoration index in CP Sophianthe sibirica, Bupleurum multinerve, Anemonastrum biarmiense (Kurkak) is low (less than 1.0), and in CP Patrinia sibirica and Anemonastrum biarmiense on the northern extremity of Kurkak range renewal processes are rather good (1.22–6.21). According to the results of researches of morphometric parameters, all studied plants are low – from 14 to 40 cm and form from 1 to 10 generative escapes, with the number of flowers from 3 to 37 pieces. For the majority of parameters a normal variation is characteristic. The studied populations of rare species are in a satisfactory and good state, which is proved by the density and structure of their populations.

Key words: *a rare species; coenopopulation; age states; morphometric parameters; phytocoenotic habitat.*

Received April 9, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 84–100

УДК 581.526.53(571.51)
doi: 10.17223/19988591/22/7

Н.И. Макунина

Центральный сибирский ботанический сад (г. Новосибирск)

СТЕПНЫЕ СООБЩЕСТВА СОПОЧНОГО МАССИВА САКСАРЫ (ХАКАСИЯ)

Выявлено разнообразие степных сообществ сопочного массива Саксары, которое представлено 5 вариантами и 5 субассоциациями, относящимися к 7 ассоциациям классов ***Cleistogenetea squarrosa*** *и* ***Festuco–Brometea****. Показано, что распределение степных ассоциаций определяют высота над уровнем моря, крутизна и каменистость склонов. Пологие склоны (3–7º) и склоны средней крутизны (7–15º) заняты высотно-поясными типами степей, сменяющимися по мере увеличения абсолютной высоты. На подгорном шлейфе фон образуют мелкодерновинные степи (субассоциации* ***Artemisio frigidae–Stipetum krylovii artemisietosum scopariae****). В нижней части сопочного массива (450–600 м над ур. м.) они уступают место мелкодерновинным степям ассоциаций* ***Thalictro foetidi–Festucetum valesiacae****, выше 600 м над ур. м. пологие склоны и склоны световой экспозиции средней крутизны занимают крупнодерновинные степи ассоциаций* ***Artemisio glaucae–Caricetum pediformis****, на теневых склонах широко представлены луговые степи ассоциаций* ***Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum****. Крутые склоны (15–25º) каменисты и имеют ступенчатый профиль, их растительность одинакова на всем высотном диапазоне. К защебненным «ступенькам» приурочены низкотравные петрофитные степи ассоциаций* ***Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis****, склоновые поверхности занимают крупнодерновинные петрофитные степи ассоциаций* ***Youngio tenuifoliae–Helictotrichetum desertorum****.*

Ключевые слова: *степи; флористическая классификация; массив Саксары.*

Введение

Географическое положение. Сопочный массив Саксары расположен в западной части Южно-Минусинской котловины в дождевой тени Абаканского хребта. Он ограничен реками Уйбат, Абакан, Камышта (рис. 1). В плане массив представляет собой овал, к которому с северо-запада примыкает протянувшаяся в этом же направлении сопочная гряда. Массив вытянут с запада на восток на 22 км, с севера на юг – на 20 км. В северной его части расположены две широтно-ориентированные сопочных гряды – хр. Большой Саксыр и хр. Малый Саксыр (вершины 800–900 м над ур. м.). К северу массив продолжается неширокой полосой из отдельных сопок, вершины которых понижаются к периферии от 550 до 450 м над ур. м. На юг от хребтов Большой и Малый Саксыр отходит серия субмеридиональных сопочных гряд (вершины 600–700 м над ур. м.), разделенных узкими долинами. В цен-

тре массива на высоте 650–700 м над ур. м. расположен выположенный участок, от которого на юго-запад и юг-юго-восток отходят две широкие межсопочные долины, постепенно снижающиеся к периферии массива. Абсолютные высоты подгорного шлейфа, окружающего массив с юга и востока, повышаются от 350 до 450 м над ур. м. Массив лишен рек и ручьев, лишь в глубоких логах, где накапливается снег, есть небольшие холодные ключи.

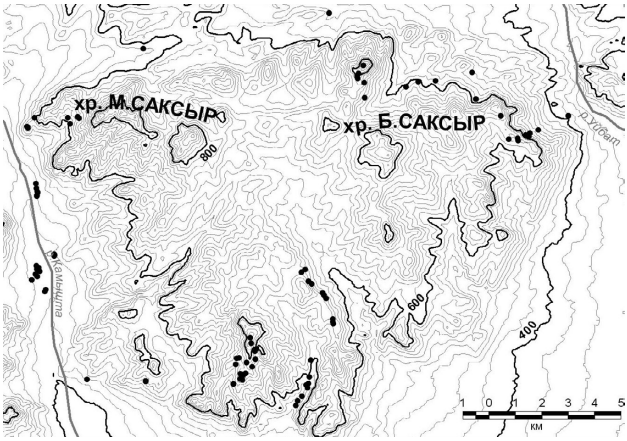


Рис. 1. Карта-схема массива Саксары.
Точками отмечены локалитеты описаний

Климат резкоконтинентальный. Средняя годовая температура около 0°С, минимальная – –48...–52°С, максимальная – +34...+39°С. Сумма температур выше 10°С составляет 1 600°С, годовая сумма осадков 250–300 мм. Наибольшее количество осадков выпадает летом. Зимой незначительное количество снега сдувается со склонов и скапливается в понижениях.

Растительность. В левобережной части Минусинских котловин, находящихся в дождевой тени их западного обрамления, верхняя граница степного пояса проходит на высоте 600 м над ур. м. [1]. Высоты до 600 м характерны только для периферии массива Саксары. Основная, центральная часть расположена в диапазоне высот от 600 до 800 м над ур. м. Тем не менее ее растительный покров носит степной характер, отдельные группы деревьев встречаются лишь в привершинных частях северных склонов самых высоких сопок.

Степная растительность массива Саксары впервые охарактеризована в статье В.В. Ревердатто, посвященной приабаканским степям [2]. В начале XX в. территория массива была практически необитаема и, следовательно, не нарушена. На описываемой территории автор выделяет четыре основные ассоциации степей: четырехзлаковая, Avena-ковыльная, крупно-ковыльно-полынная и разнотравно-луговая степь. Они представляют основное разнообразие приабаканских степей.

В 70-е гг. XX в., в период работ А.В. Положий и А.Т. Мальцевой [3], степной массив Саксары интенсивно использовался как пастбищное угодье, небольшие выровненные участки были распаханы. В этот период авторы отмечали абсолютное преобладание типчаковых степей, отсутствие четырехзлаковых и незначительное участие Avena-ковыльных и крупноковыльно-полынных степей. В эти же годы А.В. Куминова [4] предлагала для сохранения уникальной степной растительности массива Саксары организовать на его территории степной заповедник. К сожалению, заповедник организован не был.

В начале 90-х гг. XX в. антропогенная нагрузка на растительность массива резко сократилась, и в период наших работ (2000 и 2004 гг.) его растительность практически восстановилась. Однако в конце первого десятилетия нашего века пастбищная нагрузка на степи массива вновь возросла.

Цель работы – выявить разнообразие степных сообществ массива Саксары в период минимальной антропогенной нагрузки и максимального восстановления степной растительности, провести классификацию степей, описать структуру растительного покрова массива Саксары.

Материалы и методики исследования

В основу работы положены 207 геоботанических описаний, выполненных Н.И. Макуниной и Т.В. Мальцевой в 2000 и 2004 гг. Их локалитеты показаны на рис. 1. Классификация степей проведена по методике Браун–Бланке [5] с помощью программ MEGATAB и TWINSPAN. Данные по проективному покрытию видов представлены 7-балльной шкалой: 1) до 1%, 2) 1–5%, 3) 6–10%, 4) 11–25%, 5) 26–50%, 6) 51–75%, 7) 76–100%. Для построения рисунков использован SRTM (Shuttle Radar Topography Mission; источник: http://gis-lab.info/data/srtm-tif/). Латинские названия растений приведены по С.К. Черепанову [6].

Результаты исследования и обсуждение

В условиях пересеченного рельефа, характерного для сопочного массива Саксары, рельеф является основным фактором, определяющим разнообразие и распределение степных сообществ.

В сопочном массиве можно выделить три высотные ступени: 1) подгорный шлейф массива Саксары (350–450 м над ур. м.); 2) нижняя, периферическая часть массива (450–600 м над ур. м.); 3) верхняя, центральная часть массива (600–900 м над ур. м).

Три высотные ступени сопочного массива Саксары четко отличаются по крутизне склонов, для ее характеристики мы используем четыре градации: 0°–3° – ровные пространства; 3°–7° – пологие склоны; 7°–15° – склоны средней крутизны; 15°–25° – крутые склоны (рис. 2). Подгорные шлейфы

сопочного массива полого опускаются к долинам оконтуривающих массив рек, здесь широко распространены ровные пространства. В нижней, периферической части массива преобладают пологие склоны. Наиболее сложна картина в центральной части массива. Пологие склоны характерны лишь для межсопочных долин. Большая их часть была распахана и в начале XXI в. представляла собой залежи, находящиеся на разных стадиях восстановления. Сопочные гряды, образующие центральную часть массива, ассиметричны. Более пологие их склоны характеризуются средней крутизной. Крутизна склонов гряд, обращенных к периферии, обычно превышает 15°. Крутые склоны имеют ступенчатый вид, где крутые склоновые поверхности чередуются с разного размера горизонтальными «ступеньками».

Каменистость местообитаний напрямую зависит от крутизны склонов. Ровные пространства и пологие склоны практически лишены выходов камней, лишь спорадически встречаются небольшие слабозащебненные участки. Склоны средней крутизны могут быть на треть покрыты щебнем. Выходы коренных пород и защебненные участки занимают до 90% поверхности крутых склонов.

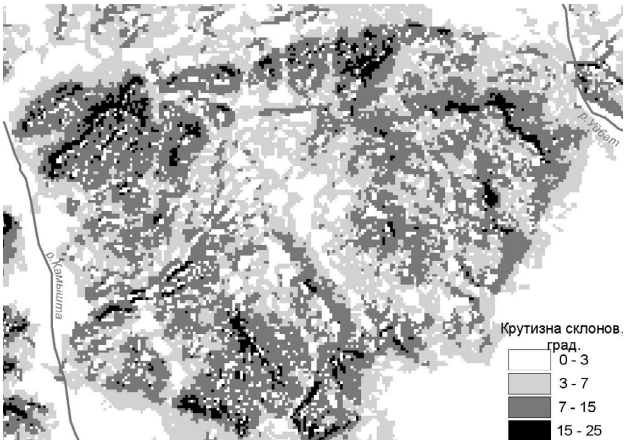


Рис. 2. Крутизна склонов в массиве Саксары

В ходе геоботанического обследования растительности массива Саксары каждый тип местообитаний охарактеризован серией геоботанических описаний. На основе их анализа составлен продромус степных сообществ сопочного массива. В приведенной ниже таблице каждый выделенный синтаксон охарактеризован пятью описаниями.

Класс ***Cleistogenetea squarrosae*** Mirkin et al. 1986

Порядок ***Stipetalia krylovii*** Kononov, Gogoleva et Mironova 1985

Союз ***Stipion krylovii*** Kononov, Gogoleva et Mironova 1985

Асс. ***Artemisio frigidae–Stipetum krylovii*** Korolyuk et Makunina 2009

Субасс. ***A.f.–S.k. artemisietosum scopariae*** Korolyuk et Makunina 2009

Порядок ***Helictotrichetalia shelliani*** Hilbig 2000
Союз ***Helictotrichion schelliani*** Hilbig 2000
Подсоюз ***Helictotrichenion schelliani*** Korolyuk et Makunina 2006
Асс. ***Thalictro foetidi–Festucetum valesiacae*** Makunina 2006
Подсоюз ***Kitagawio baicalensis–Caricenion pediformis*** Korolyuk et Makunina in Makunina 2006
Асс. ***Youngio tenuifoliae–Agropyrietum cristati*** Makunina 2006
Вар. ***Y.t.–A.c.*** var. ***Arctogeron gramuneum*** var. nov.
Асс. ***Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis*** Korolyuk et Makunina 1998
Субасс. ***A.d.–C.p. caricetosum humilis*** Korolyuk et Makunina 1998
Субасс. ***A.d.–C.p. helictotrichetosum desertorum*** Korolyuk et Makunina 1998
Класс ***Festuco–Brometea*** Br.-Bl. et Tx. 1943
Порядок ***Stipetalia sibiricae*** Arbuzova et Zhitl. ex Korolyuk et Makunina 2001
Союз ***Veronici incanae–Helictotrichion desertorum*** Korolyuk et Makunina in Korolyuk 2007
Подсоюз ***Veronici incanae–Helictotrichenion desertorum*** Korolyuk et Makunina in Makunina 2006
Асс. ***Artemisio glaucae–Caricetum pediformis*** Makunina 2006
Субасс. ***A.g.–C.p. typicum*** Makunina 2006
Субасс. ***A.g.–C.p. iridetosum ruthenicae*** Makunina 2006
Подсоюз ***Youngio tenuifoliae–Helictotrichenion desertorum*** Korolyuk et Makunina 2007
Асс. ***Youngio tenuifoliae–Helictotrichetum desertorum*** Makunina 2006
Вар. ***Y.t.–H.d.*** var. ***typica***
Вар. ***Y.t.–H.d.*** var. ***Arctogeron gramineum*** var. nov.
Союз ***Aconito barbati–Poion transbaicalicae*** Korolyuk et Makunina 2001
Асс. ***Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum*** Makunina in Korolyuk et Makunina 2001
Вар. ***B.m.–H.d.*** var. ***typica***
Вар. ***B.m.–H.d.*** var. ***Coluria geoides*** var. nov.

Структура степной растительности. Спектр растительных сообществ и структура растительного покрова отличаются на разных высотных ступенях.

Первая высотная ступень. На подгорном шлейфе массива Саксары (350–450 м над ур.м.) фон образуют **мелкодерновинные степи** субасс. ***Artemisio frigidae–Stipetum krylovii artemisietosum scopariae*** (таблица, № 1–5, ***a***). Эти степи впервые были описаны В.В. Ревердатто под названием «четырехзлаковая степь» [2]. В действительности количество и спектр видов мелкодерновинных злаков в этом типе степей может варьировать, поэтому их правильнее называть полидоминантно-злаковыми мелкодерновинными степями [1].

Травостой этих степей создают:

– степные мелкодерновинные злаки и разнотравье: *Festuca valesiaca* (dom – доминант), *Koeleria cristata* (dom), *Poa botryoides* (cdom – содоминант), *Artemisia frigida* (dom), *Potentilla acaulis*, *Carex duriuscula*, *Heteropappus altaicus*, *Potentilla bifurca*;

Степные ассоциации сопочного массива Саксары (Хакасия)

Номер в таблице		1	11111	11112	22222	22223	33333	33334	44444	44445	55555	Классы постоянства											
	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345												
	a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*i*	*j*	*k*	*l*	*a*	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*h*	*i*	*j*	*k*	*l*
Номер в фитоценотеке	11111	11111	11331	11111	11111	11111	11111	11111	11111	11111	11111												
	12222	11121	22552	11112	11111	11112	11111	12211	11121	11211	11111												
	67667	66676	77997	66667	66555	66667	66666	67764	66676	66764	64444												
	23225	23352	35443	55014	15999	55554	14411	43542	22240	01404	44556												
	95359	66713	86676	14033	43784	05629	82109	07536	01272	11857	58590												
Экспозиция склона, °	9----	-1121	12129	11222	61211	14-22	122-1	33391	16621	44219	39499												
	0	3123	87870	88227	88038	35 77	302 3	66601	38823	55230	10500												
		5255	0000	00550	0250	5 00	52 5	000 2	5 5	5	5												
Крутизна склона, °	7----	52135	24411	32512	52121	21-11	771-5	51557	11717	25251	72111												
			0 05	0 02	5505	50 75	0	2	25 5	7 5 5	5062												
Высота над ур. м.	54--4	55445	4---4	88576	68668	86686	776-7	5444-	-6667	7-67-	-6---												
	52 3	76867	4 5	94262	85991	24798	440 3	2456	9627	8 93	0												
	49 0	07505	7 0	10870	65006	00000	250 8	1552	0656	2 57	0												
Кустарники																							
Caragana pygmaea ***Cs***	1...1	13121	31213	111.2	.11..	.11..	1111.	11.22	12111	2.3.1	.....	II	V	V	IV	II	II	IV	II	IV	V	III	.
Cotoneaster melanocarpus	.....	.....	.....	2	.....	1..1.	1....	.....	...11	1.34.	.2111	.	.	.	I	.	II	I	II	.	II	III	IV
Spiraea trilobata	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.	.
Д.в. субасс. ***Artemisio frigidae–Stipetum krylovii artemisietosum scopariae***																							
Artemisia scoparia	12221	...1.	11...	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	V	I	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cleistogenes squarrosa ***Cs***	13232	31132	23112	..1..	..1..	.11.1	.....	1....	.....	.....	.....	V	V	V	I	I	III	.	.	I	.	.	.
Iris humilis	111.1	1..11	42111	..1.1	.....	1	..1..	.....	.....	.....	.....	IV	III	V	II	.	I	I	I	.	.	.	.
Agropyron cristatum ***Cs***	44574	15333	.2212	.....	.....	.....	.....	.1...	.....	.....	.....	V	V	IV	.	.	.	.	I	I	.	.	.
Аффинные виды подсоюза ***Kitagawio baicalensis–Caricenion pediformis***																							
Dracocephalum discolor	.....	...1.	33311	.11..	..13.	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.	I	V	II	II	.	.	I	.	.	.	.
Д. в. асс. ***Youngio–Agropyrietum*** = д. в. подсоюза ***Kitagawio–Caricenion;*** д. в. асс. ***Youngio–Helictotrichetum*** = д. в. подсоюза ***Youngio–Helictotrichenion***																							
Hedysarum gmelinii	1.1..	1	.1...	1212.	11.1.	1..3.	.....	..1.1	.....	.....	.....	II	I	I	IV	III	II	.	I	II	.	.	.
Eritrichium jenisseens	.....	...11	.121.	..11.	1.111	1111.	1	1....	..11.	.....	.....	.	II	III	II	IV	IV	I	II	I	II	.	.
Youngia tenuifolia	.....	.....	11.11	12111	11111	11111	1..1.	.....	1....	.....	.....	.	.	IV	V	V	V	II	I	.	I	.	.
Thymus serpyllum	1	.1...	2113.	11333	21.32	11213	.11..	.....	.....	.....	.....	I	I	IV	V	IV	V	II	.	.	.	.	.
Alyssum obovatum	...11	1	1.111	1.211	11111	11131	1...1	1	.....	.....	.....	II	I	IV	IV	V	V	II	I	I	.	.	.
Elytrigia geniculata	1....	.....	.211.	43213	131..	11333	.11..	1....	1.1..	..1..	.....	I	.	III	V	III	V	II	.	I	II	I	.
Pulsatilla turczaninovii	.....	.....	.1111	11112	.1...	1...1	3111.	.....	.....	.....	.....	.	.	IV	V	I	II	IV	II	.	.	.	.
Kitagawia baicalensis	.....	.....	2...1	22113	13311	11112	2..11	1....	.....	.....	.....	.	.	II	V	V	V	III	II	I	.	.	.

Номер в таблице		1	11111	11112	22222	22223	33333	33334	44444	44445	55555	Классы постоянства											
	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345												
	a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*i*	*j*	*k*	*l*	*a*	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*h*	*i*	*j*	*k*	*l*
Potentilla sericea	.....	.....	1.11.	32111	12111	11131	1.111	1....	1	.1...	.....	.	.	III	V	V	V	IV	II	I	I	I	.
Orostachys spinosa	.....	..1..	1.122	11..2	11111	11113	11..1	.....	.....	.....	.....	.	I	IV	III	V	V	III	.	.	.	.	.
Polygala tenuifolia+P. sibirica	.....	...11	11111	11111	1111.	1..11	11..1	.1..1	1..11	1....	.....	.	II	V	V	IV	III	III	I	II	III	I	.
Stevenia cheiranthoides	.....	1	1..11	11111	21312	21111	11.1.	1	1	1....	.....	.	I	III	V	V	V	III	II	I	I	I	.
Д. в. и аффинные виды асс. ***Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis***																							
Patrinia sibirica	.....	.....	...1.	1..1.	.1111	..1..	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	I	II	IV	I	.	II	.	.	.	.
Silene jeniseensis	.....	.....	1....	111.1	1211.	3.211	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	I	IV	IV	IV	.	.	.	.	.	.
Festuca sibirica	.....	.....	.....	.3.21	11...	...11	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	.	III	II	II	.	II	.	.	.	.
Alyssum lenense	.....	1...1	.1...	.11..	1111.	.1...	.....	.....	.....	.....	.....	.	II	I	II	IV	I	.	I	.	.	.	.
Veronica pinnata	.....	...1.	.....	1111.	11111	..1..	.....	1	.....	.....	.....	.	I	.	IV	V	I	.	.	I	.	.	.
Androsace dasyphylla	.....	.....	11.1.	11...	1..1.	1....	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	III	II	II	I	.	I	.	.	.	.
Gypsophila patrinii	1	.....	1111.	21..1	11...	...1.	.....	.....	.....	.....	.....	I	.	IV	III	II	I	.	.	.	.	.	.
Allium vodopjanovae	.1..1	..1..	1.1.1	1.11.	11.1.	.....	.....	.1...	.....	.....	.....	II	I	III	III	III	.	.	I	I	.	.	.
Arctogeron gramineum	.....	.....	1123.	11112	31111	111.2	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	IV	V	V	IV	.	I	.	.	.	.
Д. в. порядка ***Helictotrichetalia shelliani (Hs)***																							
Artemisia commutata	.....	1.1..	...1.	21111	21111	33111	11111	.....	..111	..1..	.....	.	II	I	V	V	V	V	.	.	III	I	.
Aster alpinus ***Ss***	.....	.....	.....	1.111	11111	11131	1113.	1.1..	1.11.	121..	.1..2	.	.	.	IV	V	V	IV	III	II	III	III	II
Helictotrichon desertorum ***Ss***	.1...	.1.1.	12..3	.1..2	.3...	331..	43434	46455	54543	33331	1...1	I	II	III	II	I	III	V	I	V	V	V	II
Schizonepeta multifida ***Ss***	.....	111.1	1..11	..11.	1111.	11..1	11.11	.2111	21111	12112	11..1	.	IV	III	II	IV	III	IV	.	IV	V	V	III
Carex pediformis ***Ss***	.....	111..	.1...	11111	12111	13131	13224	12312	31133	32211	1..22	.	III	I	V	V	V	V	III	V	V	V	III
Thalictrum foetidum ***Ss***	.....	.112.	11111	11113	11211	11111	1111.	11132	11.1.	.1132	23232	.	III	V	V	V	V	IV	.	V	III	IV	V
Galium verum ***FB***	..2.1	.1111	.111.	.111.	.1111	.3211	11211	21112	11121	11312	32211	II	IV	III	III	IV	IV	V	II	V	V	V	V
Д. в. и аффинные виды класса ***Cleistogenetea squarrosae (Cs)***																							
Heteropappus altaicus	1.222	11131	.3...	..1..	.1...	.....	...1.	..11.	.11..	.....	.....	IV	V	I	I	I	.	I	.	II	II	.	.
Stipa krylovii	33553	12233	32112	.11..	.1...	.....	.....	.....	.....	.....	.....	V	V	V	II	I	.	.	.	.	.	.	.
Carex duriuscula	22212	1.323	.2.13	...1.	1.1..	.1.1.	1....	.....	.....	.....	.....	V	IV	III	I	II	II	I	.	.	.	.	.
Potentilla acaulis	12121	11132	12321	.1111	.113.	.11..	3111.	...1.	.....	.....	.....	V	V	V	IV	III	II	IV	.	I	.	.	.
Artemisia frigida	23553	31433	31313	.2313	.112.	21..1	123.1	12.11	.....	.....	.....	V	V	V	IV	III	III	IV	V	IV	.	.	.
Koeleria cristata ***FB***	43554	43333	23333	113..	11313	31311	3333.	32.3.	2	1....	.....	V	V	V	III	V	V	IV	IV	III	I	I	.
Goniolimon speciosum ***VH***	.11.1	1.111	1.1.1	11111	.1..1	111.1	111..	11.1.	1	.....	.....	III	IV	III	V	II	IV	III	I	III	I	.	.
Potentilla bifurca ***VH***	11231	11.11	111..	..1..	.....	..1..	1111.	12111	1.111	1.1.1	1.1..	V	IV	III	I	.	I	IV	II	V	IV	III	II
Д. в. асс. ***Artemisio glaucae–Caricetum pediformis***																							
Stipa capillata ***FB***	.....	.....	.....	.....	.....	111..	.21..	3333.	...1.	.....	.....	.	.	.	.	.	III	II	.	IV	I	.	.
Artemisia glauca	.....	1.1.1	.....	.....	.....	.....	111.1	...13	11.11	2	1....	.	III	.	.	.	.	IV	IV	II	IV	I	I
Bupleurum scorzonerifolium	1	1	11..1	...11	.....	.....	1	.11.2	111..	.....	.....	I	I	III	II	.	.	I	IV	III	III	.	.
Thermopsis lanceolata	..21.	1...1	.....	.....	.....	.....	.1..3	.1..5	.3.3.	.....	.....	II	II	.	.	.	.	II	.	II	II	.	.

Номер в таблице		1	11111	11112	22222	22223	33333	33334	44444	44445	55555	Классы постоянства											
	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345												
	a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*i*	*j*	*k*	*l*	*a*	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*h*	*i*	*j*	*k*	*l*
Campanula sibirica	.....	1....	.....	.....	..111	11...	23211	.2111	111..	11...	.....	.	I	.	.	III	II	V	.	IV	III	II	.
Д. в. подсоюза ***Veronici incanae–Helictotrichenion desertorum (VH)***																							
Veronica incana	..1..	112.1	..1.1	..1..	..11.	.31..	11311	31131	11111	1.1..	1....	I	IV	II	I	II	II	V	.	V	V	II	I
Carex supina	.....	221.1	..112	1.112	..111	1.122	11131	3..31	2.1..	.1...	.....	.	IV	III	IV	III	IV	V	I	III	II	I	.
Д. в. и аффинные виды асс. ***Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum***, подсоюза ***Aconito barbati–Poion transbaicalicae***																							
Galatella biflora	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.11..	.....	.1.1.	11..3	...21	.	.	.	.	.	.	II	.	.	II	III	II
Valeriana rossica	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.1...	11111	1.1.1	1.1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	I	V	III	III
Myosotis imitata	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.....	111..	11.11	11..1	.	.	.	.	.	.	I	II	.	III	IV	III
Vicia nervata	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	3111.	13212	.2112	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	V	IV
Tragopogon orientalis	..11.	.....	.....	.....	.....	.....	1	.....	..11.	.1111	11221	II	.	.	.	.	.	I	.	.	II	IV	V
Veratrum nigrum	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	.....	1.21.	13221	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	III	V
Aconogonon alpinum	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.11.1	12222	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	V
Aconitum anthoroideum	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	11.11	11..1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	III
Geranium pratense	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.11.1	112..	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	III
Galium boreale	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1.122	122.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	IV
Agrostis vinealis	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	11.1.	..122	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	III
Campanula glomerata	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.111.	21122	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	V
Hieracium umbellatum	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	.1.11	15.32	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	III	IV
Pedicularis incarnata	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	11111	.2...	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	V	I
Achillea asiatica	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.1.1.	11111	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	V
Lilium pilosiusculum	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..11.	12121	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	V
Д. в. и аффинные виды субасс. ***B.m.-H.d. typicum***																							
Filipendula ulmaria	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	3.4.3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III
Ptarmica impatiens	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..221	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III
Ranunculus polyanthemos	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..121	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III
Poa sibirica	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..222	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III
Helictotrich pubescens	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	2	..222	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III
Rubus saxatilis	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..122	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III
Primula cortusoides	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	.....	..1..	211.2	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	I	IV
Rosa majalis	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1	.1.11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III
Elymus gmelinii	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1.212	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV
Geranium pseudosibiricum	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.2.22	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III
Trommsdorffia maculata	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.1...	.2.12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III
Saussurea controversa	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.3232	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV
Lathyrus humilis	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.2.22	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III
Aconitum barbatum	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	3.222	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV

Номер в таблице		1	11111	11112	22222	22223	33333	33334	44444	44445	55555	Классы постоянства											
	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345												
	a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*i*	*j*	*k*	*l*	*a*	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*h*	*i*	*j*	*k*	*l*
Sanguisorba officinalis	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	.....	..155	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	III
Polygonatum odoratum	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	..321	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	I	III
Veronica krylovii	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	11...	.1.22	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	III
Agrimonia pilosa	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1	1121.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	IV
Vicia cracca	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1	2.111	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	IV
Poa urssulensis	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...2.	4..22	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III
Д.в. порядка ***Stipetalia sibiricae (Ss)***																							
Coluria geoides	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...3.	.....	.1113	1..11	.....	.	.	.	.	.	.	I	II	.	IV	III	.
Artemisia sericea	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	12312	.2...	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	V	I
Adenophora lamarckii	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	11...	...11	.211.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	III
Lupinaster pentaphyllus	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	11.1.	.2.22	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	III
Artemisia tanacetifolia	.....	.....	.....	1....	11...	..11.	.1.21	.....	.1.31	13315	15133	.	.	.	I	II	II	III	.	.	III	V	V
Thalictrum petaloideum	.....	.....	.1...	.....	1...1	..1..	.111.	..1..	111..	.1.11	1...1	.	.	I	.	II	I	III	I	I	III	III	II
Pulsatilla patens	.....	.....	.....	1..11	1.111	.1111	11131	.....	11141	33312	..113	.	.	.	III	IV	IV	V	V	.	V	V	III
Bupleurum multinerve	.....	.....	.....	2....	.11.1	1..1.	11.11	.....	11122	11312	2	.	.	.	I	III	II	IV	III	.	V	V	I
Artemisia gmelinii	.....	..1..	.....	1.111	.1...	..11.	11..2	2	.112.	.....	.....	.	I	.	IV	I	II	III	III	I	III	.	.
Leontopodium ochroleucum	.....	1	.....	..1..	1....	.11..	.111.	111..	1..11	1111.	.....	.	I	.	I	I	II	III	.	III	III	IV	.
Iris ruthenica	.....	.....	.....	1..1.	11133	23111	12121	1....	33332	31325	35334	.	.	.	II	V	V	V	II	I	V	V	V
Helictotrichon schellianum ***Hs***	.....	.....	.....	..1..	.3112	21.22	13131	.12.2	.1221	42332	1.1.1	.	.	.	I	IV	IV	V	II	III	IV	V	III
Д.в. и аффинные виды класса ***Festuco–Brometea (FB)***																							
Phlomoides tuberosa	.....	1...1	.....	.....	.....	.....	1.2.3	31312	13121	11212	32222	.	II	.	.	.	.	III	II	V	V	V	V
Phleum phleoides	.....	1....	.....	.....	.....	.....	2..31	1	11131	13432	31122	.	I	.	.	.	.	III	.	I	V	V	V
Tephroseris integrifolia	.....	.....	.....	.....	.....	1	.1.11	...11	1111.	12111	11.1.	.	.	.	.	.	I	III	II	II	IV	V	III
Stipa pennata	.....	.....	.....	.....	.....	.....	234..	.....	13..4	4..3.	11...	.	.	.	.	.	.	III	.	.	III	II	II
Fragaria viridis	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1	.....	.....	34.42	12231	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	IV	V
Dianthus versicolor	1	.....	1.111	1.1.1	..11.	.1111	.111.	.111.	1.1..	.1...	.....	I	.	IV	III	II	IV	III	.	III	II	I	.
Poa stepposa+P.botryoides	13211	13.31	32313	11333	13212	.1111	13323	.1..2	33112	31311	1.1.2	V	IV	V	V	V	IV	V	.	II	V	V	III
Festuca valesiaca	33322	32233	33123	11313	31321	33233	1233.	2..1.	33311	13211	1	V	V	V	V	V	V	IV	V	II	V	V	I
Прочие виды																							
Androsace septentrionalis	.1111	111.1	..111	1..11	1.111	.1111	11111	2..1.	..1.1	.....	.....	IV	IV	III	III	IV	IV	V	V	II	II	.	.
Chamaerhodos erecta	.1..1	...1.	11111	.1.11	..11.	.11.1	...1.	.....	.....	.....	.....	II	I	V	III	II	III	I	I	.	.	.	.
Astragalus adsurgens	113..	1...1	.....	1....	.11..	1331.	12111	111..	41511	11..2	1	III	II	.	I	II	IV	V	.	III	V	III	I
Potentilla tanacetifolia	.....	.....	.....	.....	.....	.1..1	.....	11...	111.1	11...	.....	.	.	.	.	.	II	.	.	II	IV	II	.
Peucedanum vaginatum	.....	.....	..111	..1..	.....	.....	.111.	211.1	1111.	11111	11...	.	.	III	I	.	.	III	III	IV	IV	V	II
Achnatherum sibiricum	.....	...12	3...2	1	.....	.....	.....	.22..	...1.	..1..	.....	.	II	II	I	.	.	.	.	II	I	I	.
Poa angustifolia	.....	.....	.....	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	.3...	12...	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	I	II

Номер в таблице		1	11111	11112	22222	22223	33333	33334	44444	44445	55555	Классы постоянства											
	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345	67890	12345												
	a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*i*	*j*	*k*	*l*	*a*	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*h*	*i*	*j*	*k*	*l*
Scutellaria scordiifolia	.....	1...1	1....	..111	..1..	.....	..1.1	..1..	1111.	11.11	1.11.	.	II	I	III	I	.	II	.	I	IV	IV	III
Lychnis sibirica	.....	.....	.....	.....	1..1.	.11..	.111.	.....	1.1.1	11...	.....	.	.	.	.	II	II	III	I	.	III	II	.
Allium anisopodium	.1111	.311.	.1..1	.....	.....	.....	.11..	.1131	.....	.....	.....	IV	III	II	.	.	.	II	.	IV	.	.	.
Silene repens	.1111	...1.	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1	111..	IV	I	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III
Plantago depressa	.11.1	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..1..	.....	.....	.....	III	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.
Lappula species	.11.1	...1.	..1..	1	...1.	.....	.....	.....	...1.	.....	.....	III	I	I	I	I	.	.	.	.	I	.	.
Oxytropis oxyphylla	11..1	1	1111.	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	III	I	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gentiana squarrosa	..1.1	.1111	.....	..1..	1....	.11..	..1..	1..1.	1.1..	.....	.....	II	IV	.	I	I	II	I	.	II	II	.	.
Dontostemon micranthus	1....	111..	.....	.....	.....	.....	.11..	1....	.....	.....	.....	I	III	.	.	.	.	II	.	I	.	.	.
Gentiana decumbens	.....	.....	..11.	1111.	1111.	1111.	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	II	IV	IV	IV	.	.	.	.	.	.
Campanula turczaninovii	.....	.....	.....	11.1.	.1..1	1..1.	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	.	III	II	II	.	.	.	.	.	.
Linaria debilis	1	.....	.....	..1..	1111.	.11..	.1..1	1....	.....	.....	.....	I	.	.	I	IV	II	II	.	I	.	.	.
Oxytropis intermedia	.....	.....	..11.	.1..1	1111.	.11..	.....	.....	.....	.....	.....	.	.	II	II	IV	II	.	.	.	.	.	.
Astragalus versicolor	.....	...1.	131..	...1.	1.21.	.2..1	.....	1....	1....	.....	.....	.	I	II	I	III	II	.	.	I	I	.	.
Oxytropis bracteata	1....	.....	.....	11...	.1...	1..11	.....	.....	.....	.....	.....	I	.	.	II	I	III	.	.	.	.	.	.
Oxytropis strobilacea	.....	1	.....	.....	.....	.11..	11111	1....	1.1..	.1.1.	.....	.	I	.	.	.	II	V	II	I	II	II	.
Draba nemorosa	.....	11...	1....	.....	...1.	.11..	.1111	1..1.	1	1....	.....	.	II	I	.	I	II	IV	.	II	I	I	.
Galatella angustissima	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..11.	333..	1111.	21..2	.....	.	.	.	.	.	.	II	.	III	IV	III	.
Rosa acicularis	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1211.	..2..	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	I
Polygala comosa	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..1..	13.1.	.1...	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	I
Bromopsis inermis	.....	.....	.1...	.....	.....	.....	1	..3..	1.1..	11.1.	...11	.	.	I	.	.	.	I	.	I	II	III	II
Elytrigia repens	..21.	1....	.....	.....	.....	.....	..1..	1...1	.....	.1...	.2211	II	I	.	.	.	.	I	.	II	.	I	IV
Viola rupestris	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	..111	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III

Примечание. Классы постоянства: I – 1–20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%.

I и II класс постоянства имеют виды: *Achnatherum splendens:* 6,3; *Aconitum volubile:* 50,1; 52,1; *Adenophora coronopifolia:* 38,1; *A. stenanthina:* 15,1; 28,1; *Allium clathratum:* 6,1; *A. nutans:* 8,1; *A. ramosum:* 38,2; *A. stellerianum:* 6,1; 10,1; 27,1; 28,1; *A. strictum:* 34,1; 48,1; *Androsace maxima:* 7,1; 8,1; 13,1; 39,1; *Anemone sylvestris:* 32,1; 54,2; 55,2; *Artemisia campestris:* 40,2; *A. laciniata:* 38,1; *Astragalus danicus:* 38,1; *A. ionae:* 5,1; 12,1; 19,1; *A. melilotoides:* 5,1; 12,1; *A. miklaschewskii:* 2,1; *Atraphaxis frutescens:* 13,1; *Bromopsis pumpelliana:* 42,1; *Bupleurum bicaule:* 13,1; 14,1; *Calamagrostis epigeios:* 51,3; 52,2; *Carex humilis:* 19,1; 25,1; 26,1; 31,3; *Cerastium arvense:* 20,1; 27,1; 28,1; 34,1; 45,1; 52,1; *Clausia aprica:* 46,1; *Convolvulus ammanii:* 11,1; 18,1; *Dactylorhiza majalis:* 55,1; *Delphinium grandiflorum:* 4,1; 11,1; 20,1; 22,1; 30,1; 32,1; *Dianthus superbus:* 54,1; 55,1; *Draba cana:* 24,1; 25,1; 27,1; 28,1; 32,1; 36,1; 41,1; 43,1; 47,1; *Dracocephalum fruticulosum:* 11,1; *D. peregrinum:* 17,1; 22,1; *Elymus caninus:* 49,1; *Ephedra dahurica:* 20,1; *E. monosperma:* 14,1, *Erodium stephanianum:* 7,1; *Erysimum flavum:* 19,1; 25,1; 31,1; *Euphorbia alpina:* 47,1; *E. subcordata:* 19,1;

22,1; 26,1; 28,1; 31,1; 33,1; 39,1; *Euphrasia pectinata:* 34,1; 47,1; *Hieracium virosum:* 48,1; *H. x robustum:* 45,1; 49,1; *Hierochloe glabra:* 2,1; 12,3; *Iris biglumis:* 2,1; 3,1; 9,1; 38,3; *Kobresia filifolia:* 25,3; 39,1; *Lappula squarrosa:* 1,1; 6,1; 7,1; 29,1; 31,1; 32,1; 36,1; 39,1; *Larix sibirica:* 18,1; *Lathyrus pannonicus:* 46,1; *L. pratensis:* 51,1; *Leibnitzia anandria:* 19,1; 22,1; 25,1; 26,1; 49,1; *Linaria acutiloba:* 47,1; *Linum perenne:* 3,1; 10,1; 40,1; *Lithospermum officinal:* 40,1; 51,1; *Medicago falcata:* 3,1; 4,1; 8,1; 38,1; 40,1; *Minuartia verna:* 16,1; 25,1; *Noccaea cochleariformis:* 30,1; *Onobrychis arenaria:* 40,1; 49,1; *Onosma simplicissima:* 35,1; *Orobanche coerulescens:* 17,1; 27,1; 28,1; *Oxytropis muricata:* 1,1; 10,1; 18,1; *O. pilosa:* 4,1; 47,1; *Papaver nudicaule:* 25,1; 27,1; 28,1; 45,1; *Patrinia rupestris:* 6,1; 20,2; 30,1; *Potentilla longifolia:* 6,1; 35,1; 38,1; 45,1; *P. matsuokana:* 47,1; *Rumex thyrsiflorus:* 23,1; 27,1; 28,1; 34,1; 45,1; *Saussurea salicifolia:* 18,1; 22,2; 38,1; *Saxifraga sibirica:* 29,1; 45,1; *Scabiosa ochroleuca:* 6,1; 32,1; 40,1; 44,1; *Scorzonera austriaca:* 2,1; 9,1; 15,1; 33,1; *S. radiata:* 27,1; 29,1; 47,1; 49,1; 52,1; 55,1; *Sedum hybridum:* 30,1; 46,1; *Serratula marginata:* 22,2; 36,1; *Sibbaldianthe adpressa:* 13,1; *Spiraea chamaedrifolia:* 48,3; 51,1; 55,1; *Stellaria cherleriae:* 13,1; 14,1; 16,1; 17,1; 22,1; 24,1; 28,1; *Stellaria dichotoma:* 2,1; 9,1; 13,1; *Stipa orientalis:* 38,1; *Taraxacum erythrospermum:* 13,1; 14,1; *T. leucanthum:* 18,1; 27,1; 33,1; 36,1; *T. species:* 9,1; 34,1; 47,1; *Teloxys aristata:* 13,1; *Thalictrum minus:* 3,1; 6,1; 31,1; 35,1; 49,1; 50,2; 53,3; 54,2; *Thesium refractum:* 17,1; 19,1; 21,1; 23,1; 32,1; *Tulipa uniflora:* 27,1; 45,1; 46,1; *Veronica porphyriana:* 12,1; 51,1; *Vincetoxicum sibiricum:* 4,1; *Viola dissecta:* 41,1; *Woodsia ilvensis:* 25,1; *Xanthoparmelia camtschadalis:* 13,1; 14,1.

Авторы описаний: оп. 1, 2, 5–12, 15–39, 41–49, 51 – Н.И. Макунина, 3,4, 40,50, 52–55 – Т.В. Мальцева, 13, 14 – А.Ю. Королюк.

Синтаксоны: ***a – Artemisio frigidae–Stipetum krylovii artemisietosum scopariae, b – Thalictro foetidi–Festucetum valesiacae, c – Youngio tenuioliae–Agropyrietum cristati*** var. ***Arctogeron gramineum, d – Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis caricetosum humilis, e – A. d.–C. p. helictotrichetosum desertorum, f – Youngio tenuifoliae–Helictotrichetum desertorum var. Arctogeron gramineum, g – Y. t.–H. d., h*** – описания из статьи Положий и Мальцевой (1974), ***i – Artemisio glaucae–Caricetum pediformis typicum, j – A. g.–C. p. iridetosum ruthenicae, k – Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum*** var. ***Coluria geoides, l – B. m.–H. d.*** var. ***typica***

– *Agropyron cristatum* (dom), *Cleistogenes squarrosa* (cdom), *Stipa krylovii* (dom).

Травостой равномерный, проективное покрытие (ПП) составляет 30–60%. Верхний подъярус (15–20 см) образуют генеративные побеги мелкодерновинных злаков. Основная масса травостоя сосредоточена в нижнем подъярусе (5–7 см).

А.В. Положий и А.Т. Мальцева [3] пишут об отсутствии степей с *Cleistogenes squarrosa* на территории массива. Этот факт, видимо, связан с тем, что их ключевые участки были расположены в центральной части массива.

Вторая высотная ступень. В нижней, периферической части массива (450–600 м над ур. м.) пологие склоны всех экспозиций и склоны средней крутизны занимают **мелкодерновинные степи** асс. ***Thalictro foetidi–Festucetum valesiacae*** (четырехзлаковая степь [2], полидоминантно злаковая мелкодерновинная степь [1], таблица, № 6–10, ***b***). Их травостой образуют:

– мелкодерновинные злаки и разнотравье: *Festuca valesiaca* (dom), *Koeleria cristata* (dom), *Poa botryoides* (cdom), *Artemisia frigida* (dom), *Potentilla acaulis*, *Carex duriuscula*, *Heteropappus altaicus*;

– *Agropyron cristatum* (dom), *Cleistogenes squarrosa* (cdom), *Stipa krylovii* (cdom);

– горные луговостепные виды *Carex pediformis*, *Schizonepeta multifida*, *Thalictrum foetidum*.

Травостой равномерный, ПП составляет 30–60%. Верхний подъярус (15–20 см) образуют генеративные побеги мелкодерновинных злаков. Основная масса травостоя сосредоточена в нижнем подъярусе (5–7 см). Постоянно присутствуют отдельные кусты *Caragana pygmaea* (40 см).

На защебненных участках (каменистость 10–30%) **мелкодерновинные степи** асс. ***Thalictro foetidi–Festucetum valesiacae*** уступают место **мелкодерновинным петрофитным степям *Youngio tenuifoliae–Agropyrietum cristati*** варианта ***Arctogeron gramuneum*** (петрофитный вариант четырехзлаковой степи [2], таблица, № 11–15, ***c***). Травостой создают:

– общестепные мелкодерновинные злаки и разнотравье: *Festuca valesiaca* (dom), *Koeleria cristata* (dom), *Poa botryoides* (dom), *Artemisia frigida* (dom), *Potentilla acaulis* (cdom);

– мелкодерновинные злаки *Agropyron cristatum* (cdom), *Cleistogenes squarrosa* (cdom), *Stipa krylovii* (cdom);

– горные лугово-степные виды *Schizonepeta multifida*, *Thalictrum foetidum*.

– петрофитно-степное разнотравье *Alyssum obovatum*, *Elytrigia geniculata*, *Polygala sibirica*, *Thymus serpyllum* s.l. (cdom), *Youngia tenuifolia*, *Arctogeron gramineum*, *Androsace dasyphylla.*

Проективный покров травостоя варьирует в зависимости от каменистости местообитаний от 30 до 60%. Верхний подъярус (15–20 см) образуют мелкодерновинные злаки. Основная масса травостоя сосредоточена в среднем подъярусе (5–7 см). Разреженный нижний подъярус (1 см) сложен низкотравьем. Постоянно присутствуют кусты *Caragana pygmaea* (40 см).

Крутые склоны имеют ступенчатый вид. К защебненным ступенькам приурочены **низкотравные петрофитные степи** асс. ***Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis,*** склоновые поверхности занимают крупнодерновинные степи асс. ***Youngio tenuifoliae–Helictotrichetum desertorum.*** Такой спектр степных сообществ крутые каменистые склоны имеют на всем высотном диапазоне от 450 до 900 м. В нижней части преобладают низкотравные степи, с увеличением абсолютной высоты они постепенно уступают место крупнодерновинным петрофитным степям.

Низкотравные петрофитные степи асс. ***Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis*** (таблица, № 16–25, ***d***, ***e***) приурочены к пологим ступенькам, их щебнистость варьирует от 30 до 90%. Травостой образуют:

– петрофитно-степное разнотравье *Alyssum obovatum*, *Elytrigia geniculata* (cdom), *Kitagawia baicalensis* (cdom), *Orostachys spinosa*, *Potentilla sericea* (cdom), *Thymus serpyllum* s.l. (cdom), *Youngia tenuifolia, Arctogeron gramineum*, *Androsace dasyphylla*;

– мелкодерновинные злаки *Koeleria cristata* (cdom), *Poa botryoides* (cdom), *Festuca valesiaca* (cdom);

– горные лугово-степные виды *Carex pediformis*, *Aster alpinus*, *Schizonepeta multifida*, *Thalictrum foetidum.*

В зависимости от щебнистости ПП варьирует от 30 до 60%. Верхний подъярус (10–12 см) разрежен. Основная масса травостоя сосредоточена в среднем подъярусе (5–7 см), образованном мелкодерновинными злаками и петрофитно-степным разнотравьем. В нижнем подъярусе (1–3 см) сосредоточено петрофитно-степное низкотравье.

В сопочном массиве ассоциация представлена двумя субассоциациями: субасс. ***A.d.–C.p. caricetosum humilis*** (таблица, № 16–20, ***d***) чаще встречается на высотах от 450 до 600 м над ур. м., субасс. ***A.d.–C.p. helictotrichetosum desertorum*** (таблица, № 21–25, ***e***) – от 600 до 900 м над ур. м.

Крутые участки склонов заняты **крупнодерновинными петрофитными степями** асс. ***Youngio tenuifoliae–Helictotrichetum desertorum*** (таблица, № 26–35, ***f***, ***g***). Травостой этих степей образуют:

– петрофитно-степное разнотравье *Alyssum obovatum*, *Artemisia commutata*, *Elytrigia geniculata*, *Eritrichium jenisseense*, *Kitagawia baicalensis*, *Orostachys spinosa*, *Potentilla sericea*, *Stevenia cheiranthoides*, *Thymus serpyllum* s.l., *Youngia tenuifolia)*;

– крупнодерновинные злаки *Helictotrichon desertorum* (dom);

– мелкодерновинные злаки *Festuca valesiaca* (cdom), *Koeleria cristata;*

– горные лугово-степные виды *Carex pediformis* (cdom), *Aster alpinus*, *Iris ruthenica* (cdom), *Pulsatilla patens* (cdom), *Schizonepeta multifida*, *Thalictrum foetidum*.

Травостой неравномерный, ПП варьирует от 30 до 80%. Разреженный верхний подъярус (50–60 см) сложен генеративными побегами *Helictotrichon desertorum*. Основная масса травостоя сосредоточена в среднем подъ-

ярусе (25–30 см). Нижний подъярус (10–12 см) образован *Carex pediformis* и петрофитно-степным разнотравьем.

В сопочном массиве ассоциация представлена двумя вариантами, отличающимися по соотношению групп лугово-степного и петрофитного разнотравья. В типичном варианте (таблица, № 31–35, ***g***) большую роль играют лугово-степные виды, в варианте *Arctogeron gramineum* (таблица, № 26–30, ***f***) – петрофитное разнотравье.

В верхней части второй высотной ступени на северных склонах появляются **крупнодерновинные степи** субасс. ***Artemisio glaucae–Caricetum pediformis typicum.***

Третья высотная ступень. Более сложную структуру растительного покрова имеет верхняя, центральная часть массива (600–900 м над ур.м.), где преобладают склоны средней крутизны. На этой высотной ступени растительность световых и теневых склонов отличается. С 600 м над ур. м. фоновыми на пологих склонах становятся **крупнодерновинные степи** асс. ***Artemisio glaucae–Caricetum pediformis,*** они же занимают световые склоны средней крутизны. Теневые склоны покрыты луговыми степями асс. ***Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum***. С увеличением абсолютной высоты луговые степи постепенно вытесняют крупнодерновинные со склонов, в результате они полностью покрывают привершинные участки самых высоких сопок.

Крупнодерновинные степи асс. ***Artemisio glaucae–Caricetum pediformis*** (Avena-ковыльные и крупно-ковыльно-полынные степи [2], таблица, № 36–45, ***i***, ***j***). Их травостой образуют:

– крупнодерновинные злаки *Helictotrichon desertorum* (dom), *Stipa capillata* (cdom), *Poa transbaicalica*;

– мелкодерновинные злаки *Festuca valesiaca* (cdom), Koeleria cristata;

– степное разнотравье *Artemisia glauca*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Campanula sibirica*, *Veronica incana*;

– горное лугово-степное разнотравье *Carex pediformis* (cdom), *Schizonepeta multifida*, *Thalictrum foetidum.*

Травостой равномерный, густой, ПП составляет 80–90%, задернованность – 15–20%. Высота верхнего густого подъяруса, сложенного генеративными побегами крупнодерновинных злаков, составляет 70–80 см. Средний подъярус (30–40 см) образован вегетативными частями крупнодерновинных злаков. В нижнем подъярусе (12–15 см) содоминируют мелкодерновинные злаки и *Carex pediformis*.

На описываемой территории представлены крупнодерновинные степи двух субассоциаций, отличающихся степенью участия в травостое лугово-степного разнотравья. Степи субасс. ***A. g.–C. p. typicum*** (таблица, № 36–40, ***i***) характерны для пологих склонов и световых склонов средней крутизны в нижней части высотного диапазона, субасс. ***A. g.–C. p. iridetosum ruthenicae*** (таблица, № 41–45, ***j***) – в верхней.

Описанные А.В. Положий и А.Т. Мальцевой [3] прострелово-типчаковые степи (таблица, ***h***) представляют собой деградированный вариант крупнодерновинных степей субасс. ***A. g.–C. p. iridetosum ruthenicae***. При усиленном хозяйственном использовании крупнодерновинные злаки постепенно выпадают из травостоя, лидирующая роль переходит к устойчивому к выпасу типчаку и полыни холодной, разнообразие лугово-степных видов сокращается, увеличивается роль непоедаемых видов (*Pulsatilla patens*).

Луговые степи асс. ***Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum*** (разнотравно-луговые степи [2], таблица, № 46–55, ***k***, ***l***) занимают теневые склоны. Их травостой образуют:

– лугово-степное разнотравье *Artemisia tanacetifolia* (cdom), *Fragaria viridis* (cdom), *Iris ruthenica* (cdom), *Pulsatilla patens* (cdom), *Tragopogon orientalis*;

– лугово-степные и степные злаки *Helictotrichon desertorum* (cdom), *H. schellianum* (cdom), *Phleum phleoides* (cdom), *Poa transbaicalica* (cdom);

– горное лугово-степное разнотравье *Carex pediformis*, *Schizonepeta multifida*, *Thalictrum foetidum*.

Травостой равномерный и густой. ПП составляет 80–100%. Высота верхнего подъяруса достигает 80–90 см, среднего – 40–50 см, нижнего, основного, – 20–30 см.

Ассоциация представлена двумя вариантами. Вариант ***B.m.–H.d.*** var. ***Colluria geoides*** (таблица, № 46–50, ***k***) объединяет широко распространенные в сопочном массиве луговые степи. К варианту ***B.m.–H.d.*** var. ***typica*** (таблица, № 51–55, ***l***) относятся луговые степи, обогащенные луговыми и лугово-лесными видами. Их распространение ограничено крутыми теневыми вогнутыми склонами.

Таким образом, распределение степных ассоциаций определяют: абсолютная высота, крутизна склонов, каменистость их поверхности и, в последнюю очередь, экспозиция склонов. Растительный покров подгорного шлейфа и нижней ступени степного массива практически не зависит от экспозиции склонов, экспозиция крутых каменистых склонов гряд обусловлена геоморфологически. Лишь выше 600 м над ур. м. наблюдаются отличия растительности световых и теневых склонов.

Заключение

Разнообразие степных сообществ сопочного массива Саксары представлено 5 вариантами и 5 субассоциациями, относящимися к 7 ассоциациям двух степных классов: центрально-азиатского ***Cleistogenetea squarrosa*** и европейско-сибирского ***Festuco–Brometea***.

Основными факторами, определяющими распределение степных ассоциаций, являются абсолютная высота, крутизна склонов, каменистость их поверхности. В сопочном массиве можно выделить три высотные ступени: 1) подгорный шлейф массива Саксары (350–450 м над ур. м.); 2) нижняя, пе-

риферическая часть массива (450–600 м над ур.м.); 3) верхняя, центральная часть массива (600–900 м над ур. м). Первая ступень характеризуется преобладанием выровненных поверхностей, вторая – пологих склонов (3–7°), третья – склонов средней крутизны (7–15°). Крутые склоны (15–25°) характерны для третьей ступени, в меньшей мере они представлены в пределах второй ступени.

Пологие склоны и склоны средней крутизны заняты высотно-поясными типами степей, сменяющимися по мере увеличения абсолютной высоты. На подгорном шлейфе (1-я высотная ступень) фон образуют мелкодерновинные степи субасс. ***Artemisio frigidae–Stipetum krylovii artemisietosum scopariae***. В нижней части сопочного массива (2-я высотная ступень) они уступают место мелкодерновинным степям асс. ***Thalictro foetidi-Festucetum valesiacae***, выше 600 м над ур. м. (3-я высотная ступень) пологие склоны и склоны световой экспозиции средней крутизны занимают крупнодерновинные степи асс. ***Artemisio glaucae–Caricetum pediformis***, теневые склоны – луговые степи асс. ***Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum***. Крутые склоны каменисты и имеют ступенчатый профиль, их растительность одинакова во всем высотном диапазоне. К защебненным «ступенькам» приурочены низкотравные петрофитные степи асс. ***Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis*,** склоновые поверхности занимают крупнодерновинные петрофитные степи асс. ***Youngio tenuifoliae–Helictotrichetum desertorum***. Степные сообщества первой и второй ступени относятся к классу ***Cleistogenetea squarrosae***, третьей – к классу ***Festuco Brometea***.

Автор выражает благодарность Т.В. Мальцевой за помощь в сборе материала, полезные замечания и советы.

Литература

1. *Куминова А.В., Зверева Г.А., Ламанова Т.Г.* Степи // Растительный покров Хакасии. Новосибирск : Наука, 1976. С. 95–149.
2. *Ревердатто В.В.* Приабаканские степи и орошаемые земли в системе р. Абакана (в пределах Минусинского и Хакасского округов Сибирского края) // Известия Томского государственного университета. 1928. Т. 81. С. 161–277.
3. *Положий А.В., Мальцева А.Т.* К познанию флоры и растительности горного массива Саксары (Хакасия) // Известия Томского отделения ВГО. 1973. Т. 6. С. 45–58.
4. *Куминова А.В.* Некоторые вопросы использования и охраны растительного мира // Растительный покров Хакасии. Новосибирск : Наука, 1976. С. 268–376.
5. *Westhoff V., Maarel E. van der.* The Braun-Blanquet approach // Handbook of vegetation sciences. 1973. Vol. 5. P. 617–726.
6. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.

Поступила в редакцию 23.03.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (21). P. 84–100
doi: 10.17223/19988591/22/7

Natalia I. Makunina

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

STEPPE COMMUNITIES OF HILL MASSIF SAKSARY (KHAKASSIA)

The Saksary hill massif is situated in the western part of the South-Minusinskaya basin in rain shadow of the Range Abakansky. It is limited by the Abakan river and its affluents the Uybat and the Kamyshta rivers. It extends from west to east by 22 km, from north to south – by 20 km.the climate is ultracontinental. The average annual temperature is about 0ºC, a minimal one – –48°...–52°C and a maximal one – +34°...39°C. The sum of temperatures above 10ºC is 1600ºC, the annual amount of precipitation is 250–300 mm. In the western part of Mynusinskaya basins the upper limit of steppe belt is 600 m above s.l. Only the marginal parts of the massif are characterized by heights below 600 m. The basic central part has the heights from 600 to 900 m above s.l. Nevertheless, it is covered with steppe vegetation. At the top part of the northern steep slopes of several highest hills we can only see some trees. The steppe vegetation of the Saksary hill massif in outline was characterized by V.V. Reverdatto (1928), A.V. Polozhyi and A.T. Maltseva (1974).

The principal aims of this work are to reveal the diversity of steppe communities of the Saksary hill massif, to classify them according to the principals of Braun-Blanquet classification and to describe the structure of vegetation cover.

The diversity of the Saksary hill massif steppe communities is presented with 5 variants and 5 subassociations of 7 associations belonging to Central Asian class ***Cleistogenetea squarrosa*** *and European Siberian class* ***Festuco–Brometea.***

The altitude above the sea level, steepness and stoniness of hill slopes determine the pattern of steppe associations. The Saksary hill massif has three altitudinal steps: 1) the pediment of hill massif (350–450 m above s.l.); the foot, marginal part of hill massif (450–600 m above s.l.); 3) the top, central part of hill massif (600–900 m above s.l.). The first hill massif step is characterized by predominance of flat surfaces, the second one – with gentle slopes (3–7º) and the third – with mean (7–15º) slopes. The steep slopes (15–25º) are present on the third hill massif step and more rarely on the second one. The altitudinal-belt steppe types cover the gentle (3–7º) and mean (7–15º) slopes. They succeed one another as the altitude increases. On the hill massif pediment bunchgrass steppes of subass. ***Artemisio frigidae–Stipetum krylovii artemisietosum scopariae*** *predominate. On the foot part of hill massif (450–600 m above s.l.) they give place to bunchgrass steppes of ass.* ***Thalictro foetidi–Festucetum valesiacae****, above 600 м gentle slopes and sun exposed mean slopes are covered with tussock steppes of ass.* ***Artemisio glaucae–Caricetum pediformis****, on shadowed slopes the meadow steppes of ass.* ***Bupleuro multinervi–Helictotrichetum desertorum*** *predominate. The steep slopes (15–25°) are covered with crushed stones and have the shape of stairs, their pattern of steppe communities is the same on its all altitudinal range. The crushed stone «steps» are covered with short grass petrophytic steppes of ass.* ***Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis****, on the steep parts of stony slopes tussock petrophytic steppes of ass.* ***Youngio tenuifoliae–Helictotrichetum desertorum*** *predominate. The steppe communities of the first and the second hill massif step belong to the class* ***Cleistogenetea squarrosae*** *and the third one – to the class* ***Festuco Brometea****.*

Key words: *steppes; Braun-Blanquet classification; Saksary hill massif.*

Received March 23, 2012

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 101–114

УДК 581.412+582.475.4+(235.222)
doi: 10.17223/19988591/22/8

С.А. Николаева, Д.А. Савчук

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

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ КЕДРА СИБИРСКОГО (*Pinus sibirica* Du Tour) В ВЫСОКОГОРНЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЧУЙСКОГО ХРЕБТА: 1. Морфологический аспект

Работа выполнена при поддержке
Программы фундаментальных исследований СО РАН (проект VII.63.1.4).

В верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая (горно-ледниковый бассейн Актру) основной жизненной формой кедра сибирского (Pinus sibirica Du Tour) является прямостоячее одноствольное одно- и многовершинное дерево. Здесь же встречаются другие морфологические формы: (1) деревья и «живые» пни с мощными ветвями-канделябрами, (2) «живой» валежник, (3) кустовидная форма, (4) стланниковидные образования. Их появлению способствуют такие условия и факторы, как высокая интенсивность освещения, резкие перепады суточных и межсезонных температур, сели и лавины, уклон каменистой поверхности, сердцевинные гнили ствола, поверхностная корневая система, соприкосновение ветвей с рыхлым и влажным субстратом. Совмещение у кедра сибирского в пределах одной особи основной жизненной формы и связанных с ней структур, которые потенциально являются последующими вегетативными поколениями, может рассматриваться в качестве одной из адаптаций для самоподдержания его популяций.

Ключевые слова*: морфологические формы; верхняя часть горно-лесного пояса; Северо-Чуйский хребет; Центральный Алтай; кедр сибирский.*

Введение

Условия существования, как известно, влияют на рост и развитие растений. Их ухудшение вызывает разнообразные приспособительные реакции у древесных организмов. Закономерности в изменении размеров, фенологии, скорости и характера роста, репродукции и воспроизводства хвойных деревьев описаны в литературе на лесотундровой, лесостепной, ветробойной границах леса, но наибольшее количество исследований касается его высотной границы [1–12 и др.]. При этом установлено, что первоначально у растений сдвигаются сроки начала и окончания фенологических фаз, изменяются скорости роста отдельных частей организма и характер ветвления, в дальнейшем – размеры и форма ствола и кроны (уменьшаются высота дерева и протяженность кроны, увеличивается диаметр) дерева, а при

переходе в лесотундровый экотон – жизненная форма. В самоподдержании ценопопуляций снижается роль семенного и усиливается роль вегетативного воспроизводства.

Виды хвойных являются основными лесообразователями в таежной зоне Сибири и имеют жизненную форму прямостоячего дерева. При приближении к климатическим границам еще в лесном поясе или зоне появляются, постепенно увеличивая свое присутствие, особи переходных форм роста этих же видов [8, 10, 13 и др.]. А наибольшее разнообразие жизненных и морфологических форм видов хвойных наблюдается в лесотундровых экотонах. Эти формы неоднократно описаны на границах леса, в основном на высотной [1–3, 14–20 и др.]. Иными словами, переходные формы роста деревьев закономерно появляются при приближении к климатическим границам [4].

В верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта ответная реакция деревьев на воздействие комплекса внешних факторов проявляется в основном в виде изменения количественных параметров роста [12, 21]. Одновременно появляются первые качественные изменения в строении особей, приводящие к образованию переходных форм. Участие особей таких морфологических форм здесь незначительно, но они являются одним из диагностических признаков близости климатических границ леса в данном районе.

Цель исследования – описать разнообразие морфологических форм кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая (на примере горно-ледникового бассейна Актру).

Материалы и методики исследования

Район исследования – северный макросклон Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая, верховья р. Актру (50°04′ с.ш., 87°45′ в.д.). Максимальная абсолютная высота – 4 075 м. В районе имеется большой массив оледенения. Климат резкоконтинентальный. Он, по данным метеостанции Актру (2 150 м), характеризуется низкими среднегодовыми (–5,2°С) и летними (7,7–9,6°С в июне–августе) температурами воздуха, коротким вегетационным периодом, высокими значениями суммарной солнечной радиации, особенно в летние месяцы (около 540 МДж/м^2), и количества осадков (около 560 мм) [21, 22 и др.].

К неблагоприятным погодно-климатическим факторам в изучаемом районе можно отнести (1) короткий вегетационный период, (2) резкие перепады сезонных и суточных температур и освещения, высокую вероятность заморозков и снегопадов в течение всего лета, (3) высокие значения ультрафиолетовой радиации. Кроме того, к экологическим факторам, прямо или косвенно влияющим на рост и развитие древесной растительности, относятся (1) ледники, периодически спускающиеся ниже верхней границы лесного пояса, (2) землетрясения, сели, обвалы и т.п., (3) каменистость субстрата, (4) пожары.

Объект исследования – особи кедра сибирского, произрастающие в коренных сообществах верхней части лесного пояса. Термическая и эдафическая верхние границы сомкнутых лесов из кедра сибирского и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в этом районе поднимаются до высоты 2 220–2 300 м над ур. м., групп деревьев, образующих лесные микрогруппировки, – 2 390 м, отдельных деревьев – 2 420–2 475 м [23]. Коренные леса сохранились на высотах от 2 150–2 100 до 2 300 м. Они представлены в основном лиственнично-кедровыми абсолютно-разновозрастными древостоями, возраст кедра в которых доходит до 600 лет [21].

Крона деревьев рассматривалась нами как сложная система, элементы (подсистемы) которой описывались как самостоятельные единицы (или макроморфологические единицы, по Л.Е. Гацук [24]) с учетом их положения друг относительно друга и происхождения (первичное или вторичное). У разных частей таких особей измеряли высоту и диаметр стволов, описывали крону (размеры, форма, густота), отмечали наличие женских и мужских генеративных органов и их положение в кроне, брались керны в основании таких единиц для определения их возраста. По совокупности признаков, установленных ранее для кедра [21, 25, 26], определяли онтогенетическое состояние. Всего было обследовано более 200 модельных экземпляров.

Результаты исследования и обсуждение

В лесных сообществах верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта, так же как в таежной зоне Западно-Сибирской равнины [25–28], основной жизненной формой кедра является прямостоячее дерево (одно- или малоствольное, одно- или многовершинное). Средняя высота деревьев, формирующих верхний полог в разных сообществах, составляет 11–22 м, средний диаметр – 42–78 см [21]. В равнинных лесах в кроне кедра выделяют первичную и вторичную части. Их основу составляют первичные скелетные ветви, развившиеся из обычных почек возобновления, и вторичные элементы в виде мощных «пучков», появившиеся из латентных почек в нижней части ствола соответственно [27, 29]. С увеличением возраста дерева нижняя часть ствола оголяется, а первичные элементы замещаются вторичными (рис. 1, *А*). В сообществах верхней части лесного пояса основу кроны составляют скелетные ветви первичной кроны (рис. 1, *Б*). Вторичные системы ветвления в виде мощных «пучков» не получают развития, как в равнинных таежных лесах. Здесь «пучки», как правило, имеют вид слабоветвящихся длинных плетевидных осей. Они аналогичны таковым у деревьев субальпийских кедровников паркового типа Семинского хребта Центрального Алтая [11] и развиваются на стволе и скелетных ветвях (оси первого порядка).

В районе исследований у деревьев, растущих в разреженных сообществах и одиночно, скелетные ветви, появившиеся в нижней части ствола еще в молодости, могут сохраняться до глубокой старости. У зрелых и старых

генеративных деревьев эти ветви направлены под углом вниз. По периферии кроны их концы часто изменяют направление роста на близкое к ортотропному, а сама ветвь в средней части может быть изогнута и касаться земли. Так, на одной из таких обследованных ветвей, собственный возраст которой равен 260 годам, имелись макро- и микростробилы: на оси 1-го порядка – женские, на осях 2–4-го порядков – мужские. Шишки на ней закладывались более 80 лет подряд.

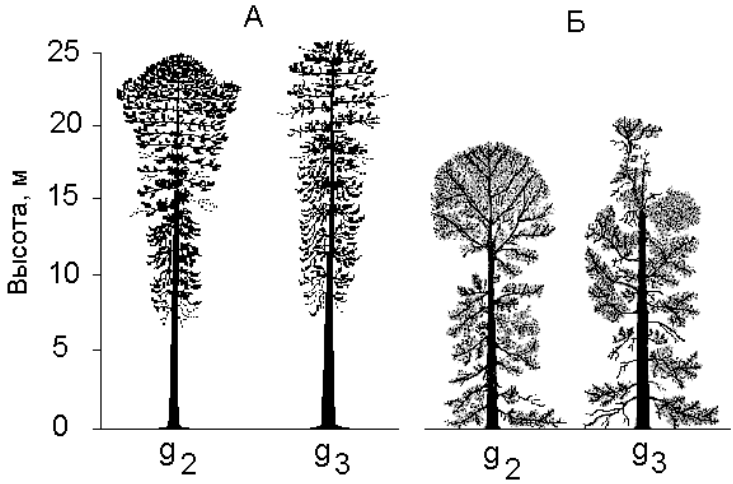


Рис. 1. Основная жизненная форма (прямостоячее одноствольное дерево) кедра сибирского в таежной зоне Западно-Сибирской равнины (*А*) и в верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта (*Б*). Онтогенетические состояния: g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное. Рисунки воспроизведены по [25] (*А*) и [21] (*Б*)

Такие деревья, т.е. деревья меньшей высоты, с другими соотношениями размеров ствола и кроны, по сравнению с деревьями равнинных таежных лесов и с низкоопущенной кроной, описаны как горная форма (*f. coronans*) на абсолютных высотах 1 500–1 900 м, подгольцовая форма (*f. nana*) – на 1 900–2 000 м и отчасти гольцовая форма (*f. humistrata*) кедра сибирского – на 2 000–2 100 м в Северо-Восточном Алтае [5, 30]. Их высота у верхней границы снижается до 2–5(6) м как в верховьях р. Актру Северо-Чуйского хребта [20] и на Семинском хребте [11] Центрального Алтая, так и на хребте Хамар-Дабан Восточной Сибири [14] и восточном склоне Приполярного Урала [1].

Для деревьев кедра из сообществ верхней части лесного пояса изучаемого района характерны самые разнообразные вариации основной жизненной формы: дерево – прямостоячее и наклоненное, обычно одноствольное и реже малоствольное, одновершинное и многовершинное; крона от симметричной до неправильной и флагообразной формы. Кроме того, в отличие

от равнинных лесов здесь встречаются такие переходные морфологические формы, как (1) дерево или «живой» пень с мощными ветвями-канделябрами, (2) «живой» валежник, (3) кустовидная форма, (4) стланниковидное образование в нижней части ствола прямостоячего дерева.

Особи с ветвями в форме канделябра. У части деревьев зрелого и старого генеративных состояний во всех частях кроны могут формироваться структуры в форме канделябра (рис. 2, *А*, *2*). Нами обнаружены два варианта его конструкции, в которой изгиб ветви образуется разными способами. В первом варианте горизонтальная часть канделябра представлена скелетной ветвью (ось 1-го порядка), конец которой часто погибает. В ее средней части на морфологически верхней поверхности развивается растущая ортотропно ветвь (ось следующего порядка) (рис. 2, *Б*, I). Во втором варианте основание скелетной ветви расположено горизонтально или под углом вниз, а ее конец изгибается и принимает ортотропное положение. Если терминальный конец ветви погибает, то его заменяют боковые ветви, которые растут в том же направлении (рис. 2, *Б*, II). При гибели концов ветвей возможна неоднократная их замена на вертикально растущие ветви следующих порядков в результате активизации роста латентных почек.

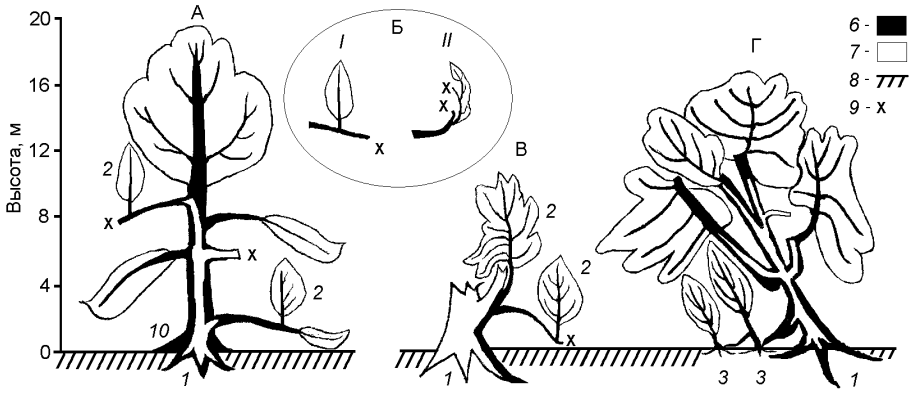


Рис. 2. Деревья кедра сибирского с ветвями-канделябрами: *А* – дерево с ветвями-канделябрами; *Б* – два типа формирования канделябра; *В* – «живой» пень с ветвями-канделябрами; *Г* – дерево с двумя вегетативными дочерними поколениями. Условные обозначения к рис. 2–5: *1* – материнское дерево или его сохранившиеся фрагменты; *2* – ветви-деревца без собственной корневой системы; *3* – ветви-деревца с собственной корневой системой; *4* – ветви материнского дерева, сохранившие близкое к исходному направление роста; *5* – плагиотропная ветвь; *6* – живые; *7* – мертвые части ствола, скелетных ветвей и корней дерева; *8* – поверхность почвы; *9* – погибшие концы скелетных ветвей; *10* – прикорневые лапы

Первый вариант встречается в средней и нижней частях кроны, второй – во всех частях. Ортотропные части обследованных ветвей-канделябров первого варианта имеют форму деревца. Его размеры, структура кроны,

приросты, количество макро- и микростробилов соответствуют таковым у деревьев виргинильного или молодого генеративного состояний, т.е. эта часть ветви является омоложенной. Параметры развития ветвей-канделябров второго варианта соответствуют онтогенетическому состоянию материнского дерева.

У таких деревьев нами прослежена последовательность деструкции кроны и ствола при сохранении ветвей-канделябров: (1) «нормальное» дерево → (2) дерево с усохшей вершиной → (3) дерево с сохранившейся 1/2–1/3 частью ствола → (4) «живой» пень. Уменьшению размеров кроны и ствола дерева обычно предшествуют процессы повреждения и гибели участков ствола: отслаиваются вертикальные полосы коры, оголяются и подсыхают наружные слои древесины, сгнивают ее внутренние слои. В итоге ветвь-канделябр на «живом» пне (рис. 2, *В*, *2*) длительное время существует при наличии только одного живого корня и соединенного с ним тяжа живой ксилемы.

При соприкосновении таких ветвей с почвой у них возможно развитие собственных корней. Например, обнаруженное нами старое генеративное дерево (высота 16 м, диаметр на высоте груди 73 см) имело две дочерние ветви-дерева (высота 5–6 м, диаметр в основании ствола 25 и 13 см) (рис. 2, *Г*, *3*). Они были последовательно соединены друг с другом через нижние ветви. Дочерние структуры имели собственные немногочисленные корни. Рост и развитие таких ветвей-деревьев, по-видимому, зависит от наличия связи с живым корнем материнского дерева через тяж ксилемы, а в дальнейшем – от степени развития собственной корневой системы.

Ветви-канделябры, особенно первого варианта, являются относительно обособленными единицами в кроне материнского дерева с собственной иерархической структурой систем ветвления и собственным полюсом апикального доминирования. Они, по нашим наблюдениям, встречаются у деревьев в верхних и средних частях горно-лесного пояса. Ветви-канделябры, близкие по строению ко второму варианту, являются составными частями верхней части кроны деревьев кедра зрелого и старого генеративных состояний в равнинных таежных лесах [25, 26, 28]. Эта форма (первый вариант) в обобщенном виде выделена как «candelabra form» (канделябровидная) у хвойных видов на лавинных участках склонов [18].

Кустовидная форма. Особь внешне выглядит, как куст (рис. 3). Он образуется за счет разрастания первичных ветвей, сохранившихся в нижней части стволика после засыхания его верхней части. Так, обследованная особь на момент гибели в 2003 г. достигла высоты 2,5 м (рис. 3, *А*). В 2008 г. высота засохшего ствола снизилась до 1,2 м (рис. 3, *Б*), кора растрескалась почти до его основания, и появились оголившиеся сухие участки древесины. Сохранилось семь живых ветвей в трех нижних мутовках, которые, изогнувшись почти под прямым углом вблизи своего основания, приняли ортотропное положение и достигли 1,5–2,5 м высоты. Эти ветви не плодоносили, но являлись потенциально женскими.

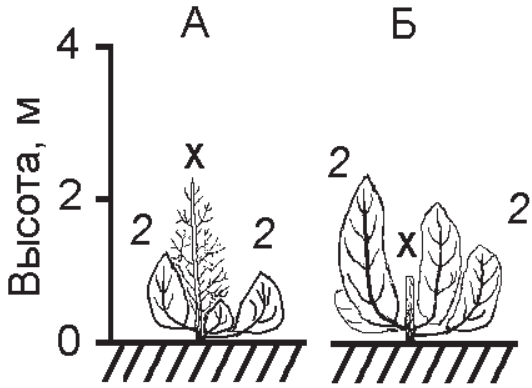


Рис. 3. Кустовидное образование у кедра сибирского.
А – в 2003 г. (верхняя и средняя части ствола и кроны сухие);
Б – в 2008 г.

Кустовидная форма может сформироваться у деревьев небольшого размера, находящихся в виргинильном состоянии или начале молодого генеративного. Эта форма кедра широко распространена в изучаемом районе выше границы сомкнутого леса [20]. Вид куста имеет часть особей гольцовой формы кедра (*f. humistrata* или *f. depressa*) на верхней границе вида (2000–2100 м над ур. м.) в северо-восточном Алтае [5]. Кустарниковый кедр (*f. pumila*) как угнетенная форма описан на болотах южной тайги Западно-Сибирской равнины [31]. В обобщенном виде эта форма выделена как «shrublike form» (лировидная) у хвойных видов на лавинных участках склонов [18], или «кустовидное дерево с многочисленными выровненными по уровню снега ветвями, отходящими от базальной части ствола» в высокогорье Урала [17. С. 63], и кустовидная форма как один из этапов онтогенеза древесных растений в высокогорье Украинских Карпат [16].

Стланиковидное образование. У деревьев кедра зрелого и старого генеративных состояний в нижней части ствола встречаются ветви длиной 1–2,5 м (до 5 штук на одно дерево), растущие плагиотропно (рис. 4, *А–Б*, *5*). Дистальные концы у части таких ветвей, изгибаясь, переходят к ортотропному росту (рис. 4, *А–Б*, *3*). Внешне они напоминают стланик и имеют высоту до 1,5–3 м. Мы обнаружили два варианта отхождения таких ветвей от материнского дерева: 1) от нижней части ствола между корневых лап и 2) из-под корневой лапы на расстоянии 1,5–2,5 м от ствола (в последнем случае, возможно, это отдельная семенная особь). На их ортотропных участках встречаются шишки. В месте соприкосновения с влажной подстилкой ветвь может укорениться (рис. 4, *Б*, *3*). Такие структуры, по-видимому, способны к дальнейшему росту. Например, обнаруженная нами ветвь-деревце высотой 8 м и диаметром в основании ствола 20 см имела небольшие корни на полегшем базальном участке ствола (рис. 4, *В*, *3*).

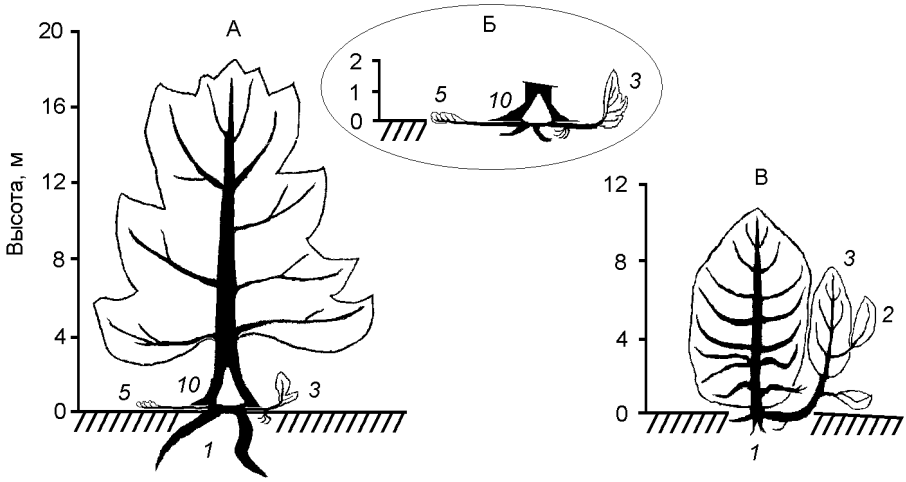


Рис. 4. Стланиковидное образование в основании ствола материнского дерева кедра сибирского: *А* – дерево со стланниковидными образованиями; *Б* – они же крупнее; *В* – дерево с одним дочерним поколением. Часть прикорневых лап материнского дерева не показана

Особи кедра, имеющие жизненную форму стланика, описаны выше верхней границы леса – в лесотундровых экотонах [1, 2, 11, 14, 19, 20], в обобщенном виде – как древесный стланик [17] или стланиковые формы хвойных деревьев [2]. Они образуются при полегании материнского стволика. Такие особи в лесном поясе не встречаются. Обнаруженные нами стланниковидные образования являются составными частями более сложного индивида. Сходные структуры, т.е. отводки, отходящие «от ветвей, выраставших непосредственно из корневой шейки между прикорневых лап», отмечены только у ели финской в лесах юго-западной части Кольского полуострова [15. С. 423]. В целом такой сложный индивид по жизненной форме соответствует куртинообразующему дереву [32].

«Живой» валежник. Во всех сообществах встречается достаточно много вываленных деревьев, которые в момент вываливания имеют разный возраст – от 100 лет до естественной гибели в 400–600 лет. У части таких деревьев, не достигших естественной старости в момент вывала, длительное время сохраняются живыми отдельные корни (как правило, один), отходящие от них тяжи живой ксилемы и соединенные с ними ветви (рис. 5). Нередко с почвой соприкасается только комлевая часть ствола, а его верхняя часть зависает над почвой (рис. 5, *А*). Сохранившиеся живые части дерева продолжают функционировать. У таких деревьев скелетные ветви в зависимости от возраста и происхождения в дальнейшем растут по-разному.

Ветви деревьев, упавших в относительно молодом возрасте, меняют направление роста на новое ортотропное. На деревьях, вывалившихся в воз-

расте 80–100 лет, такие ветви (оси 1-го порядка) имеют небольшие длину и собственный возраст. Поэтому после падения дерева они легко меняют направление роста (рис. 5, *А*, *2*). На деревьях, упавших в возрасте 200 лет и старше, такие ортотропные ветви вырастают из латентных почек (оси последующих порядков), находящихся в основании погибших и засохших скелетных ветвей, т.е. являются омоложенными. Основания таких ветвей имеют вид округлого утолщения около сука – остатка первичной ветви (рис. 5, *Б*, *3*). Эти ветви имеют вид деревца высотой до 7–8 м с диаметром в основании до 20–25 см (рис. 5, *А–Б*, *2–3*), по своему развитию соответствующие виргинильному или молодому генеративному состояниям. Те ветви, которые сохраняют близкую к исходной форму роста, т.е. ту, которая была до момента вывала дерева (рис. 5, *Б*, *4*), являются скелетными ветвями (оси 1-го порядка, реже последующих порядков) 300–500-летних деревьев, которые в момент падения имели зрелое и старое генеративные состояния. То есть биологический возраст такой ветви соответствует таковому материнского дерева. Практически все более-менее крупные структуры на «живом» валежнике длительное время образуют репродуктивные органы (женские и мужские стробилы).

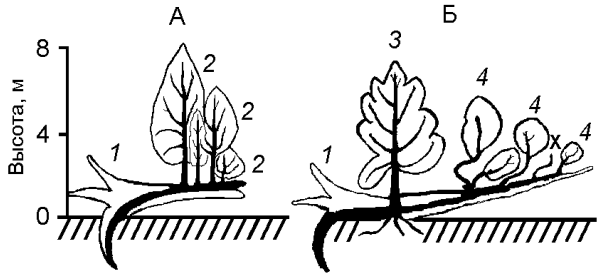


Рис. 5. «Живой» валежник у кедра сибирского

Если большая часть ствола материнского дерева лежит на земле, то у ортотропно растущей ветви-дерева, основание которой соприкасается с влажным субстратом, может сформироваться собственная корневая система (рис. 5, *Б*, *3*). Последняя включает в себя не только тонкие корешки, но и достаточно крупные скелетные корни (диаметром до 6 см). Пучки шнуровидных корешков могут появиться на стволе такого дерева и выше поверхности почвы. В этом случае они прорастают в верхнюю разрушающуюся часть древесины лежащего рядом материнского ствола, покрытого мхом. Таким образом, дочерние ветви-деревца могут получать воду и минеральные вещества через (1) основание погибшей скелетной ветви по тяжу ксилемы и корню материнского дерева, (2) собственные корни, сформировавшиеся в основании ветви-деревца в почве, (3) собственные корешки, проросшие в разрушающуюся часть материнского ствола. Устойчивое вертикальное по-

ложение ветви-дерева обеспечивает живой участок материнской ветви, соединяющий дочернее дерево с материнским стволом, а не собственная корневая система, поскольку при удалении такого участка ветвь-дерево через несколько лет вываливается.

Внешне сходные структуры описаны в литературе как «образование новых особей из ветвей валежника» у ели финской и сосны обыкновенной в горных и равнинных лесах юго-западной части Кольского полуострова [15. С. 424], а в общем виде – «horizontal-harp form» (дерево-арфа) у хвойных видов на лавинных участках склонов [18]. Вблизи вертикального предела распространения древесной растительности в горах Восточной Сибири Г.И. Галазий [14. С. 319] обнаружил «мертвое дерево, рядом с которым выросло новое дерево, охватившее своими корнями ствол мертвого». Возможно, это новое дерево кедра появилось из ветви упавшего материнского ствола.

В верхней части лесного пояса района исследований среди вышеописанных морфологических форм кедра встречаются наиболее часто деревья или их части с мощными ветвями-канделябрами в кроне (до 10–40% деревьев, находящихся в зрелом и старом генеративных состояниях) и «живой» валежник (80–90% от упавших деревьев). Стланниковидные образования в основании стволов деревьев встречаются редко (менее 1% от деревьев, находящихся в зрелом и старом генеративных состояниях), особи кустовидной формы – единично.

Условия, способствующие сохранению скелетных ветвей в нижней части ствола и их генеративной функции, – это высокая интенсивность освещения при относительно меньшей частоте проявления факторов, приводящих к их повреждению и уничтожению в приземных слоях воздуха по сравнению с вышерасположенными слоями. Факторы, способствующие повреждению и гибели концов ветвей и отдельных частей ствола и кроны деревьев, особенно молодых, – это резкие перепады суточных и межсезонных температур вплоть до снегопадов и заморозков в период вегетации. Эти контрасты усиливаются при долинном ветре со стороны ледника и высокой инсоляции. Кроме того, сели и лавины, периодически сходящие по склонам, также приводят к повреждениям отдельных частей растений по периферии таких лесных массивов. Переходу концов ветвей к ортотропному росту также способствует снижение роли апикального доминирования осей предыдущих порядков ветвления.

Условия, способствующие вываливанию деревьев разного возраста, – широкое распространение сердцевинных гнилей в нижней части ствола у зрелых и старых генеративных деревьев и поверхностная, часто однобокая корневая система, формирующаяся на склонах еще в молодом возрасте. Образование и функционирование «живого» валежника, по-видимому, возможно при наличии каменистого субстрата и поверхности хотя бы с небольшим уклоном, что позволяет при падении материнского дерева сохранить в субстрате неповрежденным один скелетный корень.

Укоренению ветвей (скелетные ветви и стланниковидные образования в нижней части ствола материнского дерева, ветви «живого» валежника) способствует их соприкосновение с рыхлым субстратом, достаточная влажность последнего и, по-видимому, некоторое повреждение ветвей в месте соприкосновения. Благоприятность последнего обстоятельства для укоренения ветвей экспериментально показана на ели [33]. Сочетание таких условий встречается не часто. Обычны условия, препятствующие укоренению ветвей: наличие крупнообломочного материала, сухость субстрата под кронами и т.п.

Ранее установлено, что вегетативное размножение на климатических и экологических границах у хвойных видов [4, 10, 15 и др.], в том числе и у кедра сибирского [11, 19], происходит за счет укоренения нижних ветвей. В верхней части лесного пояса района исследований восстановление утраченных частей и укоренение ветвей, по-видимому, осуществляется за счет длительного сохранения («скрытый» рост) латентных почек на стволе и ветвях. Такие почки способны развиваться как в надземные, так и в подземные органы [19, 34]. По нашим наблюдениям, у многих молодых деревьев в возрасте 35–55 лет и высотой 2–4 м на стволе и ветвях первого порядка помимо ветвей обычной длины и диаметра в значительном количестве имеются очень короткие и тонкие ветки. Их длина обычно не превышает 1–3 см при очень низких значениях их линейного прироста. Собственный возраст таких веток меньше, чем возраст (от 3–5 до 25 лет) нормально развитых ветвей в этой же мутовке. В каждой мутовке на стволе молодых деревьев на 2,5–3 обычные ветви приходится 0,5–3 коротких ветки, а на ветвях первого порядка на 0–1 обычных – 0–1 коротких. У взрослых деревьев на скелетных ветвях такие ветки с крайне низкими приростами образуются в значительно меньшем числе. Первые развиваются на следующий год из обычных почек возобновления, вторые – через несколько лет, как правило, из «проснувшихся» (т.е. усиливших свой рост) латентных почек. Кроме того, кедр способен в течение нескольких десятков лет после засыпания ствола мелко- и среднеобломочным материалом восстанавливать корневую систему в приповерхностных слоях почвы [35]. При этом придаточные корни, предположительно, возникают путем трансформации апекса латентной почки в корневой апекс [19].

Заключение

Таким образом, в верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая (горно-ледниковый бассейн Актру) основной жизненной формой кедра сибирского является прямостоячее одноствольное одно- и многовершинное дерево. Кроме того, встречаются другие морфологические формы: деревья и пни с мощными ветвями-канделябрами, «живой» валежник, стланниковидные образования в основании стволов деревьев и особи

кустовидной формы. Появлению этих разнообразных морфологических форм способствуют такие условия и факторы, как высокая интенсивность освещения, резкие перепады суточных и межсезонных температур, сели и лавины, каменистая поверхность и ее уклон, сердцевинные гнили ствола, поверхностная корневая система, соприкосновение ветвей с рыхлым и влажным субстратом. Поэтому такие формы чаще встречаются в разреженных сообществах, на полянах и опушках сомкнутых лесных массивов, а также выше основного полога древостоя. Совмещение у кедра сибирского в пределах одной особи основной жизненной формы и связанных с ней структур, которые потенциально являются последующими вегетативными поколениями, может рассматриваться в качестве одной из адаптаций для самоподдержания его популяций.

Литература

1. *Горчаковский П.Л.* Границы распространения сибирского кедра на Урале // Академику В.Н. Сукачеву к 75–летию со дня рождения. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. С. 31–141.
2. *Станюкович К.В.* Растительность высокогорий СССР. Сталинабад : Изд-во АН Таджик. ССР, 1960. 169 с.
3. *Козубов Г.М.* Стланиковая сосна в Хибинах // Ботанический журнал. 1961. Т. 46, № 9. С. 1304–1309.
4. *Крылова И.Л.* О закономерностях распространения некоторых жизненных форм // Ботанический журнал. 1964. Т. 49, № 9. С. 1237–1247.
5. *Воробьев В.Н.* Горные экологические формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л. : Наука, 1967. С. 31–32.
6. *Wardle P.* Engelmann spruce (*Picea Engelmannii* Engel.) at its upper limits on the Front Range, Colorado // Ecology. 1968. Vol. 49, № 3. P. 483–495.
7. *Alexandov A.* The occurrence of forms of Norway spruce based on branching habit // Silvae genetica. 1971. Vol. 20, № 5–6. P. 204–208.
8. *Нухимовская Ю.Д.* О жизненных формах пихты сибирской на высокогорьях Алтая // Вестник Московского университета. Сер. VI. Биология, почвоведение. 1974. № 4. С. 44–49.
9. *Эдомский О.И.* Экологический морфогенез у пихты сибирской // Леса и древесные породы Северного Казахстана: Ботанические исследования. Л. : Наука, 1974. С. 74–76.
10. *Кожевникова Н.Д.* Особенности возобновления ели Шренка (*Picea schrenkiana*) в разных частях ареала // Проблемы ботаники. Т. 14. Вып. 2: Экология и биология высокогорных растений. Новосибирск, 1979. С. 118–124.
11. *Хуторной О.В., Велисевич С.Н., Воробьев В.Н.* Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедра сибирского на верхней границе распространения // Экология. 2001. № 6. С. 427–433.
12. *Велисевич С.Н., Хуторной О.В., Читоркина О.Ю.* Рост и репродукция разновысотных ценопопуляций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Северо-Восточном Алтае // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 3 (7). С. 73–84.
13. *Поплавская Г.И.* Материалы по изменчивости крымского бука // Журнал Русского ботанического общества. 1927. Т. 12, № 1–2. С. 59–82.
14. *Галазий Г.И.* Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 210–329.

15. *Некрасова Т.П.* Естественное возобновление ели на Кольском Севере // Ботанический журнал. 1955. Т. 40, № 3. С. 419–426.
16. *Колищук В.Г.* Эколого-морфологические особенности и жизненные формы стелющихся древесных растений // Проблемы ботаники. Т. 12: Растительный мир высокогорий и его освоение. Л. : Наука, 1974. С. 222–227.
17. *Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 209 с.
18. *Schweingruber F.H.* Tree rings and environment. Dendroecology. Berne ; Stuttgard ; Vienna : Paul Haupt Publishers, 1996. 609 p.
19. *Горошкевич С.Н., Кустова Е.А.* Морфогенез жизненной формы стланца у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.
20. *Филимонова Е.О.* Экологические формы кедра сибирского на верхней границе распространения (Северо-Чуйский хребет) // Седьмое сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу : материалы рос. конф. Томск : Аграф-Пресс, 2007. С. 254–257.
21. *Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Скороходов С.Н. и др.* Особенности онтогенетических состояний генеративного периода *Pinus sibirica (Pinaceae)* в лесах Центрального Алтая // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 1. С. 3–12.
22. *Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И.* Основные черты климата горноледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1965. Вып. 4. С. 3–49.
23. *Тимошок Е.Е., Филимонова Е.О., Пропастилова О.Ю.* Структура и формирование древостоев хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Экология. 2009. № 3. С. 187–197.
24. *Гацук Л.Е.* Опыт составления макроморфологических признаков и динамики ценопопуляций // Динамика ценопопуляций растений. М. : Наука, 1985. С. 10–22.
25. *Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А.* Онтогенез кедра сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 3 (4). С. 24–34.
26. *Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А.* Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 4, № 1. С. 3–12.
27. *Скороходов С.Н.* Некоторые экологические аспекты формирования крон кедра сибирского // Проблемы кедра. Экология кедровых лесов. Томск, 1992. Вып. 5. С. 131–137.
28. *Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н.* Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia: Сибирский ботанический журнал. 2000. Т. 2, № 1. С. 110–122.
29. *Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н.* Структура и развитие элементов вторичной кроны кедра сибирского // Онтогенез. 1996. Т. 27, № 1. С. 53–61.
30. *Литвинов Д.И.* Высокогорные хвойные сланики на севере Туркестана // Известия АН СССР. Сер. биол. 1926. № 1–2. С. 113–120.
31. *Храмов А.А., Валуцкий В.И.* Необычная форма *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr на верховом болоте // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 2. С. 280–284.
32. *Чистякова А.А.* Жизненные формы деревьев и их эколого-ценотическая обусловленность // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 70–75.
33. *Рубцов Н.И.* О размножении ели отводками // Ботанический журнал. 1952. № 5. С. 685–687.
34. *Горошкевич С.Н., Попов А.Г.* Морфоструктура и развитие побегов у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Евразии: филогенетическая и климатическая интерпретация // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2009. Т. 2, № 1. С. 54–78.

35. *Николаева С.А., Савчук Д.А.* Корневая система и рост кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в зоне засыпания обломочным материалом // Мир науки, культуры, образования. 2012. № 4 (35). С. 318–322.

Поступила в редакцию 15.03.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 101–114

doi: 10.17223/19988591/22/8

Svetlana A. Nikolaeva, Dmitry A. Savchuk

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

MORPHOLOGICAL FORMS OF SIBERIAN STONE PINE TREES (*Pinus sibirica* Du Tour) IN HIGH ALTITUDINAL FORESTS OF SEVERO-CHUISKY RANGE: 1. Morphological aspect

In the upper forest belt in Altai Mountains, Russia, the coniferous species are the main forest-forming trees. Their living form is straight-stemmed trunk tree. Moving to the climatic lines, individuals of the transition living morphological forms of these species appear in the forest belt. The most diversity of the forms is in the forest-tundra ecotone. We describe the morphological forms of Pinus sibirica Du Tour growing at the upper forest belt in the headwater Aktru, Severo-Chuisky Range, the Altai Mountains. The main living form of Pinus sibirica is tree (straight-stemmed or lean-stemmed trunk, one- or multi-stemmed, one- or multi-top tree) in forest communities here. The basis of its crown is branches of primary crown. The secondary crown do not develop.

The transition morphological forms are here: tree or stumps with power candelabra branches, "living" windfallen trees, elfin wood form in the tree butt of the straight-stemmed trunk tree, and shrub-like form. The elbow of the candelabra branch can be produced by both orthotropic growth of the second order branch on first order branch and the elbow of the first order branch. The shrub-like form is formed by an enlargement of the first order branches which are located at the butt of small trees since decline of their top. The elfin wood form grows at the tree butt between buttress flares of the mother tree. The distal part of the form can transform from plagiotropic growth to orthotropic. In fallen trees (if one or some roots and xylem strand are living) some branches change previous growth on orthotropic. All the forms can bear cones for several decades and root if contact with soil.

The following conditions and factors promote production of these morphological forms: great insolation, abrupt difference of day and interseasonal temperatures, debris flows, avalanches, stone soil, its grade, firm red heart, shallow root system, and contact of the branches with mellow and moist soil. Such forms often locate in open communities and on glades and at edges in close communities. In one Siberian stone pine individual the combination of the main living form and related with it the morphological structures that are potentially the following vegetative generations can be considered as one of adaptations for sellf-maintenance of the Pinus sibirica populations.

Key words: *Pinus sibirica; morphological forms; high elevation; Severo-Chuisky Range; Altai Mountains.*

Received March 15, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 115–126

ЗООЛОГИЯ

УДК 599.32:591.52
doi: 10.17223/19988591/22/9

С.А. Абрамов[1], В.В. Виноградов[2], А.С. Золотых[3]

[1]Институт систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск)
[2]Красноярский государственный педагогический университет им. В.П. Астафьева (г. Красноярск)
[3]Государственный природный биосферный заповедник «Саяно-Шушенский» (п. Шушенское)

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (RODENTIA) ЛЕСНОГО ПОЯСА АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

На основе многолетних исследований авторов и литературных данных рассматриваются закономерности размещения видов мышевидных грызунов в экологическом пространстве горных лесов Алтае-Саянской горной страны и формирования их многовидовых сообществ. Установлено, что в пределах лесного пояса региона обитает 15 видов мышевидных грызунов, которые образуют самые многочисленные сообщества среди позвоночных животных. На основе многомерного статистического анализа определены значимые факторы трехмерного экологического пространства. Показано, что различия в чувствительности видов к тем или иным факторам способствуют расхождению оптимумов их экологических ниш, что обеспечивает независимость видов в рамках одного сообщества.

Ключевые слова: *мышевидные грызуны; лесной пояс; факторы среды; экологическая ниша.*

Введение

Изучение закономерностей экологических адаптаций животных к условиям среды и механизмов формирования многовидовых сообществ является актуальным направлением в современной экологии [1–6]. Структура сообщества определяется не только набором видов, но и их взаимным размещением в пространстве вдоль градиентов среды в пределах своей экологической ниши. Оценка экологической ниши вида в естественных местообитаниях представляет определенные сложности. Например, встает вопрос о выявлении наиболее значимых факторов, поскольку восприятие этих факторов видами *a proiri* отличается от нашего представления об этом. Кроме того, необходимо учитывать сложные (заведомо нелинейные) взаимодействия между ними, прерывистость действия этих факторов.

Недостаточно изучены эти механизмы у позвоночных животных, обитающих в горах Южной Сибири, на переходном пространстве между таежной и степной подобластями Евразии. Значительная часть региона приходится на лесной пояс, который представлен Урало-Сибирским бореальным фитоценотическим комплексом, в состав которого входят горные светло- и темнохвойные леса южносибирского типа из лиственницы, пихты, кедра, сосны и ели с участием мелколиственных пород [7]. Характер растительного покрова на конкретной территории зависит, прежде всего, от параметров гидротермического режима, которые имеют существенные различия в разных частях лесного пояса рассматриваемых горных систем [8]. Нашими исследованиями охвачены избыточно влажные таежно-черневые леса (пергумидный сектор увлажнения), влажные горно-таежные леса (гумидный сектор) и умеренно влажные таежно-лесостепные леса (семигумидный сектор). Такие гетерогенные условия способствуют совместному обитанию многих близкородственных видов животных, что вызывает определенный интерес для сравнительного изучения адаптаций этих видов и выяснения экологических механизмов, способствующих формированию многовидовых сообществ. Удобной модельной группой для подобных исследований служат мышевидные грызуны – самая многочисленная группа наземных позвоночных в пределах лесного пояса.

Цель настоящего исследования – вычисление и отображение экологических ниш видов мышевидных грызунов, обитающих в горных лесах Алтае-Саянской горной страны, и выявление закономерностей их размещения по территории в зависимости от биотопических предпочтений.

Материалы и методики исследования

В работе использованы многолетние материалы, собранные авторами в период с 2002 по 2012 г., а также сведения из литературных источников [9–11]. Все материалы объединяет использование единых методик их сбора и обработки. Отлов животных производился стандартным методом ловчих канавок 50 м длиной с 5 конусами с интервалом 10 м [12], в единые сроки – с 15 июля по 30 августа, в период максимальной численности популяций. В работе используется показатель относительной численности – число особей на 100 конусо-суток (ос. на 100 к.-с.). Всего отработано более 6 000 к.-с., общий объем исследованного материала составил около 3 500 экз.

В анализ включены 63 варианта населения грызунов с 20 ключевых участков в пределах лесного пояса горных систем Западного и Восточного Саяна, Алтая, Кузнецкого Алатау и Горной Шории (рис. 1).

Общая протяженность рассматриваемой территории с запада на восток составляет более 600 км, с юга на север – 500 км, перепад абсолютных высот от 300 до 1 400 м над ур. м.

Основным показателем, характеризующим отношение вида к условиям, сложившимся на данной территории, служит показатель его обилия. Имен-

но разнообразие населения маркирует местообитания и факторы среды. Сходство обилия видов – это сходство их реакций на эндо- и экзогенные факторы. Сравнение показателей численности видов на разных ключевых участках, таким образом, позволяет выявить основные «комплексные» факторы среды, определяющие размещение видов.

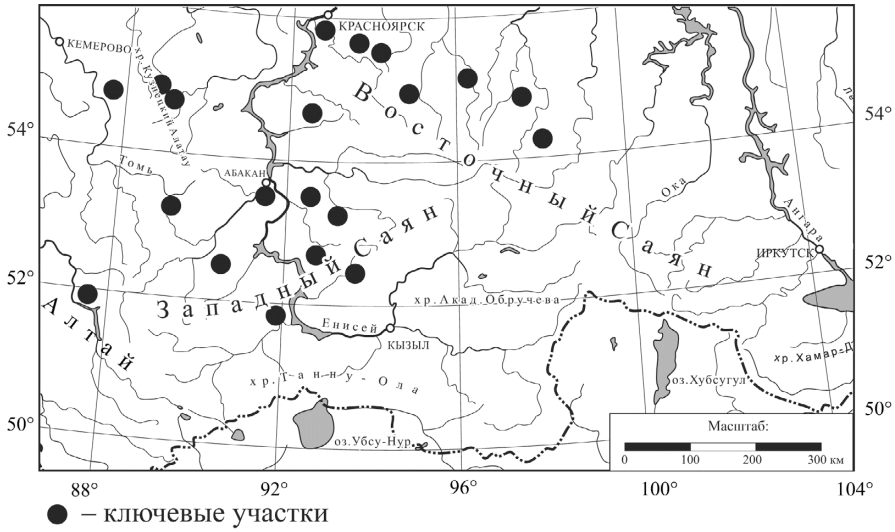


Рис. 1. Район исследований и расположение ключевых участков

В основу статистического анализа в данной работе положен расчет значений координат экологического пространства методом многомерного шкалирования (МШ) на основе матрицы корреляции (гамма-корреляции) между 63 вариантами населения мышевидных грызунов. Этот метод позволяет получить визуальное представление расстояний между переменными без какого-либо знания или предположения об их взаимной ассоциации. Данные о численности видов предварительно были ранжированы в пределах каждой точки отлова, видам с нулевой численностью присваивался один и тот же ранг. Качество подгонки модели, или насколько хорошо исходные данные описываются моделью МШ, оценивалось по индексу стресса Крускала. Для трехмерной модели полученное значение индекса стресса (0,15) говорит о хорошем соответствии между моделью МШ и исходными данными.

Интерпретация выявленных абстрактных экологических факторов (осей многомерного шкалирования) выполнена на основе коэффициентов корреляции Пирсона с непосредственно измеренными параметрами среды (табл. 1).

Коэффициенты корреляции между ранжированными в пределах участка показателями численности и осями шкалирования (ОШ) рассматривались как координаты видов в экологическом пространстве, которые отражают их чувствительность к выявленным абстрактным факторам.

Таблица 1

Характеристики среды в точках отлова мелких млекопитающих лесного пояса Алтае-Саянской горной страны

Параметр среды	Характеристика
Высота над уровнем моря	Метры
Почвы	1 – каменистые, 2 – суглинистые маломощные, 3 – с развитым гумусовым горизонтом
Сомкнутость древесного яруса* (доля покрытия)	0 – отсутствует, 1 – 1–25%, 2 – 26–50%, 3 – 51–75 %, 4 – 76–100%
Подлесок	То же
Крупнотравно-папоротниковый ярус	То же
Травяно-кустарничковый ярус	То же
Моховой покров	То же
Степень захламленности (валежник)	0 – отсутствует, 1 – слабая, 2 – средняя, 3 – сильная

* Параметры растительного покрова определялись по общепринятым геоботаническим методикам [13].

Для описания распределения отдельных видов в пространстве абстрактных факторов использовался множественный линейный пошаговый регрессионный анализ. В качестве независимых переменных (факторов) рассматривались значения координат участков в пространстве осей шкалирования, а в качестве зависимой переменной – показатель численности вида. Качество подгонки регрессионной модели определяли с помощью коэффициента детерминации (R^2), который показывает, какая доля дисперсии результативного признака объясняется влиянием использованных переменных.

Использование такого подхода в точности соответствует концепции многомерной экологической ниши Хатчинсона [14]. В рамках этой методологии удается определить размерность экологического пространства, параметры видовых экологических ниш и физический смысл выявленных абстрактных факторов [15–16].

Все расчеты и построение графиков выполнены в программе StatSoft STATISTICA 6.0 [17].

Результаты исследования и обсуждение

В пределах лесного пояса отмечено 15 видов мышевидных грызунов (за исключением синантропных видов). Многочисленны в составе лесных сообществ полевки красная (*Myodes rutilus* Pall.), красно-серая (*Myodes rufocanus* Pall.) и экономка (*Microtus oeconomus* Pall.). Обычны восточноазиатская мышь (*Apodemus peninsulae* Thomas), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.), алтайская мышовка (*Sicista napaea* Hollister), темная полевка (*Microtus agrestis* L.) и лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg). В пределах черневых лесов встречаются рыжая (*Myodes glareolus* Pall.) и обыкновенная (*Microtus arvalis* Pall.) полевки. В зоне контакта лесных массивов с агро-

ценозами и остепненными участками отмечаются водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.), мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.), узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) и длиннохвостый хомячок (*Cricetulus longicaudatus* Milne-Edwards). В анализ включены 9 наиболее многочисленных видов, показатели обилия которых позволяют получить статистически значимые результаты.

Полученные значения осей шкалирования отражают изменения в пространстве трех независимых факторов, представленных через их восприятие самими видами. Физический смысл выделенных факторов среды (осей шкалирования) можно определить, связав их с помощью корреляции с переменными, характеризующими среду обитания (табл. 2).

Таблица 2

Коэффициенты корреляции параметров среды лесного пояса с осями многомерного шкалирования (ОШ)

Параметр	1 ОШ	2 ОШ	3 ОШ
Высота над уровнем моря	**–0,41**	0,02	–0,13
Характеристика почвы	**0,44**	**–0,38**	0,13
Сомкнутость древесного яруса	**–0,26**	0,17	–0,06
Подлесок (доля покрытия)	0,19	–0,11	–0,11
Крупнотравно-папоротниковый ярус	**0,28**	**–0,31**	0,24
Травяно-кустарничковый ярус	**0,38**	–0,16	–0,09
Моховой покров	**–0,59**	0,14	0,05
Захламленность (валежник)	**–0,25**	–0,06	0,16

Примечание. Полужирным выделены значимые коэффициенты корреляции ($p < 0,05$).

Значимые коэффициенты корреляции отмечены только для первых двух абстрактных факторов. Первый фактор отражает эколого-ценотический состав подчиненных ярусов леса, среди которых проходит весь жизненный цикл рассматриваемой группы животных. Положительная область этого фактора связана с хорошим развитием почвенного покрова, на котором произрастает развитый травяно-кустарничковый ярус со значительным участием крупнотравия. Увеличение высоты над уровнем моря (отрицательная область первого фактора) сопровождается большей сомкнутостью древесного яруса, господством мохового покрова и захламленностью валежником.

Второй фактор не связан с высотой местности, а только с развитием почвенного покрова и отражает степень развития нижних ярусов леса: крупнотравно-папоротникового, травяно-кустарничкового и подлеска. Эти признаки имеют наибольшие отрицательные коэффициенты корреляции со второй осью шкалирования.

Хотя характеристики среды имеют невысокие коэффициенты корреляции с третьим абстрактным фактором, можно полагать, что в определенной степени он отражает сочетание крупнотравно-папоротникового яруса, захламленности и подлеска.

Расположение видов в пространстве осей многомерного шкалирования отражает их чувствительность к выявленным абстрактным факторам среды (табл. 3).

Таблица 3

Чувствительность видов мышевидных грызунов к факторам экологического пространства горных лесов

Вид	Коэффициент корреляции			Знак коэффициента корреляции		
	1 ОШ	2 ОШ	3 ОШ	1 ОШ	2 ОШ	3 ОШ
Красная полевка	**–0,88**	–0,09	**0,35**	–		+
Полевка-экономка	**0,30**	**–0,81**	**–0,37**	+	–	–
Лесная мышовка	**0,63**	0,09	**0,65**	+		+
Восточноазиатская мышь	0,08	**0,65**	**–0,33**		+	–
Красно-серая полевка	–0,11	0,39	**–0,49**		+	–
Лесной лемминг	**–0,43**	0,13	–0,13	–		
Темная полевка	**0,38**	–0,05	0,14	+		
Рыжая полевка	0,08	0,06	0,23			+
Обыкновенная полевка	**–0,28**	–0,20	–0,20	–		

Примечание. Полужирным выделены значимые коэффициенты корреляции ($p < 0,05$).

Наибольшую положительную связь с осями шкалирования демонстрируют лесная мышовка (1 и 3 ОШ) и восточноазиатская мышь (2 ОШ). Красная, экономка и красно-серая полевки имеют наибольшие отрицательные коэффициенты корреляции соответственно с первой, второй и третьей осями шкалирования, маркируя тем самым противоположное направление абстрактных факторов. Таким образом, трехмерное экологическое пространство определяется главным образом этими 5 видами, которые являются наиболее контрастными по своим требованиям к условиям обитания в рамках рассматриваемой модели.

Большинство видов зависит в той или иной степени от двух или всех трех факторов, но в разном их сочетании (см. табл. 3). Совместное устойчивое обитание видов требует, чтобы их численность управлялась разными факторами или чувствительность к одним и тем же факторам была различной [18–20].

В нашем исследовании практически все виды занимают разные подобласти экологического пространства (см. табл. 3). Так, например, красная полевка и лесная мышовка зависят от 1 и 3-го факторов. Однако если связь с 3-м фактором у обоих видов положительная, то зависимость от первого фактора – разнонаправленная, т.е. по первому фактору они взаимозаменяют друг друга. Только два вида – красно-серая полевка и восточноазиатская мышь – занимают одну подобласть экологического пространства, но при этом имеют разную чувствительность к одним и тем же факторам. Красно-серая полевка преимущественно зависит от третьего фактора, а восточноазиатская мышь – от второго.

Таким образом, рассматриваемые виды экологически дифференцированы и их размещение зависит от существенно различных комбинаций независимых параметров среды.

Представление об отношении конкретного вида к факторам среды можно получить, оценив распределение его обилия в пространстве абстрактных факторов (табл. 4).

Таблица 4

Параметры регрессионных моделей экологических ниш мышевидных грызунов

Вид	R^2	F	p	Коэффициенты		
				1 ОШ	2 ОШ	3 ОШ
Красная полевка	0,35	10,69	0,00	**–11,07**	–2,48	**5,71**
Полевка-экономка	0,30	8,62	0,00	**8,03**	**–14,24**	**–8,68**
Лесная мышовка	0,51	20,27	0,00	**5,27**	**3,35**	**8,06**
Восточноазиатская мышь	0,15	3,56	0,02	1,60	**2,80**	–1,86
Красно-серая полевка	0,05	3,31	0,07		3,96	
Лесной лемминг	0,08	5,49	0,02	**–0,66**		
Темная полевка	0,18	13,18	0,00	**2,09**		
Рыжая полевка	0,13	4,54	0,01	0,93		**1,86**
Обыкновенная полевка	0,09	2,98	0,06		–0,32	**–0,68**

Примечание. Полужирным выделены значимые коэффициенты регрессии ($p < 0,05$).

Хотя зависимость обилия вида от факторов среды, как правило, носит нелинейный характер, модель линейной регрессии дает вполне удовлетворительную оценку характера распределения для большинства видов (см. табл. 4). Наилучшие оценки получены для красной полевки, полевки-экономки и лесной мышовки – видов, достигающих наибольшей численности в составе сообществ лесного пояса.

Визуализировать полученные значения можно с помощью 3D-графиков, построенных по обилию вида и показателям двух наиболее значимых факторов, что, на наш взгляд, и является проекцией видовой экологической ниши (рис. 2).

Для красной полевки значимы первый и третий факторы (рис. 2, *а*). Согласно рисунку, численность красной полевки равномерно меняется в зависимости от обоих факторов, достигая наибольших значений при минимальных значениях 1-го и максимальных – 3-го факторов. Это свидетельствует о том, что для этого вида наиболее благоприятны влажные захламленные леса с развитым моховым покровом на возвышенных частях горных хребтов. Некоторое увеличение численности красной полевки наблюдается в избыточно влажных черневых лесах со смешанным травянисто-моховым покровом с крупнотравием и папоротниками. Подобная экологическая оценка вида хорошо согласуется с результатами многочисленных исследований в горах Южной Сибири [2, 21–23].

Распределение полевки-экономки по территории лесного пояса зависит от всех трех факторов, но наибольшая зависимость наблюдается от второго и третьего (рис. 2, *б*). Максимальные значения регрессионная функция име-

ет в отрицательной области 2-го и 3-го факторов и положительной – 1-го. Таким образом, наибольшей численности полевка-экономка достигает в низкогорных влажных разреженных хвойно-лиственных лесах с развитым травяно-кустарничковым и крупнотравно-папоротниковым ярусами и слабо выраженным моховым покровом, что соответствует экологическому облику этого зеленоядного гигрофильного вида [24].

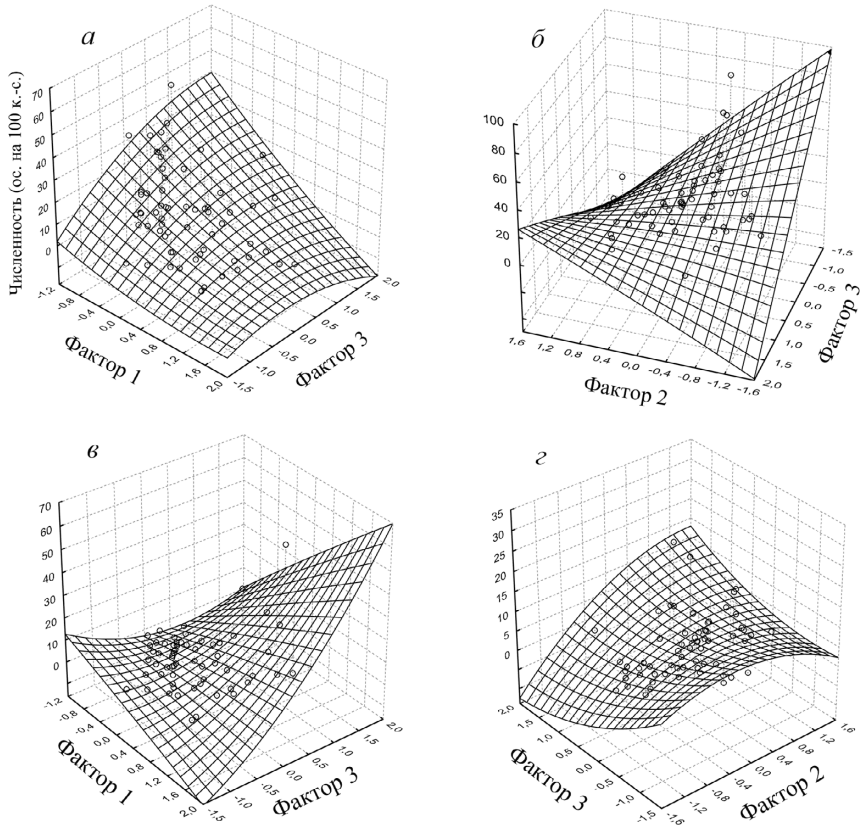


Рис. 2. Проекции видовых экологических ниш доминирующих видов мышевидных грызунов лесного пояса Алтае-Саянской горной страны (*а* – красная полевка, *б* – полевка-экономка, *в* – лесная мышовка, *г* – восточноазиатская мышь) в пространстве двух наиболее значимых абстрактных экологических факторов

Численность лесной мышовки зависит от всех трех факторов одновременно. Их взаимное положительное сочетание ведет к увеличению численности этого вида. Наиболее показательна проекция экологической ниши лесной мышовки в пространстве первого и третьего факторов (рис. 2, *в*). Максимальная численность вида связана с местообитаниями с развитыми травяно-кустарничковым и крупнотравно-папоротниковым ярусами в соче-

тании с разреженным древостоем смешанного хвойно-лиственного состава. Такое распределение вида по территории согласуется с данными, полученными на всем протяжении видового ареала [25–26].

Влияние исследованных факторов на распределение и численность восточноазиатской мыши невелико, о чем свидетельствует невысокий коэффициент детерминации регрессионной функции. Значима только положительная зависимость от второго фактора (см. рис. 2, *г*). Отсутствие связи с первым фактором (высота местности, плотность древостоя) отражает широкое распространение вида в лесах различного типа. В пределах региона наиболее благоприятны для восточноазиатской мыши умеренно-влажные смешанные хвойно-лиственные леса с развитым травяно-кустарничковым ярусом.

Для красно-серой полевки отсутствует явно выраженная зависимость от выявленных факторов. Основываясь на слабой положительной зависимости от второго фактора, можно полагать, что несколько большей численности этот вид достигает в умеренно-влажных темнохвойных лесах с умеренным травяно-кустарничковым ярусом и развитым моховым покровом. Такие условия соответствуют трофическим предпочтениям вида, основу рациона которого составляют вегетативные и плодовые части ягодных кустарничков (брусники, черники, голубики), а также травянистые растения [21, 27].

Лесной лемминг имеет повсеместно низкую численность и отмечен всего в 20% обследованных местообитаний. Только в трех случаях его численность оказалась выше 5 особей на 100 к.-с. Обилие данного вида связано, главным образом, с влиянием первого фактора. Благоприятные условия для лесного лемминга складываются на возвышенных частях горных массивов в захламленных темнохвойных лесах с развитым моховым покровом и достаточным увлажнением.

Распределение темной полевки положительно связано только с первым фактором. Наиболее благоприятны для вида умеренно влажные низкогорные смешанные леса с развитым травянисто-кустарничковым и крупнотравно-папоротниковыми ярусами.

Рыжая полевка, доминирующая в лесах европейской части, в горных лесах Алтае-Саян не достигает, как правило, высокой численности. В отличие от близкородственной красной полевки, ее распределение связано только с третьим фактором. Наиболее благоприятны для рыжей полевки влажные смешанные хвойно-лиственные леса с развитым крупнотравно-папоротниковым ярусом и умеренным захламлением, что в наибольшей степени соответствует экологическому облику этого европейского вида, находящегося на восточной окраине своего ареала [28].

Обыкновенная полевка – обитатель открытых участков (полян, лугов, агроценозов), прилегающих к лесным массивам. Вид присутствует в отловах только в экотонной зоне, поэтому выявленные факторы, характеризующие лесную растительность, не оказывают значимого влияния на распределение и уровень численности этого вида. Однако значимая зависимость от третье-

го фактора явно указывает на предпочтение этой полевкой влажных лесов с развитым крупнотравно-папоротниковым ярусом.

Таким образом, совокупность экологических ниш рассматриваемых видов охватывает все экологическое пространство, их оптимумы разнесены и полностью не перекрываются. Распределение видов в пространстве определяется видоспецифическими требованиями к условиям среды.

Заключение

В пределах лесного пояса горных систем Алтае-Саянской горной страны обитает 15 видов мышевидных грызунов, которые образуют самые многочисленные сообщества среди позвоночных животных.

Проведенный комплексный анализ данных о размещении и численности видов в пределах лесного пояса позволил определить характер связи видов с условиями среды и их физический смысл, оценить взаиморазмещение видов в пространстве экологических факторов и особенности структурной организации сообществ.

Выделение ведущих факторов, произведенное с помощью многомерного шкалирования, позволило охарактеризовать параметры экологических ниш наиболее многочисленных видов мышевидных грызунов и характер их связи с условиями среды обитания. Статистическая оценка достоверности влияния факторов среды показала их значимость для рассматриваемой группы. Большинство грызунов зависит в той или иной степени от одного, двух или всех трех факторов. Все виды занимают разные подобласти экологического пространства, отличаясь характером отношений (положительным или отрицательным) и степенью чувствительности к факторам среды. Расчеты показали, что экологические ниши видов полностью не перекрываются, а их оптимумы разведены в экологическом пространстве. В результате этого происходит пространственное разобщение близкородственных видов, что является одним из наиболее важных механизмов, обеспечивающих их сосуществование в рамках одного сообщества.

В пределах лесного пояса наиболее значимыми факторами для грызунов выступают состав и сомкнутость древостоя, высота над уровнем моря и эколого-ценотический состав подчиненных ярусов леса, где проходит весь жизненный цикл рассматриваемой группы животных.

Авторы выражают благодарность д.б.н., в.н.с. В.М. Ефимову (Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск) за ценные советы по обработке материалов.

Литература

1. *Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В.* Устойчивость грызунов к рубкам в сезонно-влажных лесах юга Вьетнама // Зоологический журнал. 2003. Т. 82, № 5. С. 623–638.

2. *Андреева Т.А., Окулова Н.М.* Экологические предпочтения лесных полевок // Экология. 2009. № 2. С. 149–154.
3. *Meyer B.J., Eccard J., Brandl R.* Vegetation structure and the abundance of the Black Tailed Tree Rat *Thallomys nigricauda* at the Thornveld savannah (South Africa) // The impact of habitat structures on some small rodents in the Kalahari Thornveld (South Africa). Marburg : Philipps-University Press, 2004. P. 65–77.
4. *Cook R.P., Boland K.M., Dolbeare T.* Inventory of small mammals at Cape Cod National Seashore with recommendations for long-term monitoring. Boston : National Park Service U.S. Department of the Interior, 2006. 117 p.
5. *Michel N., Burel F., Legendre P., Butet A.* Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France // Landscape Ecol. 2007. Vol. 22. P. 1241–1253.
6. *Виноградов В.В.* Пространственно-временная организация сообществ мелких млекопитающих Приенисейской части Алтае-Саянской горной страны. Красноярск, 2012. 284 с.
7. *Огуреева Г.Н.* Структура высотной поясности растительности гор Южной Сибири // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 66–74.
8. *Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И.* Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1986. 225 с.
9. *Юдин Б.С., Николаев В.В.* Сообщества мелких млекопитающих (Micromammalia) вертикальных поясов центральной части Восточного Саяна (Тофалария) // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск : Наука, 1977. С. 81–92.
10. *Юдин Б.С., Потапкина А.Ф.* Территориальные группировки мелких млекопитающих (Micromammalia) в Кузнецком Алатау и Западном Саяне // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск : Наука, 1977. С. 32–59.
11. *Александров В.Н., Сергеев В.Е.* Мелкие млекопитающие (Micromammalia) Горной Шории // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск : Наука, 1987. С. 22–27.
12. *Наумов Н.П.* Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. 1955. С. 179–202.
13. Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина М. ; Л. : Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
14. *Hutchinson G.E.* The niche: an abstractly inhabited hyper-volume // The Ecological Theatre and the Evolutionary Play. New Haven : Yale Univ. Press, 1965. P. 26–78.
15. *Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В.* Экологическая дифференциация грызунов сезонно-влажных тропических лесов Северного Вьетнама // Зоологический журнал. 1998. Т. 77, № 1. С. 117–132.
16. *Пузаченко Ю.Г.* Математические методы в экологических и географических исследованиях. М. : Академия, 2004. 416 с.
17. *StatSoft* Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6.0. http://www.statsoft.com.
18. *Абросов Н.С., Ковров Б.Г., Черепанов О.А.* Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск : Наука, 1982. 297 с.
19. *Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М. : Мир, 1988. 184 с.
20. *Пузаченко Ю.Г., Придня М.В., Мартин В., Санковский А.Г.* Отображение видовых экологических ниш для сообществ смешанных лесов бассейна р. Хаббард-Брук (Белые горы, Новая Англия, Северная Америка) // Экология. 1996. № 6. С. 403–410.
21. *Соколов Г.А.* Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 256 с.
22. *Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф.* Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск : Наука, 1979. 296 с.
23. *Виноградов В.В.* Мелкие млекопитающие Кузнецкого Алатау. Красноярск : Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева, 2007. 212 с.
24. *Громов И.М., Ербаева М.А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб. : ЗИН РАН, 1995. 522 с.

25. *Реймерс Н.Ф.* Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М. : Наука, 1966. 420 с.
26. *Ивантер Э.В., Кухарева А.В.* К экологии лесной мышовки (*Sicista betulina*) на северном пределе ареала // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 4. С. 476–493.
27. *Вольперт Я.Л., Шадрина Е.Г.* Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск : Наука, 2002. 246 с.
28. *Шварц Е.А., Шефтель Б.И., Жуков М.А.* Закономерности распространения рыжей полевки на востоке ареала // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 2. С. 17–26.

Поступила в редакцию 15.01.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 115–126

doi: 10.17223/19988591/22/9

Sergey A. Abramov[1], Vladislav V. Vinogradov[2], Alexander S. Zolotyuh[3]

[1]Institute of Systematics and Ecology of Animals of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[2]V.P. Astafiev Krasnoyarsk Pedagogical University, Krasnoyarsk, Russia
[3]Sayano-Shushensky State Biosphere Nature Reserve, Shushensky, Russia

ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF MOUSE-LIKE RODENT (RODENTIA) SPECIES IN ALTAI-SAYAN MOUNTAIN FOREST BELT

Characterising of habitat associations of species is fundamental for understanding of basic mechanism of animal communities organization. Differences in species diversity between different localities can be attributed to ecological, biogeographic and evolutionary processes. The main indicator which shows the relation of the species to the environmental conditions is its abundance. Population diversity of rodent species with different ecological specialisation is a marker of different habitats.

Mouse-like rodents form the most abundant communities among vertebrate animals inhabiting the forest belt of the mountain region. Based on the long-term research and literature data the authors discuss the distribution regularities of rodent species in the mountain forest ecological space of the Altai-Sayan Mountains. The forest belt of the Altai-Sayan Mountains is inhabited by 15 mouse-like rodents species. A comprehensive analysis of distribution of rodent species within the forest zone allowed us to determine the attitude of species to the range of environmental factors and to estimate the collocation of rodent species in the multidimensional ecological space.

Three main axes of environmental space were allocated with a multidimensional scaling method. To identify the ecological niches of the studied rodent species, each axis was regressed to the abundance of rodent species. Regression analysis was also used to assess the association between the environmental parameters and the axes of the environmental space. The analysis showed that the differences in the sensitivity of species to environmental factors cause a divergence of their ecological niches, which provides the independence of these species within their community. The most significant ecological factors which provide the distribution of rodents in the forest belt are density of canopy, altitude elevation of the territory, humidity and the understory layer (shrubs and herbs) structure.

Key words: *mouse-like rodents; forest belt; environmental factors; ecological niche.*

Received January 15, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 127–140

УДК 599
doi: 10.17223/19988591/22/10

М.М. Девяшин[1], П.А. Косинцев[2]

[1]Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)
[2]Институт экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург)

КОПЫТНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ СРЕДНЕГО И ПОЗДНЕГО ГОЛОЦЕНА ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Работа выполнена по проектам РФФИ № 12-04-90733-моб_ст и 12-04-00165.

Проведен анализ географического распределения и относительной частоты встречаемости остатков 12 видов копытных из поселений человека возраста 4600–200 лет назад на юго-востоке Западной Сибири. Формирование современной фауны копытных происходило в результате двух процессов: вымирания и сокращения ареалов видов. Минимальные изменения произошли в лесной зоне. Более значительные изменения произошли в лесостепной и степной зонах. Здесь в начале позднего голоцена вымирает тур, к историческому периоду сократили ареалы благородный олень, сайга, кулан, дзерен, джейран, архар, а в историческое время вымер тарпан. Основной причиной этих процессов видится антропогенный фактор. Связь с изменениями природных условий не очевидна. Структура фауны имеет выраженную зональность, соответствующую ландшафтной зональности.

Ключевые слова: *копытные; голоцен; Западная Сибирь; палеозоология; археозоология; фауна.*

Введение

За последние столетия значительно интенсифицировались изменения, происходящие в экосистемах планеты под воздействием антропогенных факторов [1]. Для объективной оценки степени этих изменений, их направленности и выработки стратегии по сохранению биоразнообразия необходимы знания о процессах формирования современных экосистем и развития их отдельных компонентов.

Одним из важных компонентов современных экосистем являются копытные млекопитающие. Представители этой группы – первичные консументы, оказывающие непосредственное влияние на фитоценозы; основные жертвы крупных хищников; прокормители кровососущих членистоногих и других паразитов. Их костные остатки служат источником данных для палеоэкологических реконструкций в большей степени, чем других видов крупных млекопитающих. Во-первых, в различных типах местонахождений остатки представителей этой группы наиболее многочисленны среди остатков всех групп крупных млекопитающих. Во-вторых, мы предполагаем, что виды

этой группы добывались с целью получения жизненно необходимого для человека пищевого ресурса – мяса. По этой причине добыча копытных не должна была быть избирательной, а значит, вероятность добычи каждого из видов была пропорциональна его численности в природе. Например, в отношении представителей группы пушных зверей последнее предположение вряд ли допустимо: более вероятно, что они изымались из природы избирательно и встречаемость их остатков на поселении должна отражать скорее избирательную промысловую нагрузку на тот или иной вид, чем их реальное соотношение в природе.

Целью работы является анализ состава и структуры фауны диких копытных юго-востока Западной Сибири на протяжении среднего и позднего голоцена.

Материалы и методики исследования

Район исследования охватывает территорию от р. Иртыш на западе до р. Обь на востоке (72–92° в.д.) и от широты г. Томска на севере до г. Усть-Каменогорска на юге (58–50° с.ш.). Равнинный характер территории обусловил ясно выраженную широтную поясность. На территории региона с севера на юг сменяют друг друга подтаежная, лесостепная и степная зоны. В пределах этих зон природные условия незначительно меняются с запада на восток. В регионе с севера на юг и с запада на восток усиливается континентальность климата [2]. Исследования костных остатков млекопитающих голоцена здесь и, прежде всего, по южным равнинным областям носили в основном локальный характер. Только в последние годы стали появляться обобщающие работы [3–6].

Материалом для настоящего сообщения послужили оригинальные и литературные данные о видовой принадлежности 17 911 костных остатков диких копытных из 124 древних поселений, датированных радиоуглеродным и археологическим методами от начала суббореального (4 600 л.н., энеолит) до конца субатлантического (250 л.н., Позднее Средневековье) периодов голоцена [7–55].

Все местонахождения, в соответствии с их географическим положением, объединены в три группы. Западная включает местонахождения, располагающиеся в Омском Прииртышье. Центральная – примерно между 75° и 80° в.д. и включает в себя Барабинскую лесостепь и частично Кулундинскую равнину. Восточная растянута по пойме Оби от южных районов Томской области до предгорных районов Алтая и степей Казахстана (рис. 1, табл. 1).

Данные о современном распространении видов взяты из литературных источников [56–58].

В анализе использованы материалы только из древних поселений. Кости из могильников не использовались, так как их накопление имеет избирательный характер.

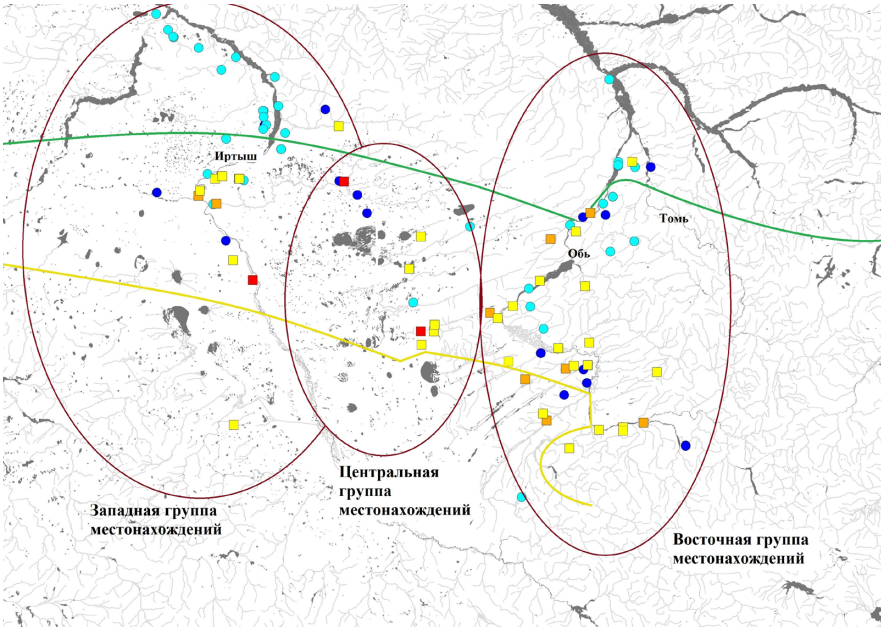


Рис. 1. Пространственное размещение местонахождений костей крупных млекопитающих на исследуемой территории и выделяемые группы местонахождений.
– SB1; – SB2; – SB3; – SA1; – SA 2–3 (объяснения см. в тексте)
– граница между подтаёжной и лесостепной ландшафтными зонами;
– граница между лесостепной и степной ландшафтными зонами

Относительную численность копытных оценивали по средним арифметическим долей остатков конкретного вида в группе поселений из одного района одного хронологического периода. Такой способ обработки данных позволяет нивелировать влияние величины выборок из разных местонахождений.

В работе мы используем схему периодизации голоцена, основанную на климатических периодах по Блитту–Сернандеру [59]. Представлены материалы, датируемые второй половиной голоцена: 1) суббореальный (SB1, 4200–4600 л.н.; SB2, 3200–4200 л.н.; SB3, 2500–3200 л.н.); 2) субатлантический (SA1, 1800–2500 л.н.; SA2, 800–1800 л.н.; SA3, последние 800 лет, из которых последние 250 лет относятся к историческому времени).

Для выявления типологических групп был проведён кластерный анализ методом взвешенных парных групп с использованием Евклидова расстояния, выполненный в программе Past.

Результаты исследования и обсуждение

За период голоцена на исследуемой территории отмечено 12 видов диких копытных (таблица).

Характеристика находок костей диких копытных по регионам и природным зонам

Вид	Группа местонахождений	Природная зона	Хронопериод	Усреднённая доля костей вида от общего количества костей диких копытных на поселение, %	Количество местонахождений, абс.	Количество костей, абс.
1	2	3	4	5	6	7
Кулан	Центральная	Степь	SB3	26,6	2	34
	Восточная	Лесостепь	SB2	8,4	2	12
			SB3	0,8	1	14
Кабан	Западная	Подтайга	SA2–3	0,7	3	23
		Лесостепь	SB3	1,9	3	26
			SA1	0,3	1	12
	Центральная	Лесостепь	SB2	8,5	3	56
			SB3	1,4	1	1
			SA1	+	1	19
	Восточная	Подтайга	SB2	0,8	1	1
			SA2–3	24,4	1	1
		Лесостепь	SB2	8,2	4	10
			SB3	8,6	9	187
			SA1	9,6	6	43
		Степь	SB2	33,3	2	2
Олень благородный	Западная	Подтайга	SA2–3	0,2	1	63
		Лесостепь	SB3	+*	1	4
			SA1	1,1	1	61
	Центральная	Лесостепь	SA1	0,1	1	1
	Восточная	Подтайга	SB2	0,4	1	3
		Лесостепь	SB2	6,6	1	14
			SB3	12,3	6	160
			SA1	3,6	5	303
			SA2–3	2,6	3	14

Продолжение табл.

1	2	3	4	5	6	7
Косуля	Западная	Подтайга	SA2–3	22,8	11	299
		Лесостепь	SB2	10,0	4	14
			SB3	50,4	4	2 110
			SA1	73,3	3	384
			SA2–3	52,6	4	75
	Центральная	Лесостепь	SB1	38,4	3	19
			SB2	15,1	2	56
			SB3	7,5	3	66
			SA1	5,5	2	27
			SA2–3	20,0	1	1
	Восточная	Подтайга	SB2	0,5	1	4
			SB3	5,3	1	8
			SA2–3	0,6	1	15
		Лесостепь	SB1	100,0	1	1
			SB2	41,4	4	16
			SB3	18,3	12	138
			SA1	41,9	13	2 789
			SA2–3	25,2	6	108
		Степь	SB2	43,1	3	19
			SB3	16,7	1	1
			SA2–3	14,3	1	3
Лось	Западная	Подтайга	SA2–3	60,8	18	2 340
		Лесостепь	SB2	65,4	4	131
			SB3	42,6	4	150
			SA1	15,7	4	211
			SA2–3	47,4	3	32
		Степь	SB3	11,1	1	1
	Центральная	Лесостепь	SB2	75,9	4	405
			SB3	80,5	10	1 981
			SA1	94,3	3	232
			SA2–3	80,0	1	4
	Восточная	Подтайга	SB2	97,3	2	451
			SB3	92,7	1	140
			SA1	99,6	2	125
			SA2–3	84,5	5	536
		Лесостепь	SB2	31,0	4	53
			SB3	54,4	15	1 456
			SA1	42,2	14	362
			SA2–3	62,9	9	567
		Степь	SA2–3	23,8	1	5

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6	7
Олень северный	Западная	Подтайга	SA2–3	11,1	9	192
		Лесостепь	SB3	+	1	2
			SA1	0,8	3	6
	Восточная	Подтайга	SB2	0,6	1	5
			SA1	0,4	1	1
			SA2–3	14,9	2	44
		Лесостепь	SB3	+	1	3
			SA1	2,8	2	8
			SA2–3	0,3	1	7
Сайга	Западная	Лесостепь	SB2	23,2	3	31
			SB3	5,0	2	590
			SA1	8,8	1	369
		Степь	SB3	11,1	1	1
	Центральная	Лесостепь	SB1	+	1	1
			SB2	+	1	3
			SB3	+	1	1
			SA1	+	1	1
		Степь	SB3	73,4	2	74
	Восточная	Подтайга	SB2	+	1	1
		Лесостепь	SB2	2,8	2	6
			SB3	0,3	3	13
Тур	Западная	Лесостепь	SB1	100,0	1	33
			SB2	0,7	1	2
	Центральная	Лесостепь	SB1	31,3	1	62
			SB3	10,5	2	14
	Восточная	Лесостепь	SB3	2,8	1	20
Дзерен	Центральная	Лесостепь	SB2	+	1	1
	Восточная	Лесостепь	SB3	3,0	2	15
Джейран	Центральная	Степь	SB1	+	1	1
Архар	Центральная	Степь	SB1	+	1	1
	Восточная	Степь	SB2	6,8	2	4

* Кости вида в некоторых местонахождениях присутствуют, но их усреднённая доля незначительна (менее десятой процента).

Тарпан – *Equus ferus* Boddaert, 1785. К дикой лошади отнесены остатки лошадей из поселений, население которых имело присваивающий тип экономики. Эти поселения датируются суббореалом 1. На поселениях более поздних периодов могут быть остатки тарпана, но из-за отсутствия надёж-

ных методик отличия его костей от костей домашней лошади [60] они не могут быть выделены из общей выборки костей лошадей. Из литературных источников известно, что в историческое время тарпан встречался в Барабинской лесостепи и южнее, был истреблён в начале XIX в. [58].

Кулан – *Equus hemionus* Pall., 1775. Единичные костные остатки кулана известны из местонахождений степной зоны и прилегающих к ней районов. В SB1–3 ареал вида был шире, чем в историческое время. В настоящее время данный вид заселяет пустыни, полупустыни и отчасти степи Казахстана и Средней Азии [57].

Кабан – *Sus scrofa* L., 1758. Костные остатки данного вида обнаружены в местонахождениях по всей территории. В настоящее время реакклиматизирован в пределах прежнего ареала.

Олень благородный – *Cervus elaphus* L., 1758. В основном находки костей данного вида сделаны на территории лесостепного Приобья. В SB 3 и SA 2 благородный олень встречался даже в лесостепном Прииртышье и, по всей видимости, заходил в этом регионе на территорию лесной зоны. Таким образом, ареал этого вида был значительно шире, чем в настоящее время. На сегодняшний день вид, вероятнее всего, истреблён человеком на исследуемой территории, как и в некоторых других районах Евразии, где встречался ещё в конце XIX в. [58].

Косуля сибирская – *Capreolus pygargus* Pall., 1771. Многочисленные костные остатки найдены на всей рассматриваемой территории во все хронопериоды. Все находки сделаны в границах её современного ареала.

Лось – *Alces alces* L., 1758. Костные остатки данного вида многочисленны и обнаружены практически на всей исследуемой территории в местонахождениях всех периодов. В настоящее время этот вид также обычен в лесной зоне, нередок в лесостепной и заходит по поймам рек в степную зону [57].

Олень северный – *Rangifer tarandus* L., 1758. Его остатки известны из поселений подтаежной зоны, датируемых SB3–SA3. По всей видимости, вид заходил на территорию лесостепи. В XVIII в. ареал вида сместился севернее исследуемого района [57].

Сайга – *Saiga tatarica* L., 1766. Этот вид встречался на территории лесостепной зоны SB2–SA1. Самая северная находка сделана на 55º с.ш. (Еловское поселение; SB2; северная лесостепь). В письменных источниках сведения о сайге на территории лесостепной зоны нет, но в настоящее время известны её заходы в лесостепь в летнее время [57].

Тур первобытный – *Bos primigenius* Boj., 1827. Существует проблема различия дикой (тур) и домашней (крупный рогатый скот) форм по костным остаткам. Они различаются только размерами, поэтому к туру относят кости быков, имеющие очень крупные размеры, а также остатки из поселений, оставленных населением с присваивающим типом хозяйства. В течение суббореального периода вид, по всей видимости, населял всю лесостепную зону исследуемого региона и вымер на границе суббореального и субатлантического периодов.

Дзерен – *Gazella gutturosa* Pall., 1771. Кости дзерена найдены на местонахождениях Алтайского края: Калиновка 2 (SB2), Быково III, Речкуново III (SB3). В среднем голоцене ареал вида охватывал степные районы Алтая и были заходы в лесостепную зону. В историческое время его ареал занимал только крайний юго-восток Казахстана [57].

Джейран – *Gazella subgutturosa* Guld., 1780. Немногочисленные остатки этого вида обнаружены в поселении Шидерты III (Павлодарская область, SB1). В начале суббореального периода его ареал был шире и занимал юг степной зоны. В настоящее время ареал занимает зоны полупустынь и пустынь Казахстана [57].

Архар – *Ovis ammon* L., 1758. Единичные кости архара найдены на трёх местонахождениях, расположенных в степях Восточного Казахстана: Шидерты III (SB1), Усть-Нарым, Мало-Красноярка (SB2). Эти находки совпадают с его ареалом в историческое время [57]. В настоящее время вид обитает в горах Южного Казахстана и на Алтае.

В среднем и позднем голоцене на исследуемой территории происходило обеднение состава фауны копытных млекопитающих в результате двух процессов: вымирания и сокращения ареалов. Минимальные изменения произошли на территории лесной зоны, где южная граница ареала северного оленя в позднем голоцене сместилась севернее исследуемого региона. Более существенные изменения отмечены на территории лесостепной и степной зон. Здесь в начале позднего голоцена вымирает тур, а в историческое время – тарпан. В лесостепной зоне из 9 видов к историческому периоду 4 вида – кулан, сайга, дзерен и благородный олень – сократили ареалы. На территории степной зоны из 8 видов копытных 6 видов – кулан, кабан, лось, косуля, архар и джейран – сократили ареалы. В современности на территории лесостепной и степной зон реакклиматизирован кабан.

Всю вторую половину голоцена, когда проходили описанные изменения фауны копытных, не происходило существенных перестроек ландшафтов. Так, в центре исследуемого региона на территории Барабинской лесостепи в этот период происходит чередование различных лесостепных формаций [61], что теоретически не должно существенно сказываться на экологически пластичных видах, к которым относятся копытные.

До исторического времени основным антропогенным воздействием на копытных было прямое истребление. Но оно не оказало заметного влияния на фауну копытных. Возможно, только исчезновение тура связано с ним. В историческое время, в связи с интенсивной сельскохозяйственной деятельностью, уменьшается залесённость территории лесостепной зоны, значительно увеличивается численность новой группы копытных – домашних копытных, и появляется новый тип растительности – посевы культурных растений. В это же время происходит сокращение ареалов у видов открытых ландшафтов – кулана, сайги, джейрана, дзерена, архара, что не согласуется с характером изменения ландшафта.

Таким образом, с большой долей вероятности можно предполагать, что в процессах изменения видового состава и ареалов копытных на исследуемой территории ведущую роль играли антропогенные факторы: прямое истребление, вытеснение домашним скотом и разрушение исконных мест обитания в результате сельскохозяйственной деятельности.

В результате кластерного анализа по процентному соотношению костных остатков диких копытных выделились следующие группы. Первую составляют местонахождения, в которых процентное содержание костей лося превышает 70%. Во вторую вошли местонахождения, где соотношение костей лося и косули примерно одинаковое; в третью – где доля косули превышает 70%. В четвёртую группу вошли местонахождения из лесной зоны, где доля лося составляет порядка 90%. Отдельные кластеры образовали немногочисленные местонахождения со специфическим соотношением копытных. Например, местонахождения, в которых не представлены лось и косуля (Александровское IV, западная группа, лесостепь, SB1).

В местонахождениях подтаежной зоны на протяжении второй половины голоцена преобладают кости лося (см. таблицу). В лесостепи доли остатков отличаются большей динамичностью для каждого из видов. На территории лесостепного Прииртышья при переходе от SB2 к SB3 происходят уменьшение доли косули и увеличение доли лося. На территории лесостепного Приобья отмечена обратная тенденция. При переходе от среднего к позднему голоцену во всех выделяемых регионах происходят уменьшение доли лося в выборках и увеличение доли косули. При переходе от SA1 к SA2 доля косули увеличивается, лося – уменьшается. На территории степной зоны доли костей и лося и косули относительно малы, но доли благородного оленя и кабана увеличиваются (см. таблицу).

Таким образом, структура фауны копытных изменяется географически. Она отражает зональную неоднородность среды, совпадающую с современной ландшафтной зональностью. На территории лесостепной зоны в выделенных группах местонахождений отмечены идентичные тренды изменения долей костей массовых видов копытных – косули и лося. При этом связь изменения этих показателей с изменениями природных условий не выявлена.

Заключение

В среднем и позднем голоцене на территории юго-востока Западной Сибири обитало 12 видов копытных. Лось и косуля являлись массовыми видами. В течение второй половины голоцена происходило обеднение состава фауны копытных млекопитающих в результате двух процессов: вымирания (тур, тарпан) и сокращения ареалов (кулан, кабан, лось, косуля, благородный олень, сайга, джейран, дзерен, архар).

Структура фауны копытных имеет выраженную зональность, отражающую ландшафтную зональность.

Наименьшие изменения в структуре и составе фауны копытных произошли на территории лесной зоны; более существенные – в лесостепной (44% видов сократили ареал; 11% вымерло) и степной (75% видов сократили ареал, 13% вымерло) зонах. Наиболее вероятной причиной этих изменений видится антропогенный фактор. Связь динамики относительной численности видов с динамикой природных условий не очевидна.

Литература

1. *Будыко М.И.* Эволюция биосферы. Л. : Гидрометеоиздат, 1981. 488 с.
2. *Естественноисторическое* районирование СССР // Труды комиссии по естественно-историческому районированию СССР. М. ; Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1947. Т. 1. 376 с.
3. *Косинцев П.А.* Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности : сб. науч. трудов. Свердловск : УрО АН СССР, 1988. С. 32–51.
4. *Косинцев П.А., Явшева Д.А.* Крупные млекопитающие степей Казахстана в голоцене // Биоразнообразие степных сообществ : материалы междунар. конф. Костанай, 2006. С. 79–87.
5. *Явшева Д.А.* Крупные млекопитающие позднего голоцена лесостепи Западной Сибири // Динамика современных экосистем в голоцене : материалы Российской научной конференции. М. : Тов-во научных изданий КМК, 2006. 280 с.
6. *Явшева Д.А., Девяшин М.М.* Фауна крупных млекопитающих Томского Приобья в позднем голоцене // Динамика современных экосистем в голоцене. М. : Тов-во научных изданий КМК, 2010. С. 228–232.
7. *Абдуганеев М.Т.* О хозяйстве населения лесостепного и предгорного Алтая в скифское время // Археология, антропология и этнография Сибири : сб., посвящ. пам. антрополога А.Р. Кима. Барнаул : Изд-во АГУ, 1996. С. 145–153.
8. *Адамов А.А.* Новосибирское Притоболье в X–XIV вв. Омск : ОмГПУ, 2000. 256 с.
9. *Алехин Ю.П., Гальченко А.В.* К вопросу о древнейшем скотоводстве Алтая (по материалам поселения Колыванское 1) // Культуры древних народов степной Евразии и феномен протогородской цивилизации Южного Урала : материалы 3-й Междунар. науч. конф. «Россия и Восток : проблемы взаимодействия». 1995. Ч. V, кн. 1. С. 22–26.
10. *Чиндина Л.А., Яковлев Я.А., Ожередов Ю.И.* Археологическая карта Томской области. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1990. 338 с.
11. *Бобковская Н.Е., Татаурова Л.В., Явшева Д.А.* Состав стада на русском поселении Изюк-I // XVII Урал. археол. совещ. Екатеринбург ; Сургут, 2007. С. 224–225.
12. *Васильев С.К., Бенеке Н., Парцингер Г., Молодин В.И.* Предварительный анализ остеологического материала с поселения Чича-1 по результатам раскопок 2001–2002 гг. // Проблемы археологии, этнографии и антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2002. Т. VIII. С. 277–285.
13. *Васильев С.К., Кирюшин К.Ю., Ситников С.М., Семибратов В.П.* Фаунистические остатки из поселения Новоильинка-3 (по материалам раскопок 2010 года) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2011. Т. XVII. С. 148–151.
14. *Васильев С.К., Мартынович Н.В., Чемякина М.А.* Охота по данным остеологического анализа материалов памятника Омь 1 // Проблемы археологии, этнографии, антропо-

логии Сибири и сопредельных территорий : материалы VII Годовой итоговой сессии Ин-та археологии и этнографии СО РАН. Декабрь 1999 г. Новосибирск : Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 1999. С. 119–120.
15. *Васильев С.К., Новикова А.В.* Фаунистические остатки с памятников Ояшкинского археологического микрорайона // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2005. Т. XI. С. 265–269.
16. *Васильев С.К., Орлова Л.А., Кузьмин Я.В.* Местонахождение фауны крупных млекопитающих сартанского времени на реке Орда (Ордынский район Новосибирской области) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий : материалы Годовой сессии Ин-та археологии и этнографии СО РАН. 2007. Т. XIII. С. 29–32.
17. *Гальченко А.В.* Скотоводческое хозяйство древнего населения северной Кулунды в эпоху поздней бронзы // Культура древних народов Южной Сибири. Барнаул, 1993. С. 33–45.
18. *Гальченко А.В.* Фаунистический анализ остеологического материала из андроновских поселений Алтайского края // Проблемы археологии и этнографии южной Сибири : межвуз. сб. науч. тр. Барнаул, 1990. С. 47–62.
19. *Данченко Е.М.* Южнотаёжное Прииртышье в середине – второй половине I тыс. до н.э. Омск : Изд-во ОмГПУ, 1996. 212 с.
20. *Кирюшин Ю.Ф.* Энеолит и ранняя бронза юга Западной Сибири. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2002. 294 с.
21. *Кирюшин Ю.Ф., Гальченко А.В., Удодов В.С., Шамшин А.Б.* Хозяйственно-культурные типы поздней бронзы лесостепного Алтая // Хронология и культурная принадлежность памятников каменного и бронзового веков Южной Сибири : тез. докл. и сообщ. науч. конф. (23–25 марта 1988 г.). Барнаул : Изд-во ИИФиФ, 1988. 177 с.
22. *Коников Б.А.* О хозяйстве таежного Прииртышья начала II тыс. н. э. // Экономика и общественный строй древних и средневековых племен Западной Сибири : межвуз. сб. науч. трудов. Новосибирск : НГПИ, 1989. С. 86–93.
23. *Коников Б.А.* Таежное Прииртышье в X–XIII вв н.э. Омск : ОГПИ, 1993. 176 с.
24. *Косинцев П.А.* Типология териокомплексов лесостепного Приобья из поселений эпохи бронзы // Фауна Урала в плейстоцене и голоцене : сб. науч. трудов. Екатеринбург : Университет, 2002. С. 162–166.
25. *Косинцев П.А., Девяшин М.М., Явшева Д.А.* Остатки животных из поселения поздней бронзы Жарково 3 // Археозоологические исследования на Урале и в Сибири. Екатеринбург ; Челябинск : Рифей, 2009. С. 110–116.
26. *Куйбышев А.В.* Древние стоянки Кулунды // КССА. М., 1976. Вып. 148. С. 53–58.
27. *Скопинцева Г.В.* Новые памятники первой половины I тыс. н.э. в предгорьях Алтая // Культура древних народов Южной Сибири. Барнаул, 1993. С. 62–71.
28. *Матющенко В.И., Полеводов А.В.* Комплекс археологических памятников у деревни Окунёво. Новосибирск : Наука, 1994. 223 с.
29. *Мерц В.К.* Погребение каменного века и энеолитический комплекс стоянки Шидерты 3 // Изучение памятников археологии Павлодарского Прииртышья : сб. науч. статей. Павлодар : Эко, 2002. С. 75–102.
30. *Могильников В.А.* Исследование курганной группы эпохи РЖВ Калачевка II // КСИА. Вып. 114. 1968. С. 94–98.
31. *Молодин В.И.* Бараба в эпоху бронзы. Новосибирск : Наука, 1985. 200 с.
32. *Молодин В.И., Соболев В.И.* Скотоводство населения Барабинской лесестепи в XIV–XVI вв. // Палеоэкономика Сибири. Новосибирск : Наука, 1986. С. 120–124.
33. *Чича* – городище переходного от бронзы к железу времени в Барабинской лесостепи / отв. ред. В.И. Молодин, Г. Парцингер. Новосибирск ; Берлин : Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2009. Т. 3. 246 с.

34. *Молодин В.И., Соболев В.И., Соловьев А.И.* Бараба в эпоху Позднего Средневековья. Новосибирск : Наука, 1990. 262 с.
35. *Молодин В.И., Глушков И.Г.* Самусьская культура в Верхнем Приобье. Новосибирск, 1989. 168 с.
36. *Ожередов Ю.И., Яковлев Я.А.* Археологическая карта Томской области. Томск, 1993. Т. II, № 1228. С. 130–131.
37. *Молодин В.И.* Памятники одинцовского типа в барабинской лесостепи // Проблемы западно-сибирской археологии. Эпоха камня и бронзы. Новосибирск, 1981. С. 63–75.
38. *Плахута Д.О., Скандаков И.Е.* Городище Атачка I потчевашского времени // Исторический ежегодник. Спец. вып. / под ред. И.В. Толпенко, А.В. Якуба. Омск, 2000. 218 с.
39. *Полосьмак Н.В., Гребнев И.Е.* Особенности естественно-географической среды и хозяйственная деятельность населения Барабы в раннем железном веке // Палеоэкономика Сибири. Новосибирск : Наука, 1986. С. 74–79.
40. *Потемкина Т.М.* Бронзовый век лесостепного Притоболья. М. : Наука, 1985. С. 375.
41. *Сидоров Е.А.* Присваивающие виды хозяйственной деятельности населения лесостепного Приобья в 1 тыс. до н. э. // Экономика и общественный строй древних и средневековых племен Западной Сибири : межвуз. сб. науч. тр. Новосибирск : Изд-во НГПИ, 1989. С. 16–41.
42. *Сидоров Е.А.* Скотоводство лесостепного Приобья в I тыс. до н. э. // СА. 1989. № 3. С. 141–153.
43. *Ситников С.М., Васильев С.К., Кирюшин К.Ю.* Анализ фаунистических остатков с поселения Новоильинка III // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий : материалы Годовой сессии Ин-та археологии и этнографии СО РАН. 2007. Т. XIII. С. 363–366.
44. *Ситников С.М., Гельман Ю.И.* Новые материалы финальной бронзы Северной Кулунды // Сохранение и изучение культурного наследия Алтая : сб. науч. статей / под ред. Ю.Ф. Кирюшина и А.А. Тишкина. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2000. Вып. XI. С. 158–161.
45. *Татауров С.Ф., Шерстобитова О.С.* Городище Алексеевка XIX и некоторые проблемы территориально-хронологического соотношения красноозёрских древностей на территории Среднего Прииртышья // Этнокультурные процессы в Верхнем Приобье и сопредельных территорий в конце эпохи бронзы. Барнаул, 2008. С. 78–92.
46. *Тишкин А.А., Грушин С.П.* Комплекс разнокультурных археологических объектов на памятнике Телеутский взвоз-I в Алтайском Приобье // Наследие древних и традиционных культур Северной и Центральной Азии. Новосибирск, 2000. Т. III. С. 53–60.
47. *Троицкая Т.Н.* Кулайская культура в Новосибирском Приобье. Новосибирск : Наука, 1979. 125 с.
48. *Троицкая Т.Н.* Развитие скотоводства у племён Новосибирского Приобья в I тысячелетии до н.э. – V в. н.э. // Из истории Сибири. Томск, 1976. Вып. 21. С. 155–164.
49. *Федорчук А.С.* Роль присваивающей экономики в хозяйстве населения степного Обь-Иртышья в эпоху поздней бронзы // Этноистория и археология Северной Евразии: теория, методология и практика исследования : сб. науч. трудов / под. ред. А.В. Харинского. Иркутск ; Эдмонтон : Изд-во ИрГТУ, 2007. С. 98–99.
50. *Черников С.С.* Восточный Казахстан в эпоху бронзы. М. : Изд-во АН СССР, 1960. 285 с.
51. *Членова Н.Л.* Андроновские и ирменские погребения могильника Змеевка (Северный Алтай) // КССА. 1976. Вып. 147. С. 76–83.
52. *Шамшин А.Б.* Поселение Мыльниково – памятник финальной бронзы и переходного времени от эпохи бронзы к эпохе железа // Скифская эпоха Алтая : тезисы докладов к конференции. Барнаул, 1986. С. 100–103.

53. *Шамшин А.Б., Гальченко А.В.* Хозяйство населения Барнаульско-Бийского Приобья в эпоху поздней бронзы и в переходное время от бронзы к железу // Источники по истории Республики Алтай. Горно-Алтайск, 1997. С. 90–117.
54. *Шелякина А.С.* К вопросу о хозяйстве в лесном Прииртышье в I тыс. н. э. // Из истории Сибири. Томск, 1976. Вып. 21. С. 186–192.
55. *Сидоров Е.А.* Присваивающие виды хозяйственной деятельности населения лесостепного Приобья в I тыс. до н.э. // Экономика и общественный строй древних и средневековых племен Западной Сибири : межвуз. сб. науч. трудов. Новосибирск : Изд-во НГПИ, 1989. С. 16–40.
56. *Лаптев И.П.* Млекопитающие таёжной зоны Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1958. 252 с.
57. *Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Н.* Млекопитающие Советского Союза. М. : Высш. шк., 1961. Т. 1. 1000 с.
58. *Кириков С.В.* Промысловые животные, природная среда и человек. М. : Наука, 1966. 348 с.
59. *Хотинский Н.А., Алешинская З.В., Гуман М.А. и др.* Новая схема периодизации ландшафтно-климатических изменений в голоцене // Известия АН СССР. Сер. геогр. 1991. № 3. С. 30–42.
60. *Громова В.* История лошадей (рода Equus) в Старом Свете. Ч. 1: Обзор и описание форм // Труды ПИН. 1949. Т. 17, вып. 1. 374 с.
61. *Орлова Л.А.* Голоцен Барабы (стратиграфия и радиоуглеродная хронология). Новосибирск, 1990. 128 с.

Поступила в редакцию 09.04.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 127–140

doi: 10.17223/19988591/22/10

Michael M. Devjashin[1], Pavel A. Kosintsev[2]

[1]Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia
[2]Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

HOOFED MAMMALS OF THE MIDDLE AND LATE SOUTHEAST HOLOCENE OF WESTERN SIBERIA

The paper analyzes the composition and the structure of ungulates fauna in the south-east of Western Siberia in the Middle and Late Holocene. The investigative area includes the region between 72–92 ° E. and 58–50 °N. The research was based on original and published data concerning 17 911 bones of wild ungulates from 124 archaeological settlements.

The material dats back to radiocarbon and archaeological methods from the Subboreal (4600 y.a.) to the end of Subatlantic (250 y.a.). In all, there were identified 12 species of wild ungulates. Two species are predominate (roe – Capreolus pygargus; elk – Alces alces). Large ungulate fauna in Western Siberia developed through the extinction and decline of animal's habitats. Minimal changes occurred in the forest zone. The southern edge of reindeer distribution (Rangifer tarandus) in the late Holocene moved to the north. Significant changes occurred in the forest-steppe zone. In the historical period 4 of 9 species (Equus hemionus, Saiga tatarica, Gazella gutturosa, Cervus elaphus) reduced their habitats, and 2 (Bos primigenius, Equus ferus) were

extinct. In the steppe zone, 6 of 8 ungulates species (Equus hemionus, Sus scrofa, Alces alces, Capreolus pygargus, Ovis ammon, Gazella subgutturosa) reduced their area.

According to literature sources, in the second half of the Holocene there were no significant changes of the landscape in the region. The structure of the fauna has a distinct zonation, which coincides with the landscape zones. In historic time the major human impact on ungulate fauna was direct elimination. But it had no significant effect on the ungulates fauna, except for probable disappearance of aurochs.

In historical time, due to intensive agricultural activities, the forested area was reduced and the number of a new group of ungulates – domestic ones – greatly increased, and there appeared a new type of vegetation – distribution of cultivated plants. At the same time species which prefer open space reduced their habitats. That does not coincide with the character of landscape changes. Thus, with a high probability we can assume that the main factor in the processes of changing in species composition and habitat in the study area was human influence: direct elimination, replacement of wild animals by domestic ones and removal of wildlife habitats because of agricultural activities. The character of ungulate fauna reflects landscape zones. The forest zone is inhabited by elks whereas the forest-steppe zone – by roes and elks. In the steppe zone the number of other ungulates increases. The connection between relative abundance of species and environmental dynamics is not obvious.

Key words: *Ungulates; holocene; West Siberia; paleozoology; fauna.*

Received April 09, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 141–149

УДК 597.0/5-11
doi: 10.17223/19988591/22/11

П.А. Попов

Институт водных и экологических проблем СО РАН (г. Барнаул)

О ХАРАКТЕРЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ НА ТЕРРИТОРИИ ГОРНОГО АЛТАЯ

Приведена характеристика видового состава ихтиофауны в ряде озер и рек Горного Алтая и показано, что она свидетельствует об адаптивном характере расселения рыб в водоемах этой горной страны. В реках и озерах, расположенных на сравнительно больших высотах над уровнем моря, ихтиоценозы по числу входящих в них видов рыб бедны, а численность рыб низкая. Основная причина этого – сравнительно небольшая величина радиационного баланса и той части солнечной энергии, которая поглощается высокогорными водоемами. Существенную ограничивающую роль в формировании видового разнообразия ихтиоценозов играют небольшие размеры и модули стока рек, их высокие скорости течения и значительные уклоны, подвижность донного субстрата, отсутствие пойменной системы, промерзание отдельных участков с образованием наледей, короткий период открытой воды и ее низкие температуры, большое количество в воде минеральной взвеси, поступающей в водоемы в результате таяния снежников и ледников, слаборазвитая кормовая база рыб. Адаптивный характер распределения рыб в условиях Горного Алтая проявляется не только для той или иной озерно-речной системы в целом, но и в пределах одного озера или короткого отрезка реки. В целом, адаптивный характер распределения рыб в водоемах Горного Алтая следует учитывать при разработке стратегии охраны и спортивного лова рыб на территории этого региона Западной Сибири.

Ключевые слова: *Горный Алтай; ихтиоценоз; адаптация.*

Введение

Основы ихтиогеографического районирования бассейна р. Оби заложены в работах Б.Г. Иоганзена [1–3]. В них автор обосновал выделение бассейна этой реки в особый ихтиогеографический округ Ледовитоморской провинции Голарктики. В состав округа Б.Г. Иоганзен включил 10 участков: от Алтайского и Призайсанского – на юге, до Обской губы и Гыданского – на севере. Эта схема деления басссейна р. Оби по составу ихтиофауны используется в публикациях разных авторов и до настоящего времени [4–8].

Анализ указанных и многих других публикаций свидетельствует о зональном характере распределения ихтиофауны на территории Западной Сибири [3], что, как известно [9], присуще для распространения пресноводных рыб в целом. Вместе с тем в каждой ландшафтно-географической зоне видовой состав ихтиоценозов весьма не однороден, а мозаичен. Основная причи-

на этого известна и состоит в том, что состав ихтиоценоза зависит не только от того, в какой зоне расположен водоем, но и от особенностей комплекса условий абиотического и биотического характера, в которых формируется и существует конкретная гидроэкосистема. Применительно к бассейну Оби этот принцип сформулирован в работах Б.Г. Иоганзена [1–3]. Основные закономерности формирования и развития речного ихтиоценоза изложены в работах Г.В. Никольского [10–11].

Цель настоящей публикации – показать адаптивный (экологический) принцип распространения рыб в пределах того или иного зоогеографического участка на примере водоемов Горного Алтая. Система и латинские названия рыб приводятся в соответствии с «Атласом пресноводных рыб России» [12]. С целью сравнения нижеприведенной информации по разнообразию ихтиофауны водоемов Горного Алтая напомним, что в реках, озерах и водохранилищах Сибири в настоящее время обитает 96 пресноводных видов (включая подвиды) рыб, из которых 33 вида являются эндемиками Байкала; ихтиофауна бассейна Оби включает 52 вида рыб [8, 13].

Ихтиоценозы озер Горного Алтая

В самом большом и глубоком в пределах Алтайской горной страны – оз. Телецком, расположенном в таежном поясе на высоте 434 м над ур. м., обитает 13 видов рыб: таймень (*Hucho taimen* Pallas, 1773), ленок (*Brachymystax lenok* Pallas, 1773), телецкий сиг (*Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin, 1788), сиг Правдина (*C. pravdinellus* Dulkeit, 1949), сибирский хариус (*Thymallus arcticus* Pallas, 1776), щука (*Esox lucius* Linnaeus, 1758), сибирский елец (*Leuciscus leuciscus baicalensis* Dybowski, 1874), речной гольян (*Phoxinus phoxinus* Linnaeus, 1758), налим (*Lota lota* Linnaeus, 1758), окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), сибирский голец-усач (*Barbatulus toni* Dybowski, 1869), сибирский пестроногий подкаменщик (*Cottus altaicus* Kaschenko, 1899) и сибирский подкаменщик (*C. sibiricus* Warpachowski, 1889). Из Бии в озеро на нагул заходит только лещ (*Abramis brama* Linnaeus, 1758). Наиболее многочисленными видами рыб в озере являются в настоящее время телецкий сиг, сиг Правдина и налим. Крайне малочисленны в результате вылова ленок и таймень. Не достигают в озере высокой численности и виды рыб бореального равнинного фаунистического комплекса – щука, елец и др. Рыбопродуктивность озера по расчетным данным (исходя из величин кормовой базы рыб) на участках с глубинами до 50 м составляет 8,0 кг/га, от 51 до 150 м – 2,0, от 151 до 352 м – 0,2 кг/га [4]. Сравнительно высокое видовое разнообразие ихтиофауны озера связано с наличием в нем как типично олиготрофных участков (основная пелагиаль), так и участков с некоторыми чертами мезотрофности (Камгинский, Кыгинский и другие мелководные, относительно хорошо прогревающиеся в летний период заливы).

В преобладающих по числу на территории Горного Алтая высокогорных озерах, с их небольшой площадью водного зеркала, низкими температурами воды и коротким периодом вегетации, наличием температурной и плотностной стратификации, низкой минерализацией и др. [14–15], биоценозы состоят из небольшого числа видов и форм всех трофических уровней, а их продуктивность крайне низка [16]. Почти все озера этого типа безрыбны. Лишь в некоторых из них обитает в сравнительно небольшом числе хариус, нерест которого в указанных условиях происходит в первой половине июля при температуре воды в поверхностном слое 10–12°С, а линейный и весовой рост замедлен [17].

В озерах моренно-подпрудного происхождения, многие из которых (Кочурлинские, Шавлинские, Мультинские, Тальменье и др.) имеют значительную длину (от 2 до 5 км) и глубину (до 30–50 м) и по совокупности характеристик являются олиготрофными, обитает 3–5 видов рыб, численность которых невелика. Так, в исследованной нами [18] в 1993 г. системе Мультинских озер, расположенной на высоте от 1 720 (Ниж. Мультинское) до 1920 м над ур. м. (Верх. Мультинское), обитают лишь сибирский хариус, сибирский голец и сибирский подкаменщик. В оз. Поперечном рыбы не обнаружены, по всей видимости, в связи наличием на реке, соединяющей это озеро со Ср. Мультинским озером, водопада высотой 12 м. До 1968 г. в Ниж. и Ср. Мультинских озерах ловили ленка и налима, но, судя по данным опроса местных жителей, через 2–3 года после случившегося в указанный год пожара по правому берегу озерно-речной системы и сноса в воду большого количества веществ минерального и органического состава эти рыбы в озерах встречаться перестали.

В озерах Кара-Кудюрской и Чибитской систем, расположенных на водоразделе рр. Кубадру и Каракудюр на высоте 1 600–2 000 м над ур. м., наибольшими по площади водного зеркала являются 5 озер: Сорулукёль, Талдукёль, Чейбокёль, Узункёль и Балыктыкёль. По генезису озера ледниково-моренного типа, сравнительно глубокие, с низкими температурами воды в летний период, некоторые из них связаны друг с другом небольшими (по длине, ширине и глубине) реками [15–17]. Ихтиофауна озер состоит из 5 видов рыб. Из аборигенов это сибирский голец, сибирский подкаменщик и осман (*Oreoleuciscus potanini* Kessler, 1879), из акклиматизантов, вселенных в некоторые озера (Талдукёль, Сорулукёль, Узункёль, Балыктыкёль) в начале 70-х гг. XX в., – пелядь (*Coregomus peled* Gmelin, 1789) и муксун (*C. muksun* Pallas, 1814). Численность всех 5 видов рыб в озерах невелика. Многие озера этих систем безрыбны [16–17].

В олиготрофном, хотя и довольно мелководном (средняя глубина 7 м) и слабопроточном оз. Джулукуль, из которого берет начало основной приток оз. Телецкого – р. Чулышман, расположенном на юге Чулышманского плато на высоте 2 199 м над ур. м., нами [17] достоверно выявлено обитание лишь двух видов рыб – сибирского хариуса и османа. По данным [7], здесь обитают

сибирский голец и сибирский подкаменщик, но пестроногий подкаменщик не обнаружен. В сетных уловах из озера нередки крупные экземпляры хариуса и османа, однако суммарная ихтиомасса в озере невелика в связи с относительно слабым развитием в нем кормовой базы рыб. Имеются указания [7] на проявление в озере в зимний период отдельных лет заморных явлений.

Заметим, что оз. Джулукуль входит в территорию Алтайского биосферного заповедника и мониторинг состояния его биоценозов, включая рыб, весьма актуален.

В реках и озерах плоскогорья Укок (1 800–2 450 м над ур. м.), имеющих ярко выраженные черты олиготрофности, ихтиофауна представлена сибирским хариусом, османом, речным гольяном и сибирским гольцом. В реках и озерах плоскогорья с малым количеством минеральной взвеси отмечены все 4 вида [7, 16–17], в мутных – только осман. Хариус сравнительно многочислен лишь в оз. Белом, Укок, Кальджин-Коль, но и здесь за сутки в одну сеть длиной 35 м (с ячеей 45–50 мм) в конце июля попадалось в среднем 2 экз. этой рыбы. Осман наиболее многочислен в оз. Гусиное, Ак-Алаха. Гольян отмечен нами в реках и озерах плато, но в наибольшем числе – в мелких озеровидных расширениях с прозрачной водой, где он находит благоприятные условия для размножения и питания.

Ихтиоценозы рек Горного Алтая

В многочисленных малых реках Горного Алтая, небольших по протяженности, расходам воды и площади водосбора, в большинстве своем являющихся олиготрофными водотоками с высокими скоростями течения и низкими температурами воды в летний период, отсутствием поймы и низкими показателями развития (численность и биомасса) организмов автотрофного (фитопланктон и фитобентос) и гетеротрофного (зоопланктон и зообентос) уровней, обитает 5 видов рыб: сибирский хариус, речной гольян, сибирский голец, пестроногий и сибирский подкаменщики. Невысокое разнообразие ихтиофауны характерно для верхних и даже средних участков главных рек Горного Алтая – Бии и, особенно, Катуни, которые по совокупности параметров на большем своем протяжении также являются водотоками олиготрофного типа. В пределах верхнего и среднего участков Катуни достоверно обитает 11 видов рыб: ленок, таймень, хариус, елец, линь (*Tinca tinca* Linnaeus, 1758), речной гольян, сибирский голец, налим, окунь, пестроногий и сибирский подкаменщики. При этом только хариуса, ельца, налима и бычков можно отнести к сравнительно часто встречающимся (обычным) здесь рыбам. Но и их абсолютная численность невелика. Линь более века назад вселен в оз. Теньгинское (1 144 м над ур. м.), в котором немногочислен [19]. В это же озеро вселен и окунь, где периодически страдает от заморов [20]. Оба вида рыб в речных водах Верхней и Средней Катуни отсутствуют.

На нижнем участке Катуни – от с. Майма до устья, обитают 26 видов рыб: осетр (*Acipenser baerii* Brandt, 1869), стерлядь (*A. ruthenus* Linnaeus, 1758), ленок, таймень, нельма (*Stenodus leucichthys* Gueldenstaedt, 1772), хариус, щука, лещ, сазан (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758), золотой карась (*Carassius carassius* Linnaeus, 1758), серебряный карась (*Carassius auratus* Linnaeus, 1758), сибирский пескарь (*Gobio cynocephalus* Dybowski, 1869), верховка (*Leucaspius delineatus* Heckel, 1843), язь (*Leuciscus idus* Linnaeus, 1758), елец, речной гольян, озерный гольян (*Phoxinus (Eupallasella) percnurus* Pallas, 1814), плотва (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758), сибирский голец, сибирская щиповка (*Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925), налим, окунь, ерш (*Gymnocephalus cernuus* Linnaeus, 1758), обыкновенный судак (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758), пестроногий и сибирский подкаменщики. Из них лещ, сазан, верховка и судак, а также амурская экологическая форма серебряного карася (*Carassius auratus* Linnaeus, 1758) – вселенцы, зашедшие в Катунь из Оби. Золотой карась обитает в придаточных водоемах низовьев Катуни, откуда он был вселен в оз. Ая и Манжерокское и в которых, в отличие от сазана, во время заморных явлений не погиб [19]. Верховка обнаружена только в стоячих и хорошо прогреваемых небольших водоемах в нижнем течении р. Майма [7]. Линь живет в прудах у с. Подгорное, откуда выходит в большую воду в протоку, впадающую в Катунь [7].

Из перечисленных видов рыб на нижнем участке Катуни к сравнительно многочисленным можно отнести только сибирского ельца. Обычны здесь налим, окунь, ерш, подкаменщики и амурская форма серебряного карася. Менее многочисленны, но также обычны в уловах рыбаков-любителей лещ, судак и плотва. В районе островов на участке реки от с. Майма до с. Сростки и на устьевом участке обычна (но немногочисленна) щука. Ихтиопродуктивность сравнительно невелика даже на нижнем, наиболее развитом в гидробиологическом отношении участке Катуни и составляет от 5 до 15 кг/км протяженности реки, или 0,1–0,3 кг/га площади водного зеркала, при ширине реки 0,5 км [5]. Промысловый лов рыб в реке на всем ее протяжении не ведется в силу его нерентабельности из-за малочисленности рыб.

В бассейне р. Бии в настоящее время достоверно и постоянно обитают 25 видов рыб: стерлядь, ленок, таймень, нельма, хариус, щука, лещ, сазан, золотой и серебряный караси, сибирский пескарь, язь, сибирский елец, линь, речной гольян, озерный гольян, плотва, сибирский голец, сибирская щиповка, налим, окунь, ерш, судак, пестроногий и сибирский подкаменщики [7, 21]. В первой половине XX в., до зарегулирования Оби плотиной Новосибирской ГЭС, в Бии встречался в небольшом числе сибирский осетр. В настоящее время осетр в реке отсутствует. Стерлядь и нельма заходят в небольшом числе в низовья Бии из Оби. Редким видом в Бие является ленок, немногочисленным видом – хариус. Нет достоверных сведений о ранее предполагавшемся [22] выходе на нагул из оз. Телецкого в Бию и даже в р. Лебедь сига Правдина [7]. Из рыб-вселенцев лещ распространен по всей

Бие. Верховка многочисленна в пойменных озерах Бии и хорошо прогревающихся летом заливах в низовьях реки. Судак обитает в небольшом числе на всем протяжении Бии, но выше с. Турочак не отмечен. Промысловый лов рыбы в Бие не ведется. Объектами любительского рыболовства в этой реке являются лещ, елец, плотва, судак, окунь и ерш.

Заключение

Приведенная характеристика видового состава ихтиофауны в ряде озер и рек Алтая свидетельствует об адаптивном характере расселения рыб в водоемах этой горной страны. Прежде всего, обращает на себя внимание тот факт, что в реках и озерах, расположенных на сравнительно больших высотах над уровнем моря, ихтиоценозы по числу входящих в них видов рыб бедны, а численность рыб низкая. Основная причина этого – сравнительно небольшая величина радиационного баланса и той части солнечной энергии, которая поглощается высокогорными водоемами [23]. Существенную ограничивающую роль в формировании видового разнообразия ихтиоценозов играют небольшие размеры и модули стока рек, их высокие скорости течения и значительные уклоны, подвижность донного субстрата, отсутствие пойменной системы, промерзание отдельных участков с образованием наледей, короткий период открытой воды и ее низкие температуры, слабо развитая кормовая база рыб. По мнению [7], наличие физических преград – водопадов и участков с большой крутизной падения русла, играет существенную ограничивающую роль в распространении рыб вверх по течению рек Горного Алтая. Это явление хорошо прослеживается в верховьях Катуни (от с. Мараловодка и выше): в основной реке, скорость течения которой на этом отрезке высокая, но равномерная, а резкие перепады стока отсутствуют, обитает 7–8 видов рыб, а в бурных и каменистых притоках (рр. Сумульта, Быструха, Собачья, Тихая и др.) – лишь 3–4 вида (хариус, подкаменщики, на затишных участках – сибирский голец). Наличие непреодолимых для рыб физических преград рассматривается [7] в качестве основной причины полного отсутствия ихтиофауны в большом числе озерно-речных систем Горного Алтая, в частности в бассейне р. Чулышман.

В высокогорных озерах разнообразие таксономического состава рыб лимитировано, помимо малого количества поглощенной радиации, сравнительно большими во многих из них глубинами, коротким световым днем у дна и вегетационным периодом в целом, низкими температурами воды, малым количеством в воде биогенных элементов, невысокой степенью разнообразия и продуктивности биоценозов планктона и бентоса.

Фактором, существенно ограничивающим видовое разнообразие ихтиоценозов в ряде рек и озер Горного Алтая, является большое количество в воде минеральной взвеси, поступающей в водоемы в результате таяния снежников и ледников [7, 14, 19]. Это явление отмечено на разных высотах

и особенно ярко проявляется в верховьях рек, вытекающих из-под ледников. Так, в одном из наиболее крупных притоков Катуни – р. Чуе, снеговое и ледниковое питание которой составляет в сумме 49% [24], выявлено присутствие лишь хариуса, османа, речного гольяна, сибирского гольца и сибирского подкаменщика. В Катуни выше и ниже впадения в нее Чуи обитает 10 видов рыб.

Следует отметить, что адаптивный характер распределения рыб в условиях Горного Алтая проявляется не только для той или иной озерно-речной системы в целом, но и в пределах одного озера или короткого отрезка реки. Нередко приходится встречать хариуса, сибирского гольца или подкаменщиков на бурном участке реки в тени больших валунов или в ямах. В озерах рыбы в период летнего нагула предпочитают, как правило, наиболее продуктивную в кормовом отношении зону литорали, а в период зимовки – наиболее глубокие участки водоема.

Адаптивный (экологический) характер распределения видов и популяций рыб присущ, по сути дела, всем водоемам Сибири [25]. В условиях горных систем (Алтая, плато Путорана, гор Забайкалья и др.) это проявляется наиболее контрастно и убедительно. Выявление хотя бы основных закономерностей в данном процессе будет способствовать выработке наиболее эффективных мер по сохранению биоразнообразия и численности рыб.

Литература

1. *Иоганзен Б.Г.* Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. I. Зоогеография Сибири и место в ней бассейна реки Обь // Ученые записки Томского университета. 1946. № 1. С. 23–34.
2. *Иоганзен Б.Г.* Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. II: Эколого-географический очерк рыб бассейна реки Обь // Ученые записки Томского университета. 1947. № 3. С. 43–60.
3. *Иоганзен Б.Г.* Зональное и биотопическое распределение рыб в долине Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск : Наука, 1972. С. 270–291.
4. *Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., Кривощеков Г.М.* Рыбы Телецкого озера. Новосибирск : Наука, 1981. 159 с.
5. *Веснина Л.В., Журавлев В.Б., Новоселов В.А. и др.* Водоемы Алтайского края : биологическая продуктивность и перспективы использования. Новосибирск : Наука, 1999. 285 с.
6. *Экология* рыб Обь-Иртышского бассейна / под ред. Д.С. Павлова, А.Д. Мочека. М. : Т-во науч. изданий КМК, 2006. 596 с.
7. *Голубцов А.С., Малков Н.П.* Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М. : Т-во науч. изданий КМК, 2007. 164 с.
8. *Попов П.А.* Видовой состав и характер распространения рыб на территории Сибири // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, № 4. С. 451–463.
9. *Никольский Г.В.* О зональности продукционного процесса и биотических отношений в водоемах // Зоологический журнал. 1967. Т. 46, вып. 4. С. 463–471.
10. *Никольский Г.В.* Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953. С. 77–90.

11. *Никольский Г.В.* Рыбы бассейна Амура. М. : Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
12. *Атлас* пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова. М. : Наука, 2003. Т. 1. 378 с.; Т. 2. 252 с.
13. *Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кривощеков Г.М.* Рыбы Западной Сибири. Томск : ТГУ, 1984. 120 с.
14. *Кислицин И.П.* Типы озер Алтайского заповедника // Горы и человек: антропогенная трансформация горных экосистем. Барнаул : АлГУ, 2000. С. 66–68.
15. *Русанов Г.Г.* Озера и палеография Северного Алтая в позднем неоплейстоцене и голоцене. Бийск : БПГУ, 2007. 164 с.
16. *Попов П.А., Ермолаева Н.И., Киприянова Л.М., Митрофанова Е.Ю.* Состояние гидробиоценозов высокогорий Алтая // Сибирский экологический журнал. 2003. № 2. С. 181–192.
17. *Попов П.А.* Рыбы Горного Алтая – состояние численности, стратегия охраны // Изучение и охрана природы Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск, 2002. С. 115–116.
18. *Попов П.А., Попов Вл.А.* Биоценотическая характеристика Мультинских озер (Горный Алтай) // Сибирский экологический журнал. 1997. № 2. С. 185–190.
19. *Кучин А.П.* Флора и фауна Алтая. Горно-Алтайск : Кн. изд-во, 2001. 263 с.
20. *Маринин А.А., Маринина А.М., Малков Ю.П., Ушакова В.Г.* Озеро Теньгинское // Красная книга Республики Алтай. Особо охраняемые территории и объекты. Горно-Алтайск : ГАГУ, 2000. С. 147–151.
21. *Торопов А.В.* Рыбы-акклиматизанты реки Бии и их влияние на местную ихтиофауну // Региональные проблемы экологии и природопользования : материалы городской конференции молодых ученых и специалистов. Томск : Томский государственный университет, 2000. С. 35–36.
22. *Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э.* Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера // Сибирский экологический журнал. 1993. № 2. С. 64–69.
23. *Рянжин С.В.* Температура поверхности пресноводных озер Северного Полушария в зависимости от географической широты и высоты озера над уровнем моря // Доклады АН СССР. 1990. Т. 312, № 1. С. 209–214.
24. *Горный* Алтай / под общ. ред. В.С. Ревякина. Томск : Томский государственный университет, 1971. 251 с.
25. *Попов П.А.* Рыбы Сибири. Новосибирск : НГУ, 2007. 525 с.

Поступила в редакцию 29.11.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 141–149

doi: 10.17223/19988591/22/11

Petr A. Popov

Institute of Aquatic and Ecological Problems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russia

ON THE NATURE OF FISH DISTRIBUTION IN GORNY ALTAI

The information in this article about the characteristics of ichthyofauna composition in a number of lakes and rivers of Gorny Altay shows an adaptive nature of fish distribution in ponds of this mountain country. In rivers and lakes located at relatively high altitudes above sea level, ichthyocenoses are poor according to the number of their constituent species, and the number of fishe is low. The main reason for this is a

relatively small value of radiation balance and the part of the solar energy that is absorbed by high mountain reservoirs. A significant limiting role in the formation of species diversity of ichthyocenoses is played by small sizes and the modules of rivers, their high velocity and strong bias, the mobility of bottom substrate, the lack of floodplain system, localized icings freezing, a short period of open water and low temperatures as well as forage supply of fish. A significant role in limiting the spread of fish upstream is played by waterfalls and areas with great steepness of the stream. The presence of insurmountable physical barriers to fish is the main cause of total absence of fish in a large number of lakes and river systems in Gorny Altay. In alpine lakes, the taxonomic diversity of ichthyofauna composition is also limited by large depths, a short vegetation period, low water temperatures, a low quantity of nutrients in the water, a low degree of diversity and productive efficiency of biocenoses plankton and benthos. The factor that significantly restricts species diversity of ichthyocenoses in some rivers and lakes in Altai is a great number of mineral suspensions in water as a result of snowfields and glaciers melting.

The adaptive nature of fish distribution in the conditions of Gorny Altay is manifested not only in a particular lake-river system as a whole, but within a lake or a short length of a river. We often meet Thymallus arcticus Pallas, 1776, Barbatulus toni Dybowski, 1869 or Cottus altaicus Kaschenko, 1899 and C. sibiricus Warpachowski, 1889 in a rough river stretch in the shade of large boulders or in pits. In lakes, fish, during summer feeding, as a rule, prefer the most productive area of littoral zone on a forage basis, and during winter – the deepest parts of a water body. In general, the adaptive nature of fish distribution in the waters of Gorny Altay should be taken into account while developing a strategy for protection and sport fishing in the region of Western Siberia.

Key words: *Gorny Altai; fish; ichthyocenses; adaptation.*

Received November 29, 2012

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 150–159

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1
doi: 10.17223/19988591/22/12

Ю.В. Иванов, Ю.В. Савочкин

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва)

ИЗОФЕРМЕНТНЫЙ СОСТАВ СУПЕРОКСИДДИСМУТАЗ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*Pinus sylverstris* L.) ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ ДЕЙСТВИИ ИОНОВ ЦИНКА

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (Мероприятие 1.4 (Соглашение № 14.B37.21.2078) и Мероприятие 1.3.2 (Соглашение № 14.132.21.1309)).

Исследовали особенности изменений изоферментного состава супероксиддисмутаз в органах (корневая система, гипокотиль, семядоли, хвоя) сеянцев сосны обыкновенной, выращенных при хроническом воздействии $ZnSO_4$ в повышенных концентрациях (25, 50 и 150 мкМ). Установлена весьма высокая корреляция содержания цинка: в корневой системе, гипокотилях, семядолях и хвое сеянцев с испытанными концентрациями $ZnSO_4$. С помощью гель-электрофореза выявлено наличие трех изоформ супероксиддисмутаз в корневой системе и гипокотилях сеянцев и четырех изоформ – в семядолях и хвое сеянцев. Ингибиторным анализом установлена принадлежность всех выявленных изоформ супероксиддисмутаз к медь/цинксодержащим изоформам (Cu/Zn-СОД). Количественным анализом бэндов изоформ супероксиддисмутаз показано дифференциальное изменение их активностей при стабильном уровне общей ферментативной активности на фоне испытанных концентраций $ZnSO_4$.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris; цинк; супероксиддисмутаза; ингибиторный анализ; Cu/Zn изоформы.*

Введение

Супероксиддисмутазы (КФ 1.15.1.1) принадлежат семейству металлоферментов, катализирующих диспропорционирование супероксид-аниона до молекулярного кислорода и перекиси водорода [1]. В результате удаления избытка супероксид-аниона супероксиддисмутазами (СОД) предотвращается окисление биомолекул самим радикалом и его производными [2].

В растениях обнаружено три формы СОД в зависимости от типа переходного металла-кофактора активного центра фермента: Cu/Zn-СОД, Mn-СОД и Fe-СОД [1, 3]. Наиболее распространенными СОД в растениях являются Cu/Zn-содержащие изоформы (Cu/Zn-СОД), локализованные, главным об-

разом, в цитозоле. Fe-содержащие изоформы (Fe-СОД) типичны для хлоропластов, а Mn-содержащие (Mn-СОД) – для митохондрий растительной клетки [1, 3]. Однако точная субклеточная локализация различных типов изоформ СОД в клетках до сих пор изучена недостаточно [1, 2].

Большинство стрессоров способствует усилению образования супероксид-аниона в растительных клетках, которое, как правило, сопровождается увеличением активности СОД, необходимой для его нейтрализации [4, 5]. В последние десятилетия среди негативных факторов среды важную роль приобретает воздействие тяжелых металлов, увеличение доли добычи и выбросов которых создает угрозу стабильности естественных фитоценозов, в особенности лесных сообществ. С учетом того, что в Северном полушарии доминирующей растительностью являются представители отдела Хвойные, характеризующиеся высокой чувствительностью к атмосферному загрязнению [1], исследование механизмов их устойчивости является первостепенной научной задачей.

Ранее нами было показано, что сосна обыкновенная – типичный представитель хвойных бореальных лесов, на раннем этапе онтогенеза весьма чувствительна к воздействию тяжелых металлов, по сравнению с традиционными модельными объектами (*Arabidopsis thaliana* L., *Mesembryanthemum crystallinum* L., *Brassica napus* L. и др.), и отвечает на него дифференциальным изменением активности СОД в органах [6, 7]. С учетом того, что СОД выступают первой линией ферментативной защитной системы [3], а ее суммарная активность обусловливается вкладом различных типов изоформ, изучение индивидуальных изменений их активности в условиях действия тяжелых металлов представляется весьма важным. Принимая во внимание факт принадлежности ряда наиболее распространенных тяжелых металлов (например, меди и цинка) к группе необходимых для растений микроэлементов, в том числе входящих в состав активного центра изоформ СОД, изучение их влияния на изоферментный состав СОД особенно актуально.

Цель данной работы – изучение изменений особенностей изоферментного состава СОД и их активностей в органах сеянцев сосны обыкновенной в условиях постоянного действия повышенных концентраций цинка.

Материалы и методики исследования

Семена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) сбора 2010 г., предоставленные Учебно-опытным лесхозом Брянской государственной инженерно-технологической академии, проращивали в растворах 1,26 (контроль), 25, 50 и 150 мкМ $ZnSO_4$ в дистиллированной воде в соответствии с ранее описанной методикой [6]. После сброса семенной кожуры и развертывания семядолей сеянцы выращивали в камере фитотрона со световыми периодом 16 ч [8] на специально разработанной питательной среде [7, 9]. Смену растворов проводили каждые 5 сут. Эксперимент заканчивали по достижении сеянцами возраста 6 недель на этапе органогенеза, характеризующемся высокой

энергией роста хвои и интенсивным потреблением элементов минерального питания [6].

Содержание ионов цинка в органах сеянцев определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре «Формула ФМ400» («Лабист», Россия) после минерализации образцов в растворах концентрированных азотной и хлорной кислот [6].

Экстракцию супероксиддисмутазы (КФ 1.15.1.1) из органов сеянцев проводили в соответствии с ранее описанной процедурой [10] с некоторыми модификациями. В частности, для нейтрализации низкой pH клеточного сока в процессе экстракции использовали 0,1М карбонатный буфер (pH 10,3).

Электрофорез белковой фракции в нативном состоянии (ферментные препараты СОД) проводили в полиакриламидном геле по стандартной методике [11]. Для равномерной загрузки слотов при проведении гель-электрофореза СОД образцы выравнивали по содержанию белка методом, основанным на взаимодействии ионов Cu^{2+} с белками в щелочных условиях [12, 13]. Для визуализации изоферментов СОД после завершения электрофореза гель инкубировали в течение 30 мин в темноте в 50 мМ Трис-HCl буфере (pH 7,8), содержавшем 150 мкМ рибофлавина и 250 мкМ нитросинего тетразолия. После этого гель тщательно промывали дистиллированной водой и переносили под люминесцентные лампы (100 ± 10 мкмоль фотонов/$м^2 \cdot с^{-1}$), пока изоформы СОД не становились видимыми [14].

Для селективного ингибирования изоформ СОД гели перед визуализацией инкубировали в течение 20 мин в растворах 3 мМ KCN (ингибирование Cu/Zn-СОД), 20 мМ H_2O_2 (ингибирование Fe-СОД и Cu/Zn-СОД) [14] и 10 мМ NaN_3 (ингибирование Fe-СОД и Mn-СОД) [15].

По завершении процесса визуализации акриламидные гели сканировали с разрешением 800 dpi для количественной оценки активностей изоформ СОД (по уровню сигнала соответствующего бэнда) в специализированной программе обработки изображений «BioCapt» (Vilber Lourmat, Германия). При определении индивидуальной активности изоформы СОД за 100% принимали ее активность в соответствующем органе сеянца контрольной группы, а при определении суммарной активности – активность всех изоформ в органе сеянца контрольной группы.

Статистическую обработку результатов выполняли в программе Microsoft Excel 2003. Из каждой выборки исключали значения параметров, выходящие за рамки ±3σ. Итоговые значения, представленные в таблицах и на рисунках, являются средней арифметической величиной ± основная ошибка средней арифметической величины. Оценку существенности различий средних величин проводили с использованием t-критерия Стьюдента. Корреляционный анализ проводили на основании всех имеющихся экспериментальных данных за исключением отклоняющихся. Оценку коэффициентов корреляции проводили в соответствии со шкалой Чеддока.

Результаты исследования и обсуждение

При всех исследованных концентрациях $ZnSO_4$ наблюдалась значительная аккумуляция ионов цинка в корневой системе сеянцев сосны обыкновенной (табл. 1). Ранее максимальный уровень накопления ионов цинка в корневой системе отмечался нами при действии 50 мкМ $ZnSO_4$, в то время как при более высоких концентрациях (до 150 мкМ) он снижался [6]. Основную роль в этом играло сильное ингибирование цинком развития корневой системы, особенно боковых корней, которое в значительной мере устранялось выращиванием сеянцев на питательной среде оптимального состава [9]. Применение иного состава питательной среды для выращивания сеянцев в настоящей работе приводило к линейному увеличению содержания ионов цинка в корневой системе с ростом концентрации металла в питательном растворе (r = 0,96; t_r = 4,60).

Таблица 1

Содержание ионов цинка в органах сеянцев сосны обыкновенной, мкмоль/г сухой массы

Орган сеянца	$ZnSO_4$, мкМ			
	1,26	25	50	150
Корневая система	1,39 ± 0,14	15,27 ± 0,68	65,99 ± 6,33	112,26 ± 4,61
Гипокотиль	0,80 ± 0,03	2,58 ± 0,14	3,47 ± 0,16	10,17 ± 0,26
Семядоли	1,63 ± 0,05	4,50 ± 0,23	5,78 ± 0,38	11,22 ± 0,12
Хвоя	0,60 ± 0,02	1,17 ± 0,02	3,08 ± 0,24	6,33 ± 0,26

Особенности накопления и межорганной транслокации ионов цинка позволяют отнести сосну обыкновенную к группе типичных индикаторов, накапливающих ионы цинка в надземных органах пропорционально увеличению концентрации ионов металла в субстрате: гипокотили (r = 0,998; t_r = 20,66), семядоли (r = 0,99; t_r = 8,71), хвоя (r = 0,99; t_r = 9,21). При этом на порядок более высокое содержание ионов цинка в корневой системе сеянцев свидетельствует о ее ведущей роли в депонировании данного металла (табл. 1). Тем не менее ионы цинка проникают в надземные органы сеянцев и способны индуцировать развитие окислительного стресса.

С помощью гель-электрофореза в органах сеянцев сосны обыкновенной обнаружено несколько четко различимых изоформ СОД: три изоформы – в корневой системе и гипокотилях и четыре изоформы – в семядолях и хвое сеянцев. Им дана условная нумерация по возрастанию подвижности в акриламидном геле, т.е. наименее подвижная изоформа обозначена № 1, а наиболее подвижная – № 3 (в корневой системе и гипокотилях) и № 4 (в семядолях и хвое). Ингибиторным анализом (рис. 1) установлена их принадлежность к Cu/Zn-содержащим формам (Cu/Zn-СОД).

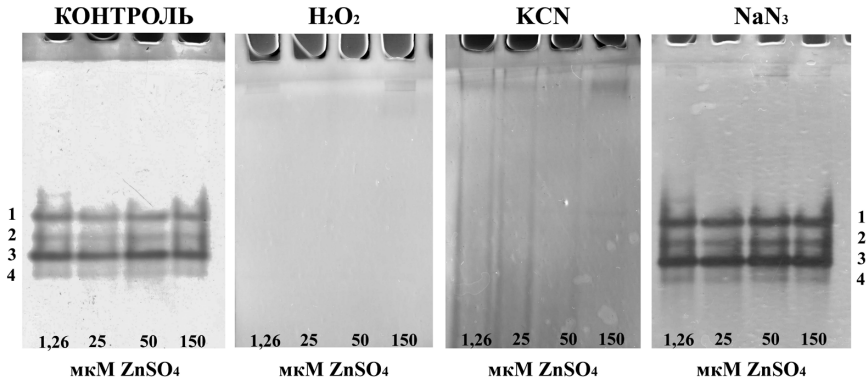


Рис. 1. Ингибиторный анализ изоферментов СОД (белковая фракция из хвои сеянцев)

Известно, что для сухих семян сосны обыкновенной характерно наличие четырех Cu/Zn-СОД, при этом легкомигрирующая в геле изоформа присутствует в очень малых количествах. Через 12 ч после начала насыщения водой прорастающие семена сосны характеризуются активностью СОД с таким же набором изоформ. Однако в течение последующих трех суток появляется новая слабомигрирующая изоформа СОД, которая исчезает к третьей неделе выращивания сеянцев. Так как данная изоформа не ингибируется цианидом калия и перекисью водорода, было сделано предположение о ее принадлежности к Mn-содержащим изоформам [1].

В наших экспериментах не обнаружено присутствия иных изоформ, кроме Cu/Zn-СОД (рис. 1, 2). В работе Wingsle с соавт. на хвое сосны обыкновенной 15-летнего возраста также было показано преобладание изоформ Cu/Zn-СОД, а активность Mn-содержащей изоформы оценивалась не более чем в 1–4% от общей активности СОД, что значительно затрудняло ее визуальную идентификацию [16]. На основании этого можно утверждать, что активность СОД в органах сеянцев сосны обыкновенной на раннем этапе онтогенеза обусловлена активностями Cu/Zn-СОД различной клеточной локализации. Подтверждением различий их клеточной локализации служит появление четвертой изоформы в ассимилирующих органах сеянцев (рис. 2), предположительно, хлоропластной локализации.

Ранее нами было показано, что наибольшей активностью СОД характеризуются ассимилирующие органы сеянцев [17]. Это также подтверждается результатами гель-электрофореза (рис. 2). Однако обнаруживаются значительные различия во вкладе активностей изоформ Cu/Zn-СОД в общую активность СОД в органах сеянцев. В частности, общая активность СОД в корневой системе в большей степени обусловлена изоформами № 1 и 3, в гипокотилях – № 1, в семядолях – № 3, а в хвое – № 3 и 1 (рис. 2).

Анализ активностей изоформ СОД в органах сеянцев, проведенный путем количественной оценки уровней сигнала соответствующих бэндов (табл. 2),

свидетельствует о дифференциальном характере их изменений при действии цинка в испытанных концентрациях. В то же время суммарная активность изоформ СОД во всех органах сеянцев оставалась практически неизменной.

Хроническое действие цинка в повышенных концентрациях приводило к более значительному изменению активности изоформы Cu/Zn-СОД № 2 в корневой системе сеянцев, по сравнению с изоформами № 1 и 3. Увеличиваясь в среднем на 28%, активность Cu/Zn-СОД № 2 достигала максимума при 50 мкМ $ZnSO_4$, по сравнению с контролем ($p = 0,05$; $t = 2,38$). Отметим, что активности изоформ № 1 и 3 в корневой системе сеянцев, вносящие основной вклад в общую активность СОД в данном органе (рис. 2), изменялись разнонаправленно. Активность изоформы № 1 в целом снижалась на 11%, а изоформы № 3 – увеличивалась на 17%. Максимальное увеличение активности изоформы № 3, по сравнению с контролем, регистрировалось при воздействии 150 мкМ $ZnSO_4$ ($p = 0,05$; $t = 2,55$) (табл. 2).

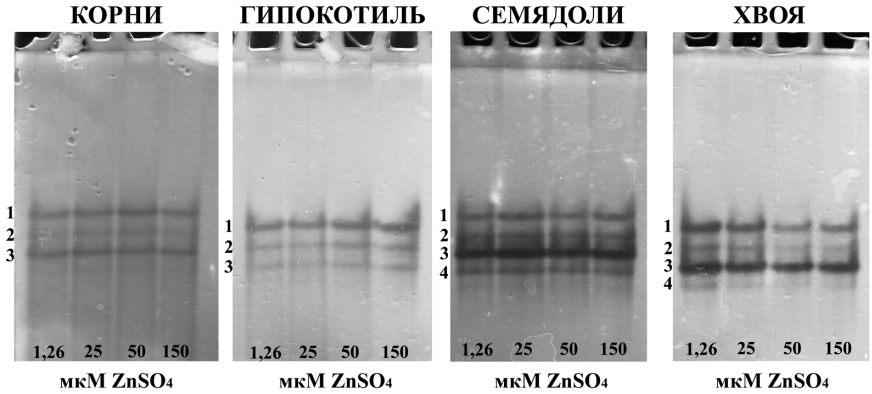


Рис. 2. Состав изоформ Cu/Zn-СОД в органах сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия цинка

В гипокотилях сеянцев наиболее выраженное изменение активности было характерно для изоформы № 3, которая увеличивалась, в среднем, на 42%. Для изоформы № 1, вносящей наибольший вклад в суммарную активность, было характерно снижение уровней сигнала бэндов на 20% при максимальной концентрации $ZnSO_4$ (табл. 2). Однако в связи с высокой вариабельностью активностей изоформ провести статистическую оценку их достоверности не представляется возможным ($p > 0,05$).

В ассимилирующих органах сеянцев, характеризующихся довольно стабильной общей активностью СОД при действии цинка [17], выявляется сложная регуляция активностей различных изоформ. В частности, в семядолях сеянцев активность изоформы № 4, предположительно хлоропластной локализации, возрастала при всех испытанных концентрациях $ZnSO_4$, в среднем, на 41% (табл. 2). Сопоставимое (на 26%) увеличение активности

было характерно и для изоформы № 3, вносящей основной вклад в общую активность СОД (рис. 2). При этом пик активности Cu/Zn-СОД № 3 регистрировался при воздействии максимальной концентрации $ZnSO_4$ ($p < 0,001$; $t = 35,22$). Для изоформ № 1 и 2 в семядолях сеянцев, напротив, была характерна тенденция к снижению активности в условиях воздействия ионов цинка. Активность изоформы № 1 снижалась, в среднем, на 11% ($p > 0,05$), а изоформы № 2 – на 21%. Наиболее достоверное снижение активности Cu/Zn-СОД № 2 происходило при 50 мкМ $ZnSO_4$ ($p = 0,05$; $t = 2,34$) (табл. 2).

Таблица 2

Активности изоформ Cu/Zn-супероксиддисмутаз в органах сеянцев сосны обыкновенной в условиях хронического действия ионов цинка, %

Орган сеянца	№ изоформы	$ZnSO_4$, мкМ			
		1,26	25	50	150
Корневая система	1	100	99,8 ± 9,8	85,0 ± 9,2	103,8 ± 10,7
	2	100	132,3 ± 20,4	135,0 ± 14,7	116,7 ± 16,2
	3	100	99,8 ± 12,9	113,8 ± 18,1	137,2 ± 14,6
	Σ 1–3	**100**	**104,5 ± 4,1**	**103,2 ± 6,4**	**113,0 ± 6,3**
Гипокотиль	1	100	121,5 ± 20,5	105,8 ± 18,6	80,7 ± 24,3
	2	100	111,8 ± 10,3	123,5 ± 7,6	116,8 ± 14,2
	3	100	93,3 ± 9,8	120,5 ± 33,5	156,0 ± 37,0
	Σ 1–3	**100**	**103,8 ± 9,5**	**100,7 ± 4,8**	**114,0 ± 8,8**
Семядоли	1	100	101,8 ± 3,1	78,8 ± 12,2	87,5 ± 13,1
	2	100	84,5 ± 13,8	77,5 ± 9,6	74,3 ± 29,2
	3	100	123,8 ± 14,0	122,0 ± 25,1	131,7 ± 0,9
	4	100	146,0 ± 30,0	146,5 ± 32,7	131,5 ± 23,6
	Σ 1–4	**100**	**101,5 ± 8,8**	**96,3 ± 11,5**	**110,0 ± 16,5**
Хвоя	1	100	98,4 ± 5,0	77,0 ± 8,9	85,0 ± 3,9
	2	100	83,7 ± 5,5	68,3 ± 6,0	83,6 ± 9,0
	3	100	110,6 ± 4,9	121,4 ± 4,1	127,0 ± 4,2
	4	100	66,1 ± 22,2	51,8 ± 12,5	83,9 ± 22,8
	Σ 1–4	**100**	**98,6 ± 4,1**	**93,3 ± 3,7**	**95,1 ± 5,1**

В отличие от других органов сеянцев, активности всех выявленных изоформ СОД характеризовались минимальной вариабельностью между сериями опыта, что позволило более четко оценить вклад индивидуальных изоформ в суммарную ферментативную активность. Отметим, что именно в хвое суммарная активность СОД практически не зависела от воздействия цинка в диапазоне концентраций до 150 мкМ [17]. Активность изоформы № 3, определяющей суммарную активность СОД в хвое, увеличивалась при всех испытанных концентрациях $ZnSO_4$: 25 ($p = 0,05$; $t = 2,18$), 50 ($p < 0,001$; $t = 5,22$) и 150 мкМ ($p < 0,001$; $t = 6,43$) (табл. 2), тогда как активности других изоформ СОД снижались. Значительное снижение активности было харак-

терно для изоформы № 4, в среднем на 33%, хотя минимальная ее активность отмечалась при 50 мкМ ($p = 0,01$; $t = 3,86$) (см. табл. 2). При воздействии 50 мкМ $ZnSO_4$ также регистрировались минимальные активности изоформ № 1 ($p = 0,05$; $t = 2,58$) и № 2 ($p < 0,001$; $t = 5,28$) (см. табл. 2).

Примечательно, что тенденции изменений активности изоформ № 4, локализованных, предположительно, в хлоропластах клеток, столь существенно различаются между семядолями и хвоей (см. табл. 2). Однако наблюдаемые изменения отчасти могут быть объяснены более высоким содержанием хлорофиллов *a* и *b* в семядолях сеянцев, по сравнению с хвоей [6].

В ряде исследований установлено, что хвоя сосен, произрастающих в зонах промышленного загрязнения, которая содержит повышенные концентрации ионов Cu, Pb, Zn, Ni и Cd, характеризуется более высокой активностью СОД, по сравнению с контрольной группой [18]. В то же время в исследованиях сеянцев и взрослых деревьев сосны обыкновенной, произрастающих при хроническом воздействии выбросов SO_2, не выявлено корреляции активности СОД со степенью воздействия промышленных выбросов [19]. Результаты настоящего исследования свидетельствуют о том, что даже при относительно стабильной активности СОД в органах растений при действии повреждающих факторов среды активности различных изоформ СОД могут существенно различаться.

Заключение

Особенности накопления и транслокации ионов цинка в надземных органах сеянцев сосны обыкновенной позволяют отнести ее к типичным индикаторам данного металла, содержание которого увеличивается пропорционально его концентрации в среде выращивания. Однако на этом фоне не происходит существенных изменений общей активности супероксиддисмутаз в органах сеянцев, которая обусловливается активностью Cu/Zn-содержащих изоформ. Корневая система и гипокотили сеянцев характеризуются наличием трех, а семядоли и хвоя – четырех изоформ Cu/Zn-СОД различной клеточной локализации. Воздействие цинка в широком диапазоне концентраций не приводило к изменениям их изоферментного состава ни в одном из исследованных органов. В то же время поддержание общей активности СОД на стабильном уровне обеспечивалось регуляцией активностей индивидуальных изоформ Cu/Zn-СОД.

Литература

1. *Streller S., Kromer S., Wingsle G.* Isolation and purification of mitochondrial Mn-superoxide dismutase from the gymnosperm *Pinus sylvestris* L. // Plant Cell Physiol. 1994. Vol. 35. P. 859–867.
2. *Karpinska B., Karlsson M., Schinkel H. et al.* A novel superoxide dismutase with a high isoelectric point in higher plants. Expression, regulation, and protein localization // Plant Physiology. 2001. Vol. 126. P. 1668–1677.

3. *Karpinski S., Wingsle G., Olsson O., Hallgren J-E.* Characterization of cDNAs encoding CuZn-superoxide dismutases in Scots pine // Plant Molecular Biology. 1992. Vol. 18. P. 545–555.
4. *Бараненко В.В.* Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. 2006. Т. 48, № 6. С. 465–475.
5. *Карташов А.В., Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В. и др.* Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 4. С. 516–522.
6. *Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В.* Сосна обыкновенная как модельный объект для изучения механизмов адаптации хвойных к действию тяжелых металлов. 1. Изменение морфометрических и физиологических параметров при развитии сеянцев сосны в условиях хронического действия цинка // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 5. С. 728–736.
7. *Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В.* Развитие сеянцев сосны обыкновенной и функционирование антиоксидантных систем в условиях хронического действия ионов свинца // Известия РАН. Сер. биол. 2013. № 1. С. 32–42.
8. *Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В.* Влияние длины светового дня на устойчивость сеянцев сосны обыкновенной к токсическому действию цинка // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2012. № 1(84). С. 99–104.
9. *Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В.* Влияние минерального состава и pH питательной среды на устойчивость сосны обыкновенной к токсическому действию ионов цинка // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 2. С. 257–267.
10. *Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В., Карташов А.В. и др.* Изучение индуцибельных и конститутивных механизмов устойчивости к солевому стрессу у гравилата городского // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 5. С. 692–698.
11. *Davis B.J.* Disc electrophoresis – II Method and application to human serum proteins // Annals of the New York Academy of Sciences. 1964. Vol. 121. P. 404–427.
12. *Smith P.K., Krohn R.I., Hermanson G.T. et al.* Measurement of protein using bicinchoninic acid // Anal. Biochem. 1985. Vol. 150. P. 76–85.
13. *Степанченко Н.С., Новикова Г.В., Мошков И.Е.* Количественное определение содержания белка // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 4. С. 624–630.
14. *Miszalski Z., Slesak I., Niewiadomska E. et al.* Subcellular localization and stress responses of superoxide dismutase isoforms from leaves in the C_3-CAM intermediate halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. // Plant, Cell and Environment. 1998. Vol. 21. P. 169–179.
15. *Yamano S., Maruyama T.* An azide-insensitive superoxide dismutase from a hyperthermophilic Archaeon, *Sulfolobus solfataricus* // J. Biochem. 1999. Vol. 125. P. 186–193.
16. *Wingsle G., Gardestrom P., Hallgren J-E., Karpinski S.* Isolation, purification, and subcellular localization of isozymes of superoxide dismutase from Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles // Plant Physiology. 1991. Vol. 95. P. 21–28.
17. *Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов Вл.В.* Сосна обыкновенная как модельный объект для изучения механизмов адаптации хвойных к действию тяжелых металлов. 2. Функционирование антиоксидантных ферментов в сеянцах сосны в условиях хронического действия цинка // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 1. С. 57–66.
18. *Pukacka S., Pukacki P.M.* Seasonal changes in antioxidant level of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles exposed to industrial pollution. II. Enzymatic scavengers activities // Acta Physiologiae Plantarum. 2000. Vol. 22. P. 457–464.
19. *Polle A., Eiblmeier M., Rennenberg H.* Sulphate and antioxidants in needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from three SO_2-polluted field sites in eastern Germany // New Phytol. 1994. Vol. 127. P. 571–577.

Поступила в редакцию 12.12.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 1 (22). P. 150–159
doi: 10.17223/19988591/22/12

Yury V. Ivanov, Yury V. Savochkin

K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

ISOZYMES COMPOSITION OF SCOTS PINE SEEDLING'S (*Pinus sylverstris* L.) SUPEROXIDE DISMUTASE UNDER CHRONIC EFFECT OF ZINC

The particularities of the superoxide dismutase isozyme's composition in organs (root system, hypocotyl, cotyledons, needles) of six-week-old Scots pine seedlings, grown under chronic effect of zinc (25, 50 and 150 uM) were investigated. The strong correlation between the zinc content in the root system, hypocotyls, cotyledons and needles of seedlings with $ZnSO_4$ concentrations, makes it possible to include Scots pine into the typical zinc indicators, whose content increases in proportion to its concentration in the growth medium. The leading role in the deposition of zinc ions belongs to the seedling's root system, the metal content in which a next-higher order than in the aerial parts of the seedlings. However, despite the increase in the zinc content in the seedling organs, no significant changes in total superoxide dismutase activity was observed. A comparative analysis of superoxide dismutase's activities in the seedling's organs shows most of their activity in assimilating organs, as evidenced by the results of gel electrophoresis. The presence of three isoforms of superoxide dismutases in the root system and the hypocotyls of seedlings and four isoforms – In cotyledons and needles of the seedlings were revealed. The inhibition assays (KCN, H_2O_2, NaN_3) shows the affiliation of all identified superoxide dismutase's forms to the copper/zinc-containing forms (Cu/Zn-SOD) of different cellular localization. The significant differences in the contribution of Cu/Zn-SODs activities in total superoxide dismutase activity in the seedlings organs were found. In particular, the total superoxide dismutase activity in the root system, to a greater degree, caused by isoforms № 1 and 3, in the hypocotyls – № 1, in the cotyledons – № 3, and in the needles – № 3 and 1. The analysis of the superoxide dismutase's activities in the seedlings organs, quantified by signal level of the corresponded bands, shows differential nature of their changes under the zinc ions action. At the same time, the total activity of superoxide dismutase's isoforms in all seedlings organs remained virtually unchanged, and the effect of zinc in a wide range of concentrations did not lead to changes in their isozyme composition in any organs of Scots pine seedlings.

Key words: *Pinus sylvestris; zinc; superoxide dismutase; inhibition assay; Cu/Zn-SODs.*

Received Desember 12, 2012

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 160–171

УДК 581.1
doi: 10.17223/19988591/22/13

И.С. Ковтун, М.В. Ефимова

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

ОСОБЕННОСТИ ПОДБОРА ПРАЙМЕРОВ КОНСТИТУТИВНОГО ГЕНА ДЛЯ ПРОВЕДЕНИЯ ПОЛИМЕРАЗНОЙ ЦЕПНОЙ РЕАКЦИИ ПОСЛЕ ОБРАТНОЙ ТРАНСКРИПЦИИ

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (12-04-90850-мол_рф_нр, 12-04-31500-мол_а).

При проведении исследований в области молекулярной биологии сложно обойтись без биоинформационного подхода. Биоинформатика является важным вспомогательным инструментом, умение использовать который значительно оптимизирует работу молодого ученого. Дано описание начальных этапов работы с базой данных NCBI и программой Vector NTI для самостоятельного поиска специфических последовательностей конститутивных и целевых генов и подбора праймеров к ним. Подобный объем работ у опытного исследователя не занимает много времени, однако для молодого ученого поиск последовательностей нуклеиновых кислот и праймеров может представлять значительную сложность. Данный этап работы является начальным при инициации молекулярно-биологических исследований. Ошибки и неопытность в работе могут привести к значительным временным и финансовым затратам. В представленной статье описывается пошаговый алгоритм действий, что может способствовать формированию общего представления о многофункциональности, значимости и масштабности использования биоинформационного подхода.

Ключевые слова: *праймеры; конститутивный ген; тубулин; ПЦР; ОТ-ПЦР; Vector NTI; NCBI.*

Введение

В настоящее время исследования в области физиологии растений не ограничиваются уровнем целого организма и клеток. Для проведения обстоятельного и многопланового исследования современная наука должна базироваться на методах молекулярной биологии. Биохимических, морфологических, биофизических и других методов становится недостаточно для описания и интерпретации ряда явлений и механизмов, происходящих в растительной клетке. Неотъемлемой составной частью многих молекулярных исследований является метод полимеразной цепной реакции (ПЦР). Он основан на способности фермента ДНК-полимеразы осуществлять амплификацию определенного участка ДНК *in vitro* при условии введения в состав

реакционного буфера всех необходимых компонентов (праймеры, раствор нуклеотидов, проба ДНК или кДНК) [1]. ПЦР широко используется в биологической и медицинской практике. ПЦР лежит в основе многих методов исследований, в частности метода полимеразной цепной реакции после обратной транскрипции (ОТ-ПЦР). ОТ-ПЦР характеризуется высокой чувствительностью и используется для относительной количественной оценки экспрессии генов на уровне мРНК.

Начальным этапом при подготовке постановки полимеразной цепной реакции является подбор праймеров к определенному гену, для успешной реализации которого необходим опыт работы с информационными базами данных, нуклеотидными последовательностями и владение основами методики подбора праймеров [2]. Наряду с подбором праймеров к целевым генам необходимо выбрать контрольный ген и праймеры к нему. В качестве контроля рекомендуется использовать ген или гены «домашнего хозяйства» (конститутивный ген), экспрессия которых является относительно постоянной вне зависимости от внешних условий, что позволит исследователю оценить изменение экспрессии целевых генов [3]. Несомненно, процедуру по подбору праймеров начинающий исследователь может доверить профессионалу или, еще проще, найти готовые последовательности в научной статье. Однако в последнем случае никто не может гарантировать достоверность и правильность опубликованных в статье последовательностей праймеров. Значительно упростить положение позволит освоение некоторых начальных подходов биоинформатики, не требующих финансовых вложений и особых навыков работы с компьютером.

В представленной статье рассматриваются основные принципы подбора праймеров для конститутивного гена, которые имеют ряд отличительных особенностей от методики выбора праймеров целевых генов.

Материалы и методики исследования

Для поиска последовательностей генов, к которым необходимо подобрать праймеры, удобно использовать биоинформационную базу данных NCBI. NCBI (National Center for Biotechnological Information, USA) – национальный центр биотехнологической информации, в числе прочего предоставляет сведения о структуре генома живых организмов – о нуклеотидных и аминокислотных последовательностях. Доступ к данному Интернет-ресурсу является неограниченным и бесплатным.

Для подбора праймеров и условий проведения ПЦР с ними использовали программу «Vector NTI 10». Для поиска праймеров для нескольких последовательностей генов использовали компонент программы «Vector NTI 10» – AlignX.

Оптимизировали условия проведения ПЦР на ДНК и кДНК из розеточных листьев трехнедельных растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. По-

сле выделения РНК [4] с помощью обратной транскрипции получали кДНК. Выделение ДНК проводили по модифицированной методике Dellaporta et al. [5]. Реакцию ПЦР проводили с помощью амплификатора Eppendorf, Mastercycler personal (Германия).

Результаты исследования и обсуждение

Для исследования влияния определенного фактора на экспрессию генов в большинстве случаев оценивают их транскрипцию на уровне мРНК методом полимеразной цепной реакции после обратной транскрипции. Известно, что молекулы РНК менее стабильны, чем молекулы ДНК, поэтому работа с РНК сопряжена с риском получения недостоверных результатов. Поэтому для исследования мРНК синтезируют ее ДНК-копии, которые могут быть использованы для проведения ПЦР. Чем больше ПЦР продуктов образовалось в результате реакции, тем больше мРНК исследуемого гена находилось в исходной пробе [6].

При проведении амплификации необходимо правильно подобрать праймеры – короткие нуклеотидные последовательности (18–22 п.о.), служащие затравкой для синтеза копий определенного фрагмента ДНК за счет наличия свободного 3′-конца [7]. Для постановки ПЦР необходимы 2 праймера – прямой (sense или forward) и обратный (antisense или reverse), – комплементарные противоположным концам разных цепей необходимого участка ДНК. После температурной денатурации молекулы ДНК фермент ДНК-полимераза, используя праймер в качестве затравки, синтезирует дочернюю нить ДНК, присоединяя нуклеотиды к 3′-концу комплементарно-матричной цепи.

Для наглядности представим последовательность действий при подборе праймеров для генов, кодирующих белок тубулин. Это гены домашнего хозяйства, продуктом которых является димер, состоящий из α- и β-цепей, отвечающих за построение микротрубочек [8]. Кодирование тубулина носит олигогенный характер. Поэтому подбор осуществляли таким образом, чтобы праймеры подходили к нескольким генам, кодирующим разные цепи данного белка, и для представителей семейства *Brassicaceae* – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh и *Brassica napus* L.

В базе NCBI – nucleotide находили последовательности мРНК целевых генов (рис. 1).

Далее необходимо найти кодирующие последовательности (рис. 2) и именно их в дальнейшем использовать как матрицы для подбора праймеров.

Начнем с поиска праймеров для одной нуклеотидной последовательности. В программе «Vector NTI 10» необходимо создать новую молекулу (File → Create new sequence → Using sequence editor DNA/RNA) (рис. 3).

Рис. 1. Интерфейс поискового окна NCBI. Информация о матричной РНК β-6 цепи тубулина *A. thaliana*

```
                    AFLHWYTGEGMDEMEFTEAESNMNDLVSEYQQYQDATADDEGEYEEDEDEEEILDH
ORIGIN
        1 ttacctttcc ctcttcttac tctttcataa ataaatccaa cttcttcact ctccacccgt
       61 ctcacttcct ctcctactcc ggtcgacgat tatcccaatc tcgccgggat tctcctctgc
      121 accataaaat agaagatgag agaaatcctt cacattcaag gtggtcaatg tgggaaccag
      181 attggttcca agttctggga agttgtatgt gatgagcatg gtattgatcc cactggtcgt
      241 tacgttggaa actctgatct gcagttggag cgtgtcaatg tttactataa cgaggcatcc
      301 tgcggaagat atgttccccg tgcaattctc atggatcttg agcctggtac tatggacagt
      361 gtcagaactg gaccttatgg tcaaatcttc aggcctgaca actttgtttt cgggcaatct
      421 ggtgctggaa acaactgggc taaagggcat tacactgaag gagctgagct tattgatgct
      481 gtactcgatg ttgtacgcaa agaggctgag aattgcgact gtcttcaagg tttccaagta
      541 tgtcactcac ttggtggagg caccgggtct ggaatgggaa ctctgctcat atctaagatc
      601 agggaagagt atcctgatag aatgatgctt acattttctg tcttcccatc accaaaggtc
      661 tctgacacag tggttgagcc atacaatgcg acactttcag ttcatcagct ggtggaaaat
      721 gctgatgagt gtatggtttt ggacaatgaa gccctttacg acatctgttt tagaacactt
      781 aagcttacca ctcctagctt tggtgatctg aatcatctta tctctgcaac catgagtgga
      841 gttacatgct gtcttaggtt cccgggtcag ctcaactctg atctgaggaa gctcgcagtg
      901 aacctcattc ctttccctcg tctccacttt ttcatggttg gttttgcccc tctcacctcc
      961 cgtgggtctc agcagtaccg tgcactcact gtccctgagc tgacccaaca gatgtgggat
     1021 tcaaagaaca tgatgtgcgc agcagacccg cgccacgggc ggtacctaac tgcctcggcc
     1081 atgttccgtg gcaagatgag cacaaaagaa gtggacgagc agatgataaa cgtacagaac
     1141 aaaaactctt cctactttgt ggaatggatt ccaaacaacg tgaagtcaag cgtctgtgac
     1201 atagctcccc gaggtctctc aatggcatcg acatttattg ggaattccac atcgatccaa
     1261 gagatgttta ggcgggtgag cgagcagttc actgctatgt tcaggaggaa agctttcttg
     1321 cattggtaca caggtgaagg aatggacgag atggagttta ctgaagctga gagcaacatg
     1381 aacgatctag tctcagagta ccagcaatac caagacgcaa ctgcagatga cgaaggcgag
     1441 tatgaagaag acgaggatga agaagagata ttggatcatg agtgagtgaa aagagctgat
     1501 attaccgatt tttaaatacc tctcttatct tcttttcgtt tggtcggtat atgtttattg
     1561 agtttcatgt attgtttgtg atggtctgtg tgtaatagtg aggtcggatc taaactttta
     1621 tgcgtggttt ttatatgaaa ttgtccattg tggtttttta tgctcttcct acttcaatta
     1681 attggtttca caattt
//
```

Рис. 2. Кодирующая последовательность целевого гена

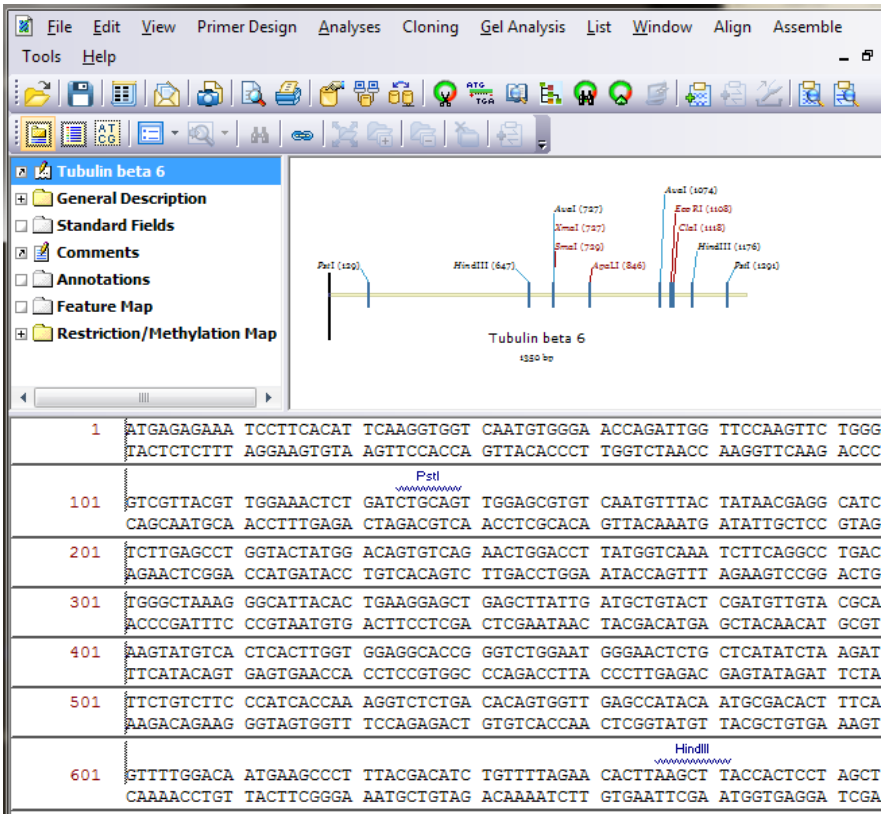


Рис. 3. Конструирование молекулы в программе «Vector NTI 10»

Далее выделить область в последовательности, для которой необходимо подобрать праймеры и приступить к их моделированию (Primer design → Find PCR primers inside selection). В результате появится диалоговое окно, где можно задавать необходимые условия поиска праймеров – температура отжига, длина продукта, длина праймеров, качественное и количественное соотношение нуклеотидов, разница температур плавления каждой пары [9] и другие показатели (рис. 4).

Длину продукта рекомендуется выбирать в диапазоне от 200 до 600 нуклеотидов, температуру отжига от 56 до 68°C, разница температур отжига до 2°C, длина праймеров от 18 до 25 нуклеотидов. В программе заложены стандартные настройки, которые исследователь может подкорректировать. Необходимо учитывать, что наличие повторяющихся подряд нуклеотидов (четырех G, C и трех A, T) нежелательно и на 3′-конце должен находиться аденин или тимин.

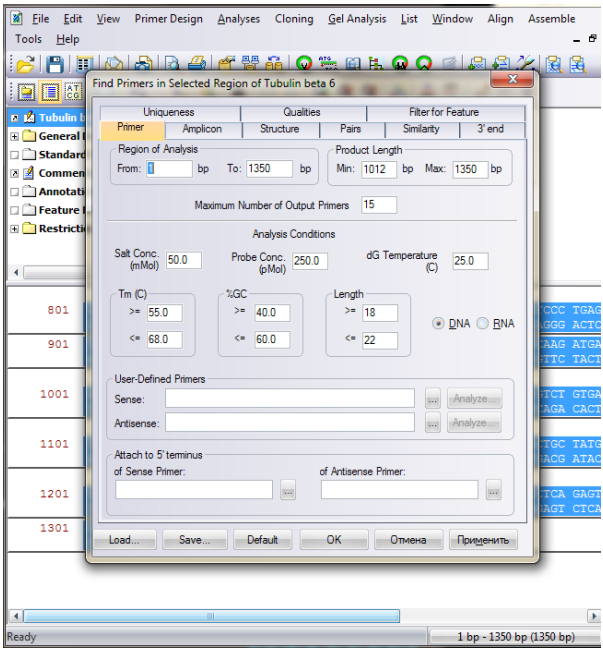


Рис. 4. Диалоговое окно программы «Vector NTI 10»
для программирования условий поиска праймеров к целевому гену

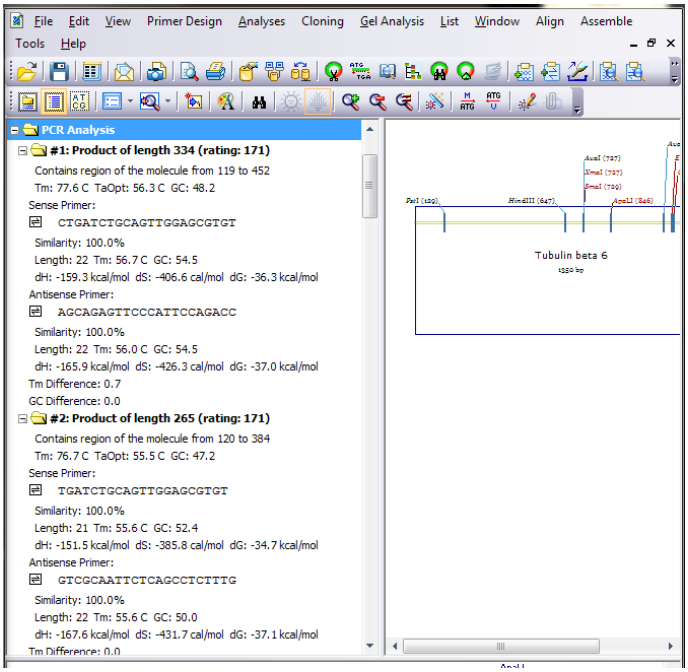


Рис. 5. Анализ продуктов, предложенных программой «Vector NTI 10»

Результатом поиска программы будет список предлагаемых продуктов, расположенных в порядке уменьшения их рейтинга (рис. 5). Рейтинг вычисляется автоматически и отражает соответствие задаваемым параметрам. Самый высокий рейтинг – 171, допустимая граница – 140. В случае если рейтинг ниже 140, то высока вероятность того, что праймеры использовать нельзя.

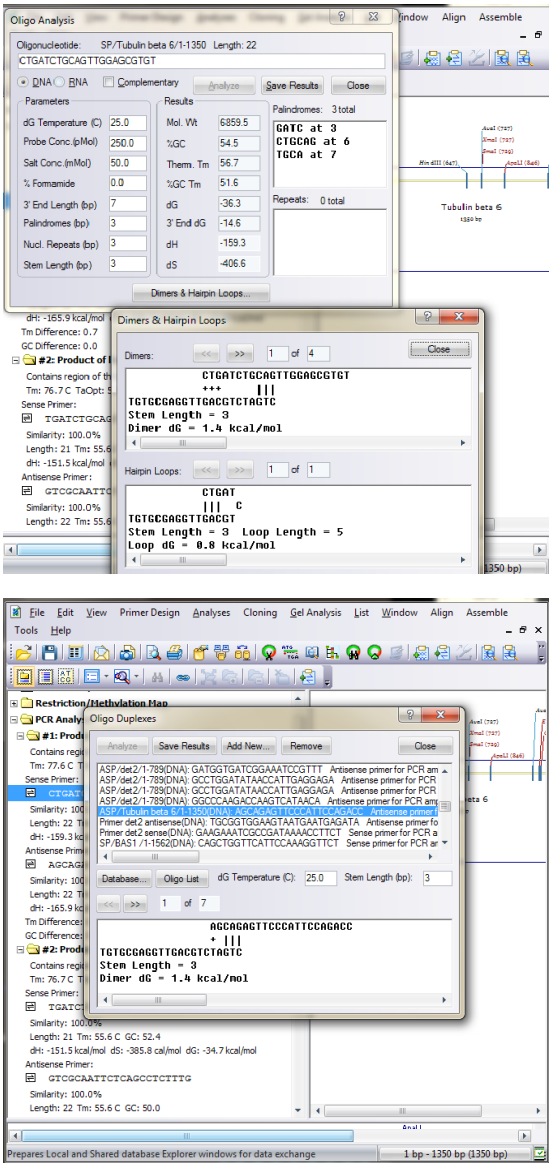


Рис. 6. Анализ термодинамических свойств праймеров в программе «Vector NTI 10»

После того, как будет выбрана подходящая пара праймеров, ее необходимо проверить на возможность образования шпилек, димеров (Analyses-Thermodynamic properties-Dimers and loops), дуплексов (Analyses-Oligo duplexes), предварительно добавив оба праймера в список олигонуклеотидов (правой кнопкой мыши щелкнуть по праймеру, затем включить его в список (Add selection to oligo list) (рис. 6).

Основным критерием отбора праймеров в данном случае является величина энергии Гиббса (dG), при этом dG не должна быть отрицательной. Проверка и отбор праймеров по этому критерию значительно снизит вероятность получения некорректных результатов при проведении ПЦР.

При работе с разными растительными объектами или, как в данном случае, с последовательностями, кодирующими разные цепи белка тубулина, появляется необходимость подбора праймеров для нескольких последовательностей сразу. При этом процедура подбора незначительно изменяется. Анализ проводится с помощью компонента программы «Vector NTI 10» – AlignX (Align-AlignX-Align selected molecules), куда необходимо скопировать исследуемые последовательности, присвоив им определённые имена (рис. 7).

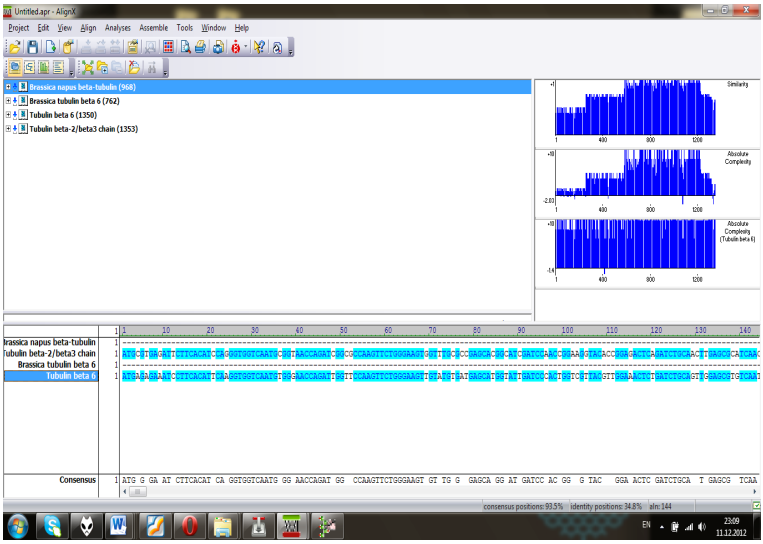


Рис. 7. Интерфейс AlignX

На следующем этапе необходимо выделить сравниваемые последовательности и на панели инструментов выбрать Align using profile. После проведения операции программа предложит выровненные последовательности, степень совпадения нуклеотидов в которых обозначается цветом (желтый – полное совпадение, голубой и зеленый – неполное и белым – отсутствие совпадений) (рис. 8).

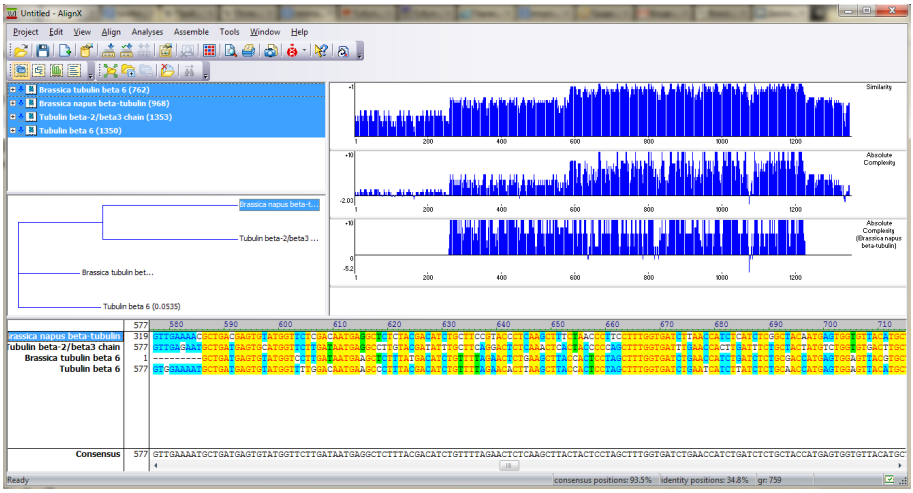


Рис. 8. Сравнение нуклеотидных последовательностей в окне AlignX

Далее нужно подбирать различные варианты праймеров так, чтобы их концы выпадали на участки, последовательность нуклеотидов в которых одинакова для всех анализируемых последовательностей. Желательно, чтобы и внутри последовательности праймера вариабельность была минимальной.

Чтобы праймеры подходили ко всем анализируемым последовательностям, можно сделать их вырожденными, для этого необходимо согласно табл. 1 заменить буквы в последовательности праймера.

Таблица 1

Замена буквенных обозначений нуклеотидов при подборе вырожденных праймеров

Буквенное обозначение нуклеотида при замене	Буквенное обозначение нуклеотида	Буквенное обозначение комплементарной пары нуклеотида
A	A	T в ДНК, U в РНК
C	C	G
G	G	C
T или U	T в ДНК, U в РНК	A
M	A или C	K
R	A или G	Y
W	A или T	W
S	C или G	S
Y	C или T	R
K	G или T	M
V	A или C или G	B
H	A или C или T	D
D	A или G или T	H
B	C или G или T	V
X или N	A или C или G или T (U)	Любой

После проведения всех манипуляций мы остановились на четырех парах вырожденных праймеров для тубулина (табл. 2).

Таблица 2

Подобранные пары праймеров для тубулина

Название гена		Праймеры	Длина продукта, п.о.
Tubulin	1	sense – CTTTGGTGATYTKAAYCA antisense – TRAAYTCCATCTCGTCCAT	563
	2	sense – CTTTGGTGATYTKAAYCA antisense – AGCYTTYCTCCTGAACAT	517
	3	sense – CTGTCTKMGKTTCCCKGGT antisense – TRAAYTCCATCTCGTCCAT	512
	4	sense – CTGTCTKMGKTTCCCKGGT antisense – AGCYTTYCTCCTGAACAT	466

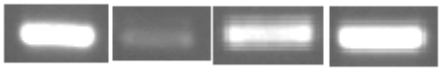
Для анализа выбранных праймеров нужно использовать «Vector NTI 10» (Analyses-Thermodynamic properties). Температуру отжига можно определить в программе «Vector NTI 10» или подсчитать по формуле 4(G+C)+2(A+T), где G, T, A, C – буквенные обозначения нуклеотидов. При этом из-за вырожденности учитывали максимально и минимально возможную температуру отжига для каждой последовательности (табл. 3).

Таблица 3

Условия проведения процедуры отжига праймеров

Название последовательностей	Температура отжига, °C		Название праймеров	Температура и время отжига для пары праймеров
	min	max		
Tubulin 1S	46	52	Tubulin 1	52°C, 15 с
Tubulin 1AS	52	56	Tubulin 2	50°C, 15 с
Tubulin 3S	56	64	Tubulin 3	57°C, 15 с
Tubulin 4AS	50	54	Tubulin 4	56°C, 15 с

Таким образом, нами был проведен теоретический анализ подбора праймеров и условий их функционирования для постановки ПЦР. После осуществления всех манипуляций необходимо на практике выявить наиболее удачную пару праймеров. Образцы кДНК растений очень сложно синтезировать, по этой причине условия проведения ПЦР отрабатывают на геномной ДНК. Проводится это путем постановки ряда ПЦР, подстраивая температуру, время отжига и синтеза в зависимости от длины праймеров и продукта реакции (рис. 9).



Tub1 Tub2 Tub3 Tub4

Рис. 9. Результаты электрофореза в агарозном геле для проверки качества подобранных праймеров для гена тубулина *Arabidopsis*

В результате анализа, судя по качеству получившихся продуктов, наиболее удачным будет использование праймеров Tubulin 1 или Tubulin 4. Их можно использовать в исследованиях кДНК. Однако не стоит забывать о том, что по качеству праймеров и длине продукта можно только предположить об амплификации участка кДНК или ДНК целевого гена, тогда как подтверждение этого можно получить только после секвенирования извлеченного из геля продукта и сравнения сиквенса с последовательностью гена в базе данных NCBI.

Заключение

Таким образом, описан пошаговый алгоритм действий при осуществлении работ по поиску нуклеотидных последовательностей генов и подбору праймеров к ним. Описание проводилось на конкретном примере с использованием последовательностей генов конститутивного белка тубулина для разных растительных объектов. Приведенная последовательность действий при подборе праймеров не является эталонной и основана на личном опыте авторов. Описанных базовых навыков вполне достаточно для успешного подбора праймеров начинающим исследователем, впервые столкнувшимся с необходимостью проведения молекулярных исследований. Однако для оптимизации работы и расширения знаний в этой области необходимо не только анализировать современные источники литературы, но и изучать появляющиеся Интернет-ресурсы и вспомогательные биоинформационные программы.

Литература

1. *Saiki R.K., Scharf S., Faloona F. et al.* Enzymatic amplification of beta-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia // Science. 1985. Vol. 230 (4732). P. 1350–1354.
2. *Лысенко Е.А.* Современные методы молекулярной биологии: Полимеразная цепная реакция. Стратегия подбора праймеров для анализа экспрессии генов. М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. С. 75–96.
3. *Классическая* и молекулярная биология. URL : molbiol.ru
4. *Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Д.* Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М. : Мир, 1984. 479 с.
5. *Dellaporta S.L., Wood J., Hicks J.B.* A plant DNA minipreparation: version II // Plant Molecular Biology Reporter. 1983. Vol. I (4). P. 19–21.

6. *Кравцов А.К., Кузнецов В.В.* Современные методы молекулярной биологии: Определение относительного содержания транскриптов генов растений с помощью ОТ-ПЦР. М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. С. 158–167.
7. *Kleppe K.* Studies on polynucleotides. Repair replications of short synthetic DNA's as catalyzed by DNA polymerases // Molecular Biology. 1971. Vol. 56. P. 341–361.
8. *Williams R.C., Shah C., Sackett D.* Separation of tubulin isoforms by isoelectric focusing in immobilized pH gradient gels // Analytical Biochemistry. 1991. Vol. 275 (2). P. 7–265.
9. *Wu D.Y., Ugozzoli L., Pal B.K., Qian J., Wallace R.B.* The effect of temperature and oligonucleotide primer length on the specificity and efficiency of amplification by the polymerase chain reaction // DNA Cell Biology. 1991. Vol. 10. P. 233–238.

Поступила в редакцию 11.12.2012 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 160–171

doi: 10.17223/19988591/22/13

Irina S. Kovtun, MarinaV. Efimova

Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

FEATURES OF PRIMER DESIGN FOR CONSTITUTIVE GENE IN REVERSE TRANSCRIPTION POLYMERASE CHAIN REACTION

Present-day science must base on molecular biology methods to conduct detailed and multifaceted researches. Biochemical, morphological, biophysical and other methods are not enough for description and interpretation of phenomena and mechanisms that occur in a plant cell. The polymerase chain reaction (PCR) is an integral part of many molecular investigations. The PCR is the basis of many research methods, in particular, of reverse transcription polymerase chain reaction (RT-PCR). RT-PCR is characterized by high sensitivity and is used for relative quantitative assessment of gene expression on mRNA level. The initial phase while preparing to carry out the polymerase chain reaction is the primer design for specific gene. For successful realization of this process it is necessary to have some experience in work with information databases, nucleotide sequences and primer design. Also, it is necessary to find primers not only for specific genes but also for control gene. As a means of control, it is recommended to use the «housekeeping» gene or genes (constitutive gene), the expression of which is relatively constant regardless of external conditions. This fact will help to assess the change of expression of the target genes. This scope of work doesn't take a researcher a lot of time, but for a young explorer this search of nucleic acid sequences and primers can present a significant challenge. Wherewith, especially this phase of work is the initial stage of the initiation of molecular biological studies. All mistakes and inexperience could bring a great time and financial costs. In the present article a step-wise sequence of actions when searching for nucleotide sequences of genes and primer design to them are described, which may contribute to a general idea of the versatility, value and scope of bioinformatics approach. The description is made on a specific example using gene sequences of the constitutive protein tubulin of different plant objects. Described basic skills are quite enough for a young researcher to make a successful primer design, who has encountered the need for molecular studies for the first time.

Key words: *primers; constitutive gene; tubulin; PCR; RT-PCR; Vector NTI; NCBI.*

Received December 11, 2012

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 172–178

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.394
doi: 10.17223/19988591/22/14

А.С. Мочалов[1], И.И. Гуреева[2], Н.И. Науменко[1]

[1]Курганский государственный университет (г. Курган)
[2]Томский государственный университет (г. Томск)

ПТЕРИДОФЛОРА УРАЛА. II. Ареалы папоротников Урала

Исследование проведено при финансовой поддержке ФЦП
«Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг.
(соглашение № 14.B37.21.0184).

Приведены результаты хорологического анализа птеридофлоры Урала. С использованием хориономического подхода выявлены тип, подтип и группа ареала всех 42 видов уральских папоротников. Ареалы папоротников Урала относятся к 5 типам ареалов – семикосмополитному, голарктическому, голарктическо-голантарктическому, североамерикано-европейскому и евразийскому и к 5 поясно-зональным группам: азональной, равнинно-горно-лесной, горно-лесной, высокогорной и аркто-высокогорной. Показано, что основу исследуемой птеридофлоры формируют голарктические виды со значительными дизъюнкциями в ареале, что связано с преимущественно горным происхождением папоротников. Видов с западными границами ареалов в птеридофлоре Урала нет. Восточная граница ареала Botrychium matricariifolium находится в Предуралье. По восточному макросклону Урала проходит восточная граница ареала 3 видов папоротников: североамерикано-европейских Woodsia alpina и W. gracilis и малоазиатско-европейского вида Cryptogramma crispa.

Ключевые слова: *папоротники; ареалы видов; птеридофлора; Урал.*

Птеридофлора Урала и сопредельных территорий включает 42 вида и 5 межвидовых гибридов папоротников из 18 родов и 12 семейств [1]. При хорологическом анализе птеридофлоры нами использован хориономический подход, основанный на том, что каждый вид тяготеет к своему фитохориону (единице районирования) – флористическому царству, области и т.д.; совпадение распространения вида с определенными фитохорионами и дает название ареалу. По мнению А.В. Положий [2], при сравнительном изучении ареалов видов следует различать тип, подтип и группу ареала. Тип ареала устанавливается на широкой географической основе, выделяются виды, свойственные всему полушарию (например, голарктический) или определенным географическим районам (евразийский, североамерикано-азиатский, азиатский). Подтип ареала характеризует более узкую географическую приуроченность в

пределах типа ареала и выделяется с учетом распространения видов на конкретной территории. Группа ареала характеризует приуроченность вида к определенной зоне или поясу растительности. При анализе учитывались как наблюдения авторов, так и литературные данные по распространению видов и опубликованные карты ареалов [3–15]. Выявленные гибриды в анализ не включались.

Ареалы папоротников Урала относятся к 5 типам – семикосмополитному, голарктическому, голарктическо-голантарктическому, североамерикано-европейскому и евразийскому (рис. 1).

Рис. 1. Спектр типов и подтипов ареалов папоротников Урала.
1–5 – типы ареала: *1* – голарктический; *2* – евразийский;
3 – голарктическо-голантарктический; *4* – североамерикано-европейский;
5 – семикосмополитный

1. Голарктический тип. Среди папоротников Урала с голарктическим типом ареала можно выделить 5 подтипов ареала.

1.1. Собственно голарктические виды без значительных дизъюнкций в ареале. Виды этого подтипа встречаются преимущественно в лесной зоне умеренного климатического пояса или в лесном поясе горных систем более низких широт. К этой группе относятся 6 уральских папоротников: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et A. Jermy, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt и *Thelypteris palustris* Schott.

1.2. Собственно голарктические виды со значительными дизъюнкциями в ареале. К этому подтипу принадлежат виды, ареал которых состоит из небольших участков, находящихся в пределах Северного полушария. Из уральских папоротников это 11 видов: *Botrychium lanceolatum* (S.G. Gmel.) Ångstr., *Asplenium ruta-muraria* L., *A. viride* Huds., *Cystopteris dickieana* R. Sim., *C. montana*

(Lam.) Desv., *Polypodium vulgare* L., *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée, *P. lonchitis* (L.) Roth, *Woodsia glabella* R. Br., *W. ilvensis* (L.) R. Br. и *Salvinia natans* (L.) All.

1.3. Западноамерикано-европейско-южносибирский подтип голарктического ареала имеет 1 вид – *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., распространенный в горных системах запада Северной Америки, Европы, на Урале и в Южной Сибири.

1.4. Восточноамерикано-европейско-южносибирский подтип объединяет виды, встречающиеся в основном на востоке Северной Америки, в Европе и в горах Южной Сибири. К нему относятся 6 видов: *Ophioglossum vulgatum* L., *Asplenium trichomanes* L. subsp. *quadrivalens* D.E. Meyer, *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *D. cristata* (L.) A. Gray, *D. filix-mas* (L.) Schott.

1.5. Западноамерикано-североазиатско-североевропейский подтип голарктического типа объединяет виды, распространенные на западе Северной Америки, в Северной Азии (на юге – до Северного Китая и Монголии) и заходящие в Европу, преимущественно в северо-восточные её районы. Иногда они изолированно встречаются в Северной Скандинавии и Гренландии. Из уральских папоротников к этому подтипу относятся 4 вида: *Botrychium boreale* Milde, *Cryptogramma stelleri* (S.G. Gmel.) Prantl, *Dryopteris fragrans* (L.) Schott и *Gymnocarpium continentale* (V. Petr.) Pojark.

2. Евразийский тип ареала объединяет виды, распространенные в пределах Евразии. В евразийском типе ареала для папоротников Урала мы различаем два подтипа. Первый подтип объединяет 5 собственно евразийских таксонов папоротников: *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page, *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata, *Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde и *Woodsia heterophylla* (Turcz. ex Fomin) Schmakov. Распространение *Cryptogramma crispa* (L.) R. Br. ex Richardson в Турции, Афганистане, Пакистане и Иране позволяет отнести этот вид к малоазиатско-европейскому подтипу.

3. Голарктическо-голантарктический тип ареала. Мы сочли возможным таким образом охарактеризовать виды, в основном обитающие в Голарктике, но имеющие фрагменты ареала в Южном полушарии – на крайнем юге Южной Америки, Африки, Австралии и в Новой Зеландии. Среди уральских папоротников к этому типу относятся 3 вида: *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *B. multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr. и *B. virginianum* (L.) Sw.

4. Североамерикано-европейский тип ареала объединяет виды, распространенные в Северной Америке и Европе, эти виды не встречаются в горах Южной Сибири и имеют на Урале восточную границу ареала. Североамерикано-европейский тип включает 2 подтипа:

4.1. Собственно североамерикано-европейский подтип объединяет 2 вида, встречающихся в Европе, на западе и востоке Северной Америки. Это *Woodsia alpina* (Bolt.) S.F. Gray и *W. gracilis* (Lawson) Butters.

4.2. Восточносевероамерикано-европейский подтип североамериканоевропейского типа ареала объединяет виды, обитающие на востоке Северной Америки и в Европе. Из уральских папоротников это *Botrychium matricariifolium* (Retz.) A. Br. ex Koch. Весьма близок к этому подтипу ареал *Gymnocarpium robertianum*, но единичные находки вида на Алтае и в Сибири [14] служат основанием для характеристики его как восточноамерикано-европейско-южносибирского вида.

5. Семикосмополитный тип. Из папоротников Урала к этому типу ареала отнесено 2 вида: более распространенный в умеренной и холодной зонах *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. и более распространенный в субтропической зоне *Marsilea quadrifolia* L.

По приуроченности папоротников Урала к растительным зонам и поясам горных систем считаем нужным выделить 5 поясно-зональных групп: азональную, равнинно-горно-лесную, горно-лесную, высокогорную, аркто-высокогорную.

В азональную группу включены водные папоротники, обитающие в различных водоемах. Это 2 редких южно-предуральских вида: голарктический вид *Salvinia natans* – свободно плавающий папоротник, заселяющий заводи рек, старицы и озера относительно теплых районов, и семикосмополитный *Marsilea quadrifolia* – земноводный вид, укореняющийся на дне мелких или пересыхающих водоемов степной зоны.

Равнинно-горно-лесная группа весьма гетерогенна; она включает виды, распространенные как в равнинных, так и в горных местообитаниях и приуроченные как к зональной (поясной) растительности, так и интразональной и экстразональной растительности: болотам, берегам ручьев, лугам различного происхождения в пределах лесной зоны на равнинах и лесного пояса в горах. Вслед за И.И. Гуреевой [13, 14] отметим, что виды этой группы все же более свойственны горным и возвышенным местообитаниям, к которым приурочены основные части их ареалов. К этой группе относятся 15 видов папоротников (36% всей птеридофлоры Урала), из них 10 видов с голарктическим ареалом (*Thelypteris palustris*, *Athyrium filix-femina*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Matteuccia struthiopteris*, *Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*, *D. cristata*, *D. filix-mas*, *Ophioglossum vulgatum*, *Botrychium lanceolatum*), 3 вида с голарктическо-голантарктическим типом ареала (*B. lunaria*, *B. multifidum*, *B. virginianum*), 1 восточносевероамерикано-европейский (*Botrychium matricariifolium*) вид и 1 евразийский (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*) подвид.

К горно-лесной группе мы относим виды, встречающиеся в пределах горно-лесного пояса в лесных ценозах и на скалах. На равнинных территориях они приурочены только к возвышенностям. К этой группе принадлежит большая часть папоротников Урала – 20 видов (47% всей птеридофлоры Урала). Большая часть этих видов (14) характеризуется голарктическим ареалом (*Polystichum braunii*, *Cystopteris montana*, *C. dickieana*, *Woodsia ilvensis*, *W. glabella*, *Polypodium vulgare*, *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium rober-*

tianum, *Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*, *A. septentrionale*, *A. viride*, *Cryptogramma stelleri* и *Gymnocarpium continentale*), 2 вида имеют североамерикано-европейский тип ареала (*Woodsia alpina* и *W. gracilis*), 1 вид имеет семикосмополитный (*Cystopteris fragilis*) и 3 евразийский (*Woodsia heterophylla*, *Cystopteris sudetica*, *Diplazium sibiricum*) тип ареала.

Высокогорная группа включает 1 голарктический вид *Polystichum lonchitis* и 1 евразийский вид *Athyrium distentifolium*, встречающиеся в нижней части подгольцового или субальпийского поясов и в верхней части лесного пояса. К аркто-высокогорной группе отнесены евразийский (малоазиатско-европейский) вид *Cryptogramma crispa* и западноамерикано-североазиатско-североевропейские *Botrychium boreale* и *Dryopteris fragrans*, заходящие дальше других видов в высокие широты Арктики, а южнее – приуроченные к высокогорьям, чаще к каменистым участкам в подгольцовом и субальпийском поясах. В арктических областях они предпочитают южные подогреваемые склоны, заснеженные в зимнее время [13, 16].

Группы ареалов папоротников Урала и их представленность в птеридофлоре показаны в таблице и на рис. 2.

Сопоставление поясно-зональных групп с типами и подтипами ареалов папоротников Урала

Тип и подтип ареала	Поясно-зональная группа				
	Азональная	Равнинно-горно-лесная	Горно-лесная	Высокогорная	Аркто-высокогорная
Собственно голарктические без значительных дизъюнкций в ареале	–	5 видов	1 вид	–	–
Собственно голарктические со значительными дизъюнкциями в ареале	1 вид	1 вид	13 видов	1 вид	–
Западноамерикано-европейско-южносибирские	–	–	–	–	–
Восточноамерикано-европейско-южносибирские	–	4 вида	–	–	–
Западноамерикано-североазиатско-североевропейские	–	–	–	–	2 вида
Евразийские	–	1 подвид	3 вида	1 вид	1 вид
Голарктическо-голантарктические	–	3 вида	–	–	–
Собственно североамерикано-европейские	–	–	2 вида	–	–
Восточносеверо-американо-европейские	–	1 вид	–	–	–
Семикосмополитные	1 вид	–	1 вид	–	–
ВСЕГО	**2**	**15**	**20**	**2**	**3**

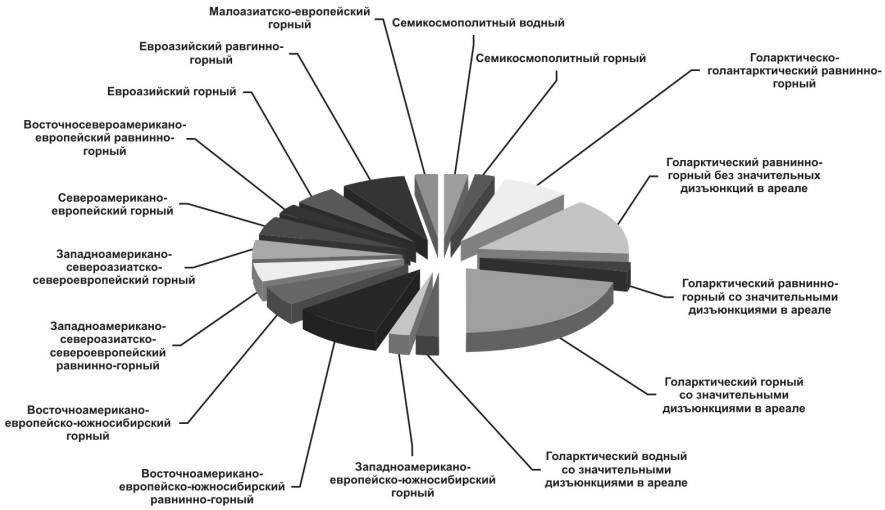


Рис. 2. Ареалы папоротников Урала

Таким образом, хорологический анализ показывает, что птеридофлора Урала формируется видами с широкими ареалами, главным образом голарктическими (28 видов, 67% птеридофлоры). Наиболее узкий ареал среди уральских папоротников имеют евразийские (6 видов, 14% птеридофлоры) и североамерикано-европейские (3 вида, 7% птеридофлоры) виды. По восточному макросклону Урала пролегает восточная граница ареала 3 видов папоротников: собственно североамерикано-европейских *Woodsia alpina* и *W. gracilis* и малоазиатско-европейского вида *Cryptogramma crispa*. Восточная граница восточносевероамерикано-европейского вида *Botrychium matricariifolium* находится в Предуралье (в районе 56° в.д.). Видов с западными границами ареалов в птеридофлоре Урала нет. Для ареалов большинства папоротников Урала характерна высокая степень дизъюнктивности, что связано с преимущественно горным происхождением видов. Более других в птеридофлоре Урала и прилегающих равнинных территорий представлены голарктические горные виды со значительными дизъюнкциями в ареале – 9 видов, 21% птеридофлоры.

Литература

1. *Мочалов А.С., Гуреева И.И., Науменко Н.И.* Птеридофлора Урала. I. Аннотированный список папоротников Урала и прилегающих территорий // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. Т. 11, № 3. С. 18–30.
2. *Положий А.В.* О значении и методах изучения истории флоры // Известия СО АН СССР. 1965. Вып. 2, № 8. С. 3–9.
3. *Толмачев А.И.* Арктическая флора СССР : в 10 вып. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. Вып. 1. 101 с.

4. *Бобров А.Е.* Отдел *Polypodiophyta* // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 68–99.
5. *Бобров А.Е.* Конспект папоротников Средней Азии и Казахстана // Новая систематика высших растений. Л. : Наука, 1984. Т. 21. С. 3–21.
6. *Цвелёв Н.Н.* Отдел папоротниковидные – *Polypodiophyta* // Сосудистые растения Дальнего Востока. СПб. : Наука, 1991. С. 9–94.
7. *Шмаков А.И.* Конспект папоротников Алтая, Тянь-Шаня и Семиречья // Флора и растительность Алтая. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 1995. С. 57–70.
8. *Шмаков А.И.* Конспект папоротников Алтая // Флора и растительность Алтая. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 1996. С. 25–52.
9. *Шмаков А.А.* Определитель папоротников России. Барнаул : Изд-во Алт. гос. ун-та, 1999. 108 с.
10. *Шмаков А.И.* Конспект папоротников России // Turczaninowia. 2001. № 4(1–2). С. 36–72.
11. *Шмаков А.А.* Определитель папоротников России. Барнаул : РПК «АRТИКА», 2009. 126 с.
12. *Аскеров А.М.* Папоротники Кавказа. Баку : Элм, 2001. 244 с.
13. *Гуреева И.И.* Равноспоровые папоротники Южной Сибири (Вопросы систематики, происхождения, биоморфологии, популяционной биологии) : дис. … д-ра биол. наук. Томск, 1997. 394 с.
14. *Гуреева И.И.* Равноспоровые папоротники Южной Сибири : систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.
15. *Flora* Europaea. Second edition. N.Y., 1993. Vol. 1. 629 p.
16. *Тихомиров Б.А.* Распространение папоротников в Советской Арктике // Ботанические материалы Гербария Ботанического института АН СССР. 1959. Т. 19. С. 559–621.

Поступила в редакцию 19.05.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 172–178

doi: 10.17223/19988591/22/14

Alexander S. Mochalov[1], Irina I. Gureyeva[2], Nikolay I. Naumenko[1]

PTERIDOFLORA OF THE URAL. II. Areal ferns of the Ural

[1] Kurgan State University, Kurgan, Russia
[2] Tomsk State University, Tomsk, Russia

The results of the analysis chorologic pteridoflory Urals. Using horionomicheskogo approach identified the type, subtype, and a group of the area of all 42 species of ferns Urals. Areas of ferns Urals are 5 types of habitats – semikosmopolitnomu, Holarctic, Holarctic-golantarkticheskomu, North American, European and Eurasian and 5 lap-area group: azonal, plains and mountain forest, mountain forest, alpine and arctic-alpine shown that form the basis for the study pteridoflory Holarctic species with significant disjunctions in the area, which is associated with a predominantly mountainous origin of the ferns. Species with habitats in the western boundaries of the Urals pteridoflore not. The eastern boundary of the area Botrychium matricariifolium is in the Urals region. On the eastern slopes of the Urals, the eastern boundary of the range of 3 kinds of ferns: North American-European – Woodsia alpina and W. gracilis and Asia Minor-European species Cryptogramma crispa.

Received May 19, 2013

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 179–182

doi: 10.17223/19988591/22/15

Л.В. Лаврентьева

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

ПАМЯТИ ЛАРИСЫ ИВАНОВНЫ ПОТЕХИНОЙ

Учиться и, когда придет время,
прикладывать усвоенное к делу –
разве это не прекрасно!
Конфуций

2 апреля 2013 г. ушла из жизни Лариса Ивановна Потехина, доцент кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета. Ей было 93 года. С 1948 г. она работала в университете, была заслуженным ветераном ТГУ, ее преподавательский стаж исчисляется 62 годами.

Есть люди, которые, появляясь в твоей жизни, оставляют в ней очень глубокий, незабываемый след, являют собой пример преданного служения избранной раз и навсегда профессии, образованию и науке. Таким человеком была Лариса Ивановна Потехина. Вся ее жизнь была связана с Томским государственным университетом.

Лариса Ивановна родилась в Томске 1 марта 1921 г. После окончания средней школы в 1939 г. поступила на биолого-почвенный факультет ТГУ, окончив который в 1944 г. по специальности ботаника, продолжила свое обучение в аспирантуре. Под руководством профессора кафедры физиологии и анатомии растений К.Т. Сухорукова в 1948 г. защитила кандидатскую диссертацию. Период ее обучения пришелся на тяжелые военные и послевоенные годы.

В 1973 г. Лариса Ивановна перешла на кафедру цитологии и генетики, где в рамках проведения разносторонних научных исследований изучала микрофлору серых лесных и дерново-подзолистых почв Западной Сибири, выделила и описала новый вид почвенных актиномицетов, разработала и предложила оригинальный способ упорядочивания диагностических признаков, используемых в классификации микроорганизмов и растений. Результаты ее научных исследований изложены в многочисленных публикациях в центральных изданиях.

Я познакомилась с Ларисой Ивановной в 1979 г., когда, будучи студенткой II курса биолого-почвенного факультета, захотела поехать во время учебной практики в экспедицию с сотрудниками Института гидрологии и мелиорации земель и работать там микробиологом, осваивать специальность. Вопрос о специализации для меня уже в то время стоял остро, хотелось приобрести профессиональные навыки заранее и у хорошего специалиста. Мы с моим будущим руководителем обратились к Ларисе Ивановне с просьбой разрешить мне посещать практические занятия по микробиологии вместе со студентами III курса. Лариса Ивановна охотно согласилась, так как была большим любителем учиться сама и обучать других, делиться своими знаниями. Так началось мое освоение практических навыков микробиолога.

Больше всего меня поразило то, что на занятиях мы не получали прямых готовых ответов по изучаемым вопросам, а получали задание, задачу, которую надо было решить самостоятельно, и только полученный ответ сверяли у преподавателя. Лариса Ивановна «снабжала» нас всеми необходимыми методическими материалами и пояснениями, но не более. С одной стороны, для меня это было трудно, с другой стороны, каждый раз я проводила свое собственное маленькое научное исследование, пусть даже несколько мучительное (не зря же говорят: «муки творчества»). Направляемая взвешенными дозированными подсказками терпеливого и доброжелательного педагога, я совершала свои маленькие научные открытия и находила ответы на свои вопросы.

Именно так Лариса Ивановна строила педагогический процесс. Она учила быть исследователем. Багаж знаний, которым она владела, просто поражал, рождая уважительное отношение к этому интересному и необычному человеку. В совершенстве владея двумя иностранными языками, она одной из первых на кафедре освоила работу с компьютером, используя Интернет-ресурсы, всегда была в курсе самых новейших научных открытий и достижений.

Очень скромная, всегда доброжелательная, в хорошем настроении, Лариса Ивановна очень уважительно относилась в равной степени и к отличникам, и к двоечникам. Еще больше она уважала и любила науку, искренне верила и знала, что «ученье – свет!», поэтому была преподавателем принципиальным. Микробиологию сдать можно было только основательно ее изучив, поэтому для многих экзамен по «микре» был непростым испытанием.

По-настоящему оценить талант моего преподавателя я смогла через год, когда, будучи студенткой III курса, стала посещать лекции Ларисы Ивановны. Я сразу поняла, что они уникальны. Это был некий концентрат необходимых базовых знаний и новейших научных сведений о самых передовых исследованиях в области микробиологии и вирусологии. Это не удивительно, так как Лариса Ивановна всю жизнь училась, практически ежегодно проходила повышение квалификации в МГУ, была завсегдатаем научных библиотек Москвы, особенно предпочитала уникальную библиотеку Тимирязевской сельскохозяйственной академии, хорошо знала немецкий и английский языки, что позволяло ей получать самые свежие научные данные из иностранной литературы. С другой стороны, она умела доходчиво доносить до студентов самые сложные вещи, любила сама составлять различные оригинальные схемы и таблицы, объединяя в них большое количество разнообразных данных в логическую, стройную, доступную для понимания систему.

В более поздние годы, работая на кафедре, я обучалась у Ларисы Ивановны педагогическому мастерству, поняла, насколько продуманы программы курсов, какой огромный труд вложен ею в организацию педагогического процесса. Лариса Ивановна читала лекционные курсы по «Микробиологии с основами вирусологии», «Почвенной микробиологии», «Современным проблемам биотехнологии». Курс проводимых Ларисой Ивановной практических занятий в относительно небольшой период обучения позволял формировать необходимые профессиональные навыки настолько эффективно, что благодаря этому многие выпускники не только кафедры цитологии и генетики, но и других кафедр биолого-почвенного факультета ТГУ впоследствии работали микробиологами. Это было ее особой гордостью.

Работая вместе с Ларисой Ивановной, я узнала ее более близко как доброго, отзывчивого и очень порядочного человека. Она помнила всех своих студентов, и студенты запомнили ее. Пусть эта память о Ларисе Ивановне Потехиной, о добром, удивительном, светлом человеке, настоящем педагоге и ученом сохранится в наших сердцах.

За оказанную помощь в написании этой статьи выражаю искреннюю признательность С.И. Цитленок и С.В. Пулькиной.

Поступила в редакцию 15.05.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 1 (22). P. 179–182

doi: 10.17223/19988591/22/15

Larisa V. Lavrentyeva

Biological institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

DEDICATED TO THE MEMORY OF LARISA IVANOVNA POTEKHINA

On the 2nd of April 2013 Larisa Ivanovna Potekhina, a lecturer of the chair of cytology and genetics of Biological institute of National Research Tomsk State University, died at the age of 92. Since 1948 she worked at the University and she was a Merited veteran of TSU, with a 62-year teaching experience. Larisa Ivanovna delivered lecture courses «Microbiology with foundation of virology», «Soil microbiology» and «Modern problems of biotechnology». Her practical courses allowed forming necessary professional skills so effectively that, due to this, many of those who graduated from Biological institute of TSU worked later as microbiologists. Larisa Ivanovna carried out different scientific researches, studied micro flora of soddy-podzolic soil and soils of gray forests in Western Siberia, extracted and described new species of soil actinomycetes as well as created and suggested new original ways to arrange diagnostic features used for classification of microorganisms and herbs. The results of her scientific work are given in numerous publications of central press.

There are people who leave a very deep significant mark in your life and serve as an example of devoted service to the once chosen profession, education and science. Larisa Ivanovna Potekhina was such a person. All her life was connected to TSU. Let the memory of this kind bright and extraordinary personality always stay in our hearts.

Received May 15, 2013

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Абрамов Сергей Александрович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии сообществ позвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск). E-mail: terio@eco.nsc.ru

Абрамова Лариса Михайловна – доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН (г. Уфа). E-mail: abramova.lm@mail.ru

Алексеева Татьяна Петровна – кандидат химических наук, старший научный сотрудник, старший научный сотрудник лаборатории физико-химических исследований Сибирского научно-исследовательского института сельского хозяйства и торфа Россельхозакадемии (г. Томск). E-mail: burmistrova@sibniit.tomsknet.ru

Бурмистрова Татьяна Ивановна – кандидат химических наук, зав. лабораторией физико-химических исследований Сибирского научно-исследовательского института сельского хозяйства и торфа Россельхозакадемии (г. Томск). E-mail: burmistrova@sibniit.tomsknet.ru

Виноградов Владислав Владиславович – доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и экологии Красноярского государственного педагогического университета им. В.П. Астафьева (г. Красноярск). E-mail: vlad-vin@yandex.ru

Голованов Ярослав Михайлович – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН (г. Уфа). E-mail: jaro1986@mail.ru

Гуреева Ирина Ивановна – профессор, доктор биологических наук, зав. Гербарием им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: gureyeva@yandex.ru

Девяшин Михаил Михайлович – аспирант кафедры зоологии позвоночных и экологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: DevjashinM@yandex.ru

Диркс Марина Николаевна – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории динамики и устойчивости экосистем отделения экологических исследований Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск). E-mail: marina_dirks@mail.ru

Дюкарев Анатолий Григорьевич – доктор географических наук, зав. отделением экологических исследований Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск). E-mail: dag@imces.ru

Ефимова Марина Васильевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: stevmv555@gmail.com

Жигунов Олег Юрьевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН (г. Уфа). E-mail: Karimova07@yandex.ru

Золотых Александр Сергеевич – старший научный сотрудник Государственного природного биосферного заповедника «Саяно-Шушенский» (Красноярский край, Шушенский район, п. Шушенское). E-mail: a-zolotoy80@mail.ru

Иванов Юрий Валерьевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва). E-mail: ivanovinfo@mail.ru

Каримова Ольга Александровна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН (г. Уфа). E-mail: Karimova07@yandex.ru

Ковтун Ирина Сергеевна – лаборант лаборатории биотехнологии и биоинженерии Томского государственного университета, магистрант кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: kovtunirina2@gmail.ru

Косинцев Павел Андреевич – кандидат биологических наук, зав. лабораторией исторической экологии Института экологии растений и животных Уро РАН (г. Екатеринбург). E-mail: kpa@ipae.uran.ru

Кулижский Сергей Павлинович – доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой почвоведения и экологии почв Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: soil@land.ru

Куцев Максим Геннадьевич – кандидат биологических наук, зам. директора по науке Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (г. Барнаул). E-mail: m_kucev@mail.ru

Лаврентьева Лариса Викторовна – кандидат биологических наук, доцент кафедры цитологии и генетики Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: lavr61@mail.ru

Макунина Наталья Ивановна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии и геоботаники Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск). E-mail: natali_makunina@mail.ru

Мочалов Александр Сергеевич – кандидат биологических наук, директор ботанического сада Курганского государственного университета (г. Курган). E-mail: mochalow@mail.ru

Науменко Николай Иванович – доцент, доктор биологических наук, зав. кафедрой ботаники и генетики Курганского государственного университета (г. Курган). E-mail: naumenko-nik@yandex.ru

Николаева Светлана Александровна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник группы динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск). E-mail: sanikol1@rambler.ru

Пологова Нина Николаевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск). E-mail: pologova@imces.ru

Попов Петр Алексеевич – доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник Института водных и экологических проблем СО РАН (Новосибирский филиал) (г. Новосибирск). E-mail: popov@ad-sbras.nsc.ru

Савочкин Юрий Валерьевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории физиологических и молекулярных механизмов адаптации Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва). E-mail: savochkinmail@mail.ru

Савчук Дмитрий Анатольевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск). E-mail: savchuk@imces.ru

Скапцов Михаил Викторович – магистрант кафедры ботаники биологического факультета Алтайского государственного университета (г. Барнаул). E-mail: mr.skaptsov@mail.ru

Стахина Лариса Дмитриевна – кандидат химических наук, старший научный сотрудник Института химии нефти СО РАН (г. Томск). E-mail: sl@ips.tsc.ru

Танасиенко Анатолий Алексеевич – доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории почвенно-физических процессов Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск). E-mail: tanas40@ngs.ru

Терещенко Наталья Николаевна – доктор биологических наук, профессор кафедры экологической и сельскохозяйственной биотехнологии Биологического института Томского государственного университета (г. Томск). E-mail: ternat@mail.ru

Чумбаев Александр Сергеевич – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории почвенно-физических процессов Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск). E-mail: chas30@mail.ru

Научный журнал **«Вестник Томского государственного университета. Биология»** был выделен в самостоятельное периодическое издание из общенаучного журнала «Вестник Томского государственного университета» в 2007 г.

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершенных оригинальных исследований (*теоретические и экспериментальные статьи*) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании. Кроме того, публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам, рецензии и хроника.

Все статьи, поступающие в редакцию журнала, подлежат обязательному рецензированию. В настоящее время публикации в журнале осуществляются на некоммерческой основе. Полнотекстовые версии вышедших номеров размещены на сайте журнала: ***http://vestnik.tsu.ru/biology***.

Основные требования к представляемым статьям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных, правильное оформление рукописи.

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» является реферируемым, рецензируемым, включен в **«Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук».**

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия (свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.), ему присвоен международный стандартный номер сериального издания (ISSN 1998-8591).

«Вестник Томского государственного университета. Биология» выходит ежеквартально и распространяется по подписке, его подписной индекс 44024 в объединенном каталоге «Пресса России».

Адрес редакции: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, ГОУ ВПО «Томский государственный университет», Биологический Институт.

Председатель редакции журнала – д-р биол. наук, профессор С.П. Кулижский
Тел. раб. 8–(382–2)–529–853
Факс (382–2)–529–853
E-mail: ***decan@bio.tsu.ru***

Ответственный секретарь редакции журнала – канд. биол. наук Е.Е. Акимова
Факс (382–2)–529–853
E-mail: ***vestnictsubiology@sibmail.com***

The scientific journal **"Tomsk State University Journal of Biology"** publishes the results of the completed original researches (theoretic and experimental articles) in different areas of contemporary biology which have not been published before in this or any other edition. Besides it includes descriptions of conceptually new methods of research, round-up articles on particular topics, reviews and chronicle.

The decision on publication is taken by the scientific editorial board after reviewing, considering its correspondence to the subject area of the journal, topicality of the problem, scientific and practical novelty and value, professionalism of work execution including statistical treatment of data research materials and quality of material preparation and presentation.

The main requirements to the articles are novelty and validity of factual material, clarification and brevity of the summary, reproducibility of experimental data and appropriate presentation of the manuscript (to know more about the requirements to the rules of material presentation, please, see "Presentation rules"). **The medium term of publication is 1–2 years after receiving a paper variant of the package of documents.**

The scientific journal "Tomsk State University Journal of Biology" is read and reviewed and is included on "The list of the leading reviewed scientific journals and editions where the main scientific results of candidate's or doctoral thesis are to be published" (Decision of the State Commission for Academic Degrees and Titles as of February 19, 2010, № 6/6 – http://vak.ed.gov.ru/ru/news/allnews /index.php?id4=2571). The journal is registered in Russian Federal Service for Supervision in the Sphere of Mass Communication, Communications and the Protection of Cultural Heritage (certification of registration: PI № FS 77-29499 as of September 27, 2007). It is given an international standard serial edition number (ISSN 1998-8591).

All articles received by the editorial board are to be reviewed. Publications in the journal are free (on non-commercial basis).

"Tomsk State University Journal of Biology" is issued quarterly and is **distributed by subscription only**; its subscription index can be found in the unified catalogue "The Press of Russia". Full-text versions of the issued editions are available at "Archives".

Address: Tomsk State University, Biological Institute, 36 Lenina St., Tomsk, 634050, Russia.

Научный журнал

ВЕСТНИК
Томского государственного университета
БИОЛОГИЯ
2013. № 2 (22)

Редактор	К.В. Полькина
Корректор	Н.А. Афанасьева
Оригинал-макет	А.И. Лелоюр
Дизайн обложки	Я. Якобсона (проект «Пресс-интеграл», факультет журналистики ТГУ)

Подписано в печать 10.06.2013 г. Формат 70x108 $^{1}/_{16}$.
Усл. печ. л. 19,6. Тираж 500 экз. Заказ № .

Отпечатано на оборудовании
Учебно-производственной типографии
Томского государственного университета
634000, г. Томск, пр. Ленина, 66