

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2016

№ 3 (35)

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере
массовых коммуникаций, связи и охраны культурного наследия
(свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-29499 от 27 сентября 2007 г.)

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

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

Учредитель – Томский государственный университет

Научный журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология» публикует результаты завершённых оригинальных исследований (теоретические и экспериментальные статьи) в различных областях современной биологии, ранее нигде не публиковавшиеся и не представленные к публикации в другом издании; публикуются описания принципиально новых методов исследования, обзорные статьи по отдельным проблемам. Основные требования к представляемым рукописям: новизна и обоснованность фактического материала, ясность, сжатость изложения, воспроизводимость экспериментальных данных. Решение о публикации принимается редколлегией после рецензирования, учитывая соответствие материала тематике журнала, актуальность проблемы, научную и практическую новизну и значимость, профессионализм выполнения работы. Принимаются статьи на русском и английском языках. Средний срок публикации 3–6 месяцев. Журнал выходит ежеквартально. Публикации осуществляются на некоммерческой основе. Все опубликованные материалы находятся в свободном доступе.

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

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

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

E-mail: kylizhskiy@yandex.ru

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

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

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

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

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

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

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

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

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

Издательство: Издательский дом Томского государственного университета

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

Подписано в печать 21.09.2016 г. Формат 70х108^{1/16}. Усл. печ. л. 16,2. Тираж 250 экз. Заказ № 2032. Цена свободная. Дата выхода в свет 10.11.2016 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия.

Тел. 8+(382-2)-53-15-28. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

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

Founder – Tomsk State University

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

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

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Term of publication: 3-6 months

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

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

Contact the Journal

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

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

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

EDITORIAL COUNCIL

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

biojournalsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

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

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

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

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

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

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

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

PUBLISHER:

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

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

Passed for printing 21.09.2016. Format 70x108¹/₁₆. Conventional printed sheets 16,2. Circulation - 250 copies. Order N 2032. 36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-53-15-28. <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Элювиальные почвы западин Обь-Томского междуречья (подтаёжная зона Западной Сибири)	6
Раудина Т.В., Лойко С.В., Крицков И.В., Лим А.Г. Сравнение состава почвенных вод мерзлых болот Западной Сибири, полученных различными методами	26

БОТАНИКА

Каримова О.А., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М. Современное состояние природных популяций редкого вида <i>Medicago cancellata</i> Bieb. в Республике Башкортостан	43
Паламарчук М.А. Таксономическая и трофическая структуры биоты агарикоидных базидиомицетов горных тундр Приполярного Урала	60
Таран Г.С., Тюрин В.Н., Дьяченко А.П. Новое местонахождение лопарскоивняков (<i>Carici aquatilis-Salicetum lapponum</i> Taran 1993, <i>Alnetea glutinosae</i>) в Западной Сибири	74

ЗООЛОГИЯ

Гизуллина О.Р., Первушина Е.М. Определение фрагментов насекомых в питании двухцветного кожана в Среднем Зауралье	92
Пономарев В.И., Клубуков Г.И., Напалкова В.В. Зависимость морфофизиологических показателей постэмбриональных стадий непарного шелкопряда <i>Lymantria dispar</i> (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) от температурных условий в период эмбрионального развития	107
Романов А.А., Мелихова Е.В., Шемякин Е.В., Яковлев В.О. Высотно-поясная дифференциация населения птиц центральной части Верхоянского хребта (Восточная Сибирь, Россия)	128
Снегин Э.А., Адамова В.В. Анализ демографических и морфологических показателей популяций адвентивного моллюска <i>Stenomphalia ravergensis</i> (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности	149

ЭКОЛОГИЯ

Курьина И.В., Климова Н.В. Сообщества раковинных амёб (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) в болотных местообитаниях после воздействия пожаров (юг Западной Сибири)	161
Rozhkova-Timina I.O., Zemtsov V.A., Vorobyev S.N., Kolesnichenko L.G., Loyko S.V., Kirpotin S.N. The relevance of the contemporary landscape-ecological and biogeochemical studies of the Ob floodplain	182

CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Dyukarev AG, Pologova NN.** Eluvial soils of depressions at the Ob-Tom interfluvium (the subtaiga zone of Western Siberia).....6
- Raudina TV, Loyko SV, Krickov IV, Lim AG.** Comparing the composition of soil waters of West Siberian frozen mires sampled by different methods.....26

BOTANY

- Karimova OA, Mustafina AN, Abramova LM.** Modern state of natural populations of *Medicago cancellata* Bieb. rare species in the Bashkortostan Republic.....43
- Palamarchuk MA.** Taxonomic and trophic structure of the biota of agaricoid basidiomycetes in mountain tundras of the Subpolar Urals.60
- Taran GS, Tyurin VN, Dyachenko AP.** New locality of downy willow scrubs (*Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993, *Alnetea glutinosae*) in Western Siberia74

ZOOLOGY

- Gizullina OR, Pervushina EM.** Determination of insect fragments in the diet of *Vespertilio murinus* in the Middle Trans-Urals.....92
- Ponomarev VI, Klobukov GI, Napalkova VV.** The dependence of the morphological and physiological indices of *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) postembryonic stages from temperature conditions during embryogenesis107
- Romanov AA, Melikhova EV, Shemyakin EV, Yakovlev VO.** Altitudinal belt differentiation of bird population in the central part of the Verkhoyansk Range (Eastern Siberia, Russia).....128
- Snegin EA, Adamova VV.** Analysis of demographic and morphological parameters of adventitious *Stenomphalia ravergensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland.....149

ECOLOGY

- Kurina IV, Klimova NV.** Testate amoebae assemblages (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) in bog habitats after effects of wild fires (south of Western Siberia).....161
- Rozhkova-Timina IO, Zemtsov VA, Vorobyev SN, Kolesnichenko LG, Loyko SV, Kirpotin SN.** The relevance of the contemporary landscape-ecological and biogeochemical studies of the Ob floodplain182

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.48

doi: 10.17223/19988591/35/1

А.Г. Дюкарев, Н.Н. Пологова

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

Элювиальные почвы западин Обь-Томского междуречья (подтаёжная зона Западной Сибири)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 12-04-01154-а).

Исследованы комплексы почв, формирующиеся под влиянием переувлажнения поверхностными водами в западинах Обь-Томского междуречья. Показано, что профили почв с мощными палево-белесыми горизонтами формируются на фоне исходной двучленности отложений, приобретенной на начальных стадиях образования западин суффозионно-просадочными процессами. В соответствии с классификацией почв, принятой в России, почвы со светлыми кислыми элювиальными горизонтами и резкой границей перехода отнесены к элювоземам. От подзолистых почв элювозёмы отличаются отсутствием или слабой выраженностью иллювиального горизонта, от солодей – глубокой выщелоченностью карбонатов. В неглубоких западинах развиты элювозёмы дерновые; с увеличением размеров западин в состав почвенного покрова включаются элювозёмы метаморфические, конкреционные и перегнойно-глеевые. Установлено, что распределение форм соединений железа, содержание и соотношение Fe и Mn в ортитейнах характеризуют степень гидроморфизма почв исследованного ряда. Состав ортитейнов и профильное распределение форм соединений железа отражают проявление процессов поверхностного оглеения, сегрегационного отбеливания, глеевого обезжелезнения.

Ключевые слова: элювозёмы; элювиальное оглеение; ортитейны; формы соединений железа.

Введение

Замкнутые понижения локального поверхностного переувлажнения широко распространены в разных природных зонах. Согласно имеющимся представлениям, западины (блюдца) на равнинах, сложенных лессовидными суглинками, – это разнородные по происхождению первичные неровности поверхности, проявленные впоследствии суффозионной деятельностью при вертикальной циркуляции дождевых и снеговых вод [1, 2]. В лесостепной зоне и на распаханых территориях подтайги западины с лесными колками занимают до 15% лёссовых равнин. В зависимости от размеров водо-

сборной площади и продолжительности застоя влаги в них формируются сложные природные комплексы, включающие переход от осиново-березового леса к характерным для понижений черемуховым зарослям, ивнякам, влажно-луговым или болотным растительным сообществам. Осложняя аграрное использование территории, лесные колки играют важную роль в стабилизации водного режима агроландшафта. Кроме того, являясь убежищем для животных, они выполняют и важную экологическую функцию по поддержанию биологического разнообразия на территориях интенсивного сельскохозяйственного использования.

Почвенный покров западин представлен широким рядом почв – от фоновых зональных до торфяно-глеевых и торфяных. Наибольший интерес представляют формирующиеся в западинах почвы с белесыми кислыми элювиальными горизонтами. Генезис почв со светлыми элювиальными горизонтами и текстурно-дифференцированным профилем является предметом многолетней международной дискуссии по фундаментальным вопросам генетического почвоведения [3–6]. В российской школе почвоведения генезис элювиальных почв в понижениях степи и лесостепи традиционно связывался с осолодением. Развитие солодей из солонцеватых почв сопряжено с замещением обменного натрия на водород, выносом основных химических элементов, передвижением ила и формированием контрастного по сложению профиля. Н.И. Базилевич [7] показано, что при участии легкорастворимых солей даже в небольших концентрациях в условиях переменного увлажнения осолодению могут подвергаться самые разные почвы. Исследуя почвы Средне-Русской возвышенности, Б.П. Ахтырцев [8] отмечал, что элювиальные почвы в замкнутых понижениях могут формироваться без осолодения, только под воздействием элювиально-глеевого процесса. В настоящее время образование разных групп элювиальных почв связывается в основном с процессами периодически застойного поверхностного увлажнения [9, 10]. Групповые различия элювиальных почв определяются ландшафтно-геохимическими условиями. В степной зоне элювиальные почвы западин выделялись как осолодевшие почвы, на юге таёжной зоны – как гидроморфные варианты подзолистых почв. Предложение о выделении в классификации почв переходного подзолисто-солонцового почвообразования [11], как и собственно элювиально-глеевых почв, не получило развития в российской школе почвоведения. В международных классификациях элювиальные почвы с резко дифференцированным по гранулометрическому составу профилем отнесены к реферативной группе планосолей (Planosols), объединяющей весьма разнородные по генезису и свойствам почвы [12–16].

Цель настоящей работы – исследование генезиса и уточнение классификации почв западин, формирующихся в подтаежных ландшафтах на территории Обь-Томского междуречья.

Материалы и методики исследования

Объекты исследования расположены на юге Томской области (между 84° – $84^{\circ}55'$ в.д и 56° – $56^{\circ}48'$ с.ш). Междуречье Оби и Томи характеризуется здесь сложным геоморфологическим строением. Останцы древней равнины расчленены разного возраста ложбинами древнего стока. Грунтовые воды залегают на глубине более 5 м. В соответствии с геоморфологическим строением формируется и структура почвенного покрова. Для суглинистых равнин характерно формирование подтаёжных ландшафтов с преобладанием серых почв, для сложенных песками и супесями ложбин древнего стока – сосняков с альфегумусовыми почвами [18]. На плоских поверхностях древних равнин Обь-Томского междуречья, сложенных лёссовидными суглинками, западины являются важным компонентом ландшафта, занимая значительную часть сельскохозяйственно освоенной территории. Анализ космических снимков высокого пространственного разрешения позволил выявить разнообразие лесных колков на междуречье, приуроченных к западинам разного типа и размера, в которых проводились наземные исследования. Ординация растительных сообществ колючих западин по градиенту увлажнения, проведенная на основе стандартных экологических шкал Л.Г. Раменского [19], использована для оценки разнообразия экологических условий формирования почв западин. Современный растительный покров западины определяется ее размерами и объемом накапливаемой влаги. Для неглубоких западин характерны папоротниковые и мелкотравные осинники. С нарастанием увлажнения в нижней части склона появляется черемуховый подлесок, а в центре колка поселяется ива и формируются вымочки, крупные колки заболочены.

Нами исследованы ряды почв в типичных для территории западинах, различающихся площадью водосбора и продолжительностью застоя влаги в их центральной части. Верхние выположенные части склонов колючих западин, граничащие с пашней, обычно заняты разнотравными и папоротниково-разнотравными березняками и смешанными березово-осиновыми лесами на серых (р.395) и темно-серых (р.393) почвах. Состав почвенного покрова западины определяется ее размерами. В слабоврезанных западинах небольшого размера (до 50 м в диаметре) выявлены элювозёмы дерновые (р.394). При увеличении глубины и размеров (воронкообразные и блюдцеобразные западины глубиной до 150 см и диаметром до 90 м) формируются элювозёмы метаморфические (р.392) и элювозёмы типичные. Центры таких понижений заняты мертвопокровными или крупнопапоротниковыми черемуховыми зарослями с разреженным древесным пологом из березы и осины. В западинах с плоским дном и продолжительным застойным увлажнением формируются ряды почв глубокой глеевой трансформации. В транзитно-аккумулятивной части пологих склонов таких западин под березняками хвощовыми или осоковыми выделяются элювозёмы перегнойно-глееватые

конкреционные (р.396), а в центральной, наиболее глубокой части западины, – элювозёмы глеевые (р.397) под ивняками осоково-злаковыми. В центральной части обширных западин с выраженным плоским днищем и постоянным избыточным увлажнением формируются длительно обводненные торфянистые почвы под сабельниковыми фитоценозами с ивой пепельно-серой. Эти сообщества формируются на последних стадиях гидроморфной трансформации минеральных почв, после которой в западинах начинают накапливаться торфяные отложения.

Основным методическим подходом явилось проведение сопряженных почвенно-экологических исследований: устанавливались взаимосвязи гидрологических условий, почв и растительности. В данной работе мы приводим характеристику минеральных почв. Образцы почв отбирались из полнопрофильных почвенных разрезов, далее – из почвенного бура с шагом в 20 см до глубины 270–300 см. Анализ образцов почв выполнен стандартными методами [20, 21]. Определены формы соединений железа в вытяжках Баскомба (Fe пир, Fe дит укс), Тамма (Fe окс) и Мера-Джексона (Fe дит). Рассчитаны: критерий оксидогенеза (Fe дит : Fe вал), неорганическое аморфное железо ($Fe\ a = Fe\ окс - Fe\ пир$), слабоокристаллизованное ($Fe\ слокр = Fe\ дит\ укс + Fe\ пир - Fe\ окс$), сильноокристаллизованное ($Fe\ сокp = Fe\ дит - Fe\ дит\ укс - Fe\ пир$) [22, 23]. Конкреции выделялись мокрым просеиванием на сите 0,25 мм, в них определены железо и марганец в 1 n серноокислой вытяжке. В качестве аналитических критериев диагностики почв рассматривались: коэффициент Швертманна ($Kш = Fe\ окс / Fe\ дит$) [22], коэффициент степени гидроморфизма (Fe/Mn) [24, 25]. Систематика почв основывалась на «Классификации и диагностике почв России» [17].

Результаты исследования и обсуждение

Проведенные исследования показали, что почвы, примыкающие к западинам, развиваются на карбонатных лёссовидных суглинках. При этом темно-серые почвы в верхней части склонов западин несколько отличаются от типичных суглинистых почв Обь-Томского междуречья более глубоким выщелачиванием карбонатов (250–270 см). Гумусовый горизонт темно-серый, мощностью до 45 см, комковато-зернистый, с обилием корней, характеризуется высокими показателями водопроницаемости, что обеспечивает быстрое впитывание поверхностной влаги. В нижней части гумусового горизонта хорошо выражены пятна осветления. Переход к текстурному горизонту (B) в фоновых почвах карманистый, хорошо заметен по окраске и плотности. Собственно текстурные горизонты небольшой мощности, бурые или коричневато-бурые, уплотненные, с неясно выраженной глыбисто-крупноореховатой структурой. На стенках пор и трещин заметны тонкие коричневые кутаны. Отмечается глубокое проникновение пылеватых скелетан по межагрегатным трещинам. Переход к почвообразующей породе постепенный.

В элювозёмах гумусовые горизонты светло-серые, небольшой мощности, комковато-порошистые, покрыты, как правило, с поверхности опадно-листовой подстилкой или небольшим по мощности перегнойным горизонтом. Собственно гумусовый горизонт выделяется не всегда. Чаше в профиле формируется переходный гумусово-элювиальный горизонт. Элювиальные горизонты палево-белесые, легкосуглинистые, пористые, с заметной горизонтальной слоистостью. В окраске горизонта часто заметны охристые пятна, всегда присутствуют орштейны, что свидетельствует о переменных условиях увлажнения. В условиях длительно избыточного увлажнения элювиальный горизонт приобретает сизоватые оттенки. Мощность элювиальной толщи как в фоновых почвах, так и в почвах западин варьирует незначительно и близка к 60 см (рис. 1).

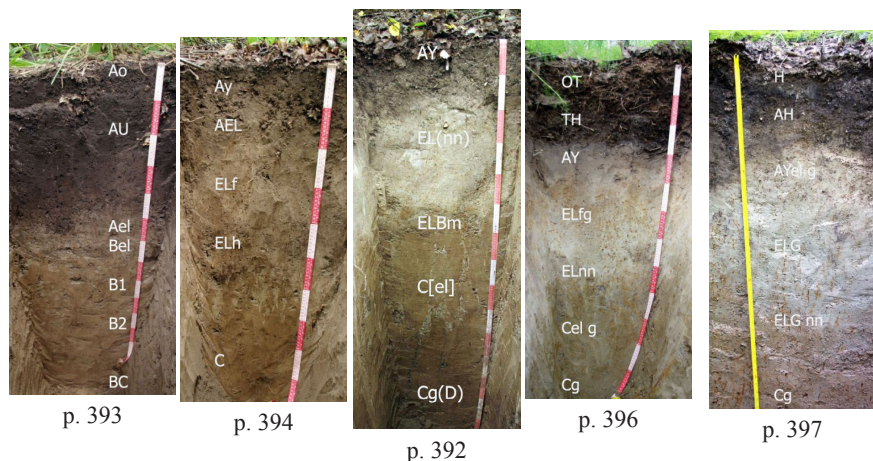


Рис. 1. Профили почв Обь-Томского междуречья (фото А.Г. Дюкарева):
 p.393 – темно-серая; p.394 – элювозём дерновый; p.392 – элювозём метаморфический;
 p.396 – элювозём конкреционный перегнойно-глеевый; p.397 – элювозём глеевый
 [Fig. 1. Soil profiles of the Ob-Tom interfluvium: p.393 - Dark grey forest soil;
 p.394 - Sod eluvozem; p.392 - Metamorphic eluvozem; p.396 - Humus-gley
 concretionary eluvozem; p.397 - Gley eluvozem. Photo by AG Dyukarev]

Срединные горизонты элювозёмов плотные, тяжелые по гранулометрическому составу, грубоплитчатые по сложению, мраморовидные на срезе, контрастно отделяются от элювиального горизонта. Формирование их связано с процессами просадки и переупаковки лёссовых отложений при развитии западины в посткриогенную эпоху. В дальнейшем растрескивание в физических циклах разбухания–усыхания привело к трещиноватости поверхности подстилающей породы, засыпке отмытого мелкозема. Таким образом, срединные горизонты только условно можно отнести к текстурным: для современной почвы это подстилающая порода. Растрескивание и переорганизация её поверхности позволяет выделить метаморфический

горизонт, а почвы отнести к типу элювозёмов метаморфических. Отметим, что классификация почв России не предусматривает выделение элювозёмов метаморфических. Однако как открытая система она не препятствует расширению классификационных границ.

Переход от элювиального горизонта к «текстурной толще» небольшой мощности хорошо заметен по окраске и плотности. Темно-бурые кутаны редкие, тонкие и заметны только на стенках крупных магистральных пор и трещин в самой верхней части горизонта. Присутствие в профиле даже небольшого по мощности горизонта с признаками иллювиирования позволяет относить исследуемые почвы к элювоземам глинисто-иллювиированным. По разделу плит в наиболее гидроморфных вариантах элювиальных почв заметны охристые пленки. В элювозёмах глеевых на поверхности формируются небольшие по мощности перегнойные горизонты, элювиальные горизонты сизые, бесструктурно-глыбистые, плотные. Ниже в почвообразующей породе признаки оглеения постепенно ослабевают.

В гранулометрическом составе преобладающая крупнопылеватая фракция, характерная для лёссовидных суглинков (45–49%), равномерно распределена на всю глубину профилей почв. Содержание мелкопесчаной и пылеватых фракций также весьма незначительно варьирует по профилю, что является показателем исходной однородности состава отложений. Однородность почвообразующих пород подтверждается и данными гранулометрического состава, рассчитанными на обезыленную навеску (рис. 2). Здесь отмечается относительно ровное распределение в профиле практически всех гранулометрических фракций. В то же время для всей группы почв характерны высокая контрастность распределения илистой фракции, обеднение элювиальных горизонтов без обогащения нижележащих.

При небольшой мощности горизонтов, обедненных илом (см. рис. 2), профиль фоновых почв характеризуется достаточно высокой контрастностью. Степень текстурной дифференциации профиля фоновых почв (Кд) по распределению илистой фракции варьирует от 1,88 до 2,10 (таблица). Проявляется в фоновых почвах и накопление в срединных горизонтах «ила» относительно почвообразующей породы, что свидетельствует об его иллювиальной природе. С развитием элювиального процесса контрастность профиля почв по гранулометрическому составу возрастает и наибольших значений достигает в элювозёме метаморфическом. В глееватых и конкреционных вариантах элювозёмов дифференциация по илистой фракции менее выражена, поскольку проявляется на фоне смещения максимума её содержания в более глубокие слои почв (глубже 120 см). Однако степень текстурной дифференциации, как отношение содержания илистой фракции в «текстурном» горизонте к его содержанию в элювиальном, не отражает генетическую суть дифференциации профиля. Более наглядны, особенно в случае элювиальных почв, коэффициенты выноса и накопления. Коэффициент выноса (Кв) показывает, насколько элювиальные горизонты обеднены илистой фракци-

ей относительно почвообразующей породы. Коэффициент накопления (Кн) отражает обогащение срединных горизонтов мелкодисперсными частицами относительно почвообразующей породы.

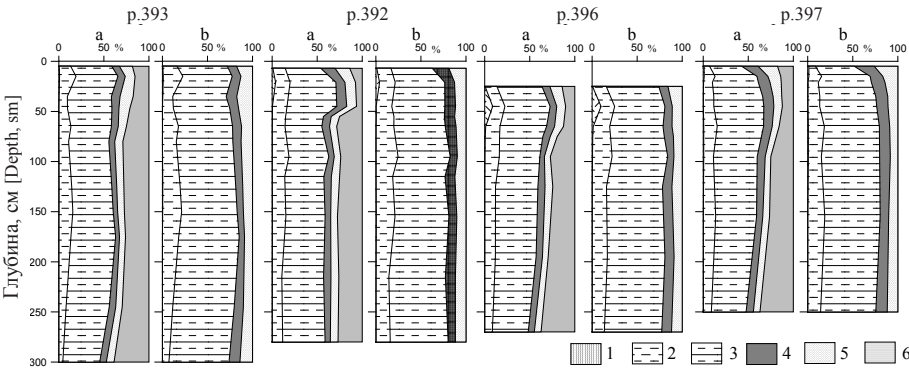


Рис. 2. Гранулометрический состав почв:

а – все фракции; б – без илистой фракции. Диаметр частиц, мм: 1 – 1–0,25; 2 – 0,25–0,05; 3 – 0,05–0,01; 4 – 0,01–0,005; 5 – 0,005–0,001; 6 – <0,001. Названия почв см. на рис. 1
[Fig. 2. Soil texture: a - All fractions; b - Without clay content. The particle diameter in mm: 1 - 1-0.25; 2 - 0.25-0.05; 3 - 0.05-0.01; 4 - 0.01-0.005; 5 - 0.005-0.001; 6 - <0.001. For soil types see Fig. 1]

Показатели дифференциации илистой фракции в профиле почв
[Parameters of the clay fraction differentiation in the soil profile]

Отноше- ние содер- жания ила [The clay content ratio in horizons]	Почвы, разрез [Soils, profile]					
	Темно- серая (p.393) [Dark grey forest soil]	Серая (p.395) [Grey forest soil]	Элювозём дерновый (p.394) [Sod eluvozem]	Элювозём метаморфиче- ский (p.392) [Metamorphic eluvozem]	Элювозём конкрецион- ный (p.396) [Concretionary eluvozem]	Элювозём глеевый (p.397) [Gley eluvozem]
Кв=EL/C	0,59	0,48	0,46	0,25	0,35	0,44
Кн=(B)/C	1,12	1,24	0,93	0,92	0,93	0,96
Кд=(B)/EL	1,88	2,06	2,12	4,44	2,65	2,17

[Note: Кв - Delivery rate; Кн - Accumulation coefficient; Кд - the degree of textural differentiation of background soil profile].

Проведенные расчеты показывают, что на общем фоне элювиально-го выноса ($K_v = 0,48-0,59$), признаки иллювиального накопления илистой фракции обнаруживаются только в фоновых серых и темно-серых почвах ($K_n = 1,12-1,24$). В почвах западин на фоне интенсивного элювиального выноса ($K_v = 0,25-0,35$) иллювиальное накопление слабо выражено или не выражено вовсе ($K_n = 0,92-0,93$), что соответствует их определению как элювозёмов. Выявленные тенденции развития в исследуемом ряду почв показывают, что наиболее контрастный по сложению профиль формируется в элювозёмах метаморфических и конкреционных, которые приурочены к неглубоким западинам воронкообразного типа и нижней части склонов более крупных западин. Следует отметить, что по коэффициенту «накопле-

ния» исследованные элювозёмы различаются незначительно, что также подтверждает литогенную природу их неоднородности по гранулометрическому составу. В целом можно отметить, что по показателям дифференциации профиля исследованные почвы выстраиваются в логические ряды, отражающие закономерности развития элювиального процесса:

$$K_v = T_c < C < Эг < Эд < Эпс < Эм;$$

$$K_n = C > T_c > Эг > Эд > Эпс > Эм;$$

$$K_d = T_c < C < Эг < Эд < Эпс < Эм.$$

Согласно проведенным ранее исследованиям, нижняя граница толщи, преобразованной суффозионно-просадочными процессами, весьма условна и определяется по уменьшению плотности сложения. Явления просадки и суффозии определили различия в сложении западного комплекса почв. Так, плотность сложения гумусового горизонта фоновых темно-серых почв варьирует в пределах 1,0–1,2 г/см³ и увеличивается в иллювиальной части профиля до 1,4 г/см³ (рис. 3). В элювозёмах же плотность сложения уже в элювиальных горизонтах возрастает до 1,5–1,6 г/см³, а ниже, в срединных горизонтах и почвообразующей породе, достигает значения 1,8 г/см³. Столь высокие различия в плотности и контрастность распределения илистой фракции позволяют рассматривать профиль почв как педо-литогенный двучлен.

Высокое содержание разбухающих при избыточном увлажнении глинистых частиц практически полностью исключает радиальное передвижение гравитационной влаги. Водопроницаемость с поверхности текстурного горизонта дерново-подзолистых почв редко превышает 1 мм/ч [26]. В элювоземах же эта величина может быть еще меньше. В элювиальных горизонтах радиальная фильтрация составляет 6–8 мм, а латеральная в 2–3 раза выше [27]. Поэтому имеющие тонкоплитчатое сложение элювиальные горизонты, несмотря на достаточно высокие значения плотности, обеспечивают возможность латерального передвижения свободной влаги и вынос продуктов педогенеза за пределы западин. Наряду с испарением и десукцией трещиноватость неоглеенных вариантов элювозёмов и латеральный сток являются основными путями сработки накопленных в западинах талых вод. При этом латеральная миграция влаги и обеспечивает «классическую» тарелкообразную форму западин в лёссовидных суглинках.

Гумус и физико-химические свойства почв. Содержание гумуса в фоновых темно-серых почвах высокое и варьирует от 9% в верхней части гумусового горизонта до 4–5% на глубине 40 см и 1,5–2,0% на глубине 50 см (см. рис. 3). Гумус гуматного типа имеет высокое, даже для темно-серых почв, отношение $S_{гк}/C_{фк}$ (2,5–3,0). В его составе преобладают первая и вторая фракции гуминовых кислот (ГК-1 и ГК-2). Повышение содержания в нижней части гумусового горизонта гуминовых кислот и расширение отношения $S_{гк}/C_{фк}$ (см. рис. 3) до нетипичных для темно-серых почв (3,5–4,0) свидетельствуют или о его реликтовой природе, или о скрытой фазе элювиально-глеевого процесса, когда начинается вынос наиболее подвижной ча-

сти гумуса (фульвокислот), но морфологические признаки еще не проявляются. Ранее подобный тип гумусового профиля был выявлен в темно-серых контактно-оглеенных почвах колючей лесостепи Тамбовской равнины [28].

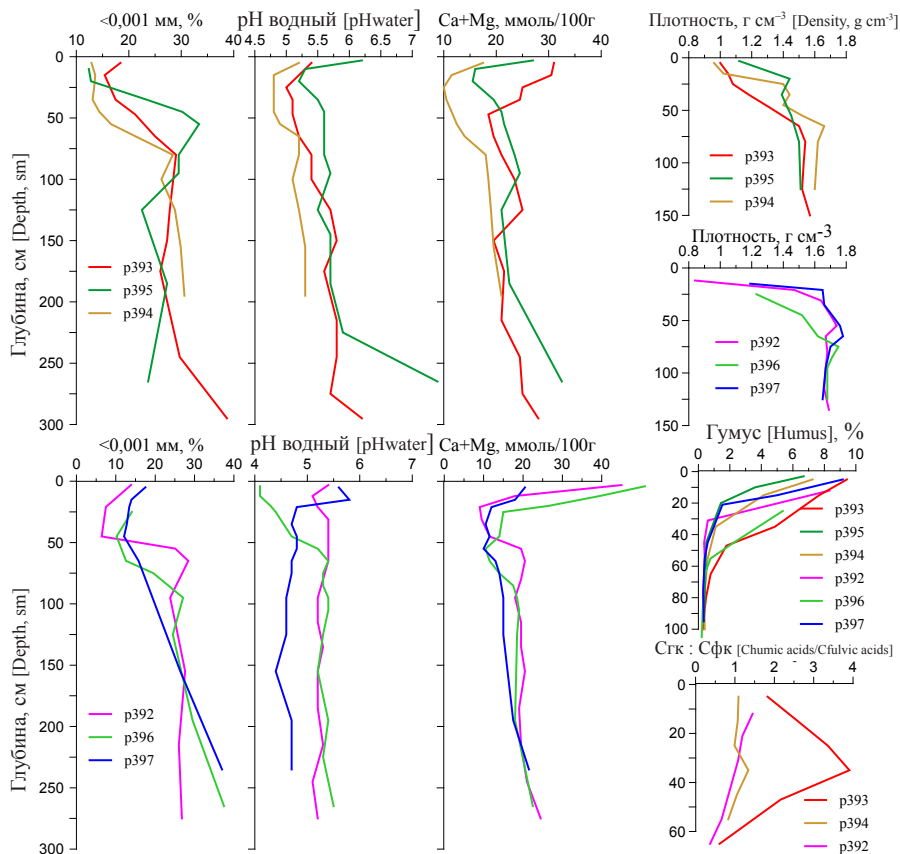


Рис. 3. Физико-химические свойства почв
[Fig. 3. Physical and chemical properties of soils]

Гумусообразование в элювиальных почвах связано с особенностями водно-воздушного режима. Временное поверхностное затопление и переувлажнение почв в центральной части западины с последующим иссушением затрудняет развитие корневых систем растений. Поэтому для элювозёмов характерны накопление на поверхности опадно-листовой подстилки и ее быстрая минерализация. Развитие перегнойного горизонта способствует подкислению почв, повышению подвижности гумуса. Небольшое накопление грубого гумуса отмечается только в поверхностных минеральных горизонтах. В элювиальных же горизонтах уже на глубине 30 см содержание гумуса редко превышает 0,5%. Гумус элювиальных почв западин преимущественно гуматно-фульватный и характеризуется высоким содержанием мо-

бильных фракций гуминовых кислот (ГК-1) и фульвокислот (ФК-1а и ФК-1). Содержание фракций гуминовых и фульвокислот, связанных с кальцием (ГК-2 и ФК-2), низкое. Показателем высокой мобильности гумуса является узкое отношение $C_{гк}/C_{фк}$ (1,0–1,2) в элювиальном и особенно в переходном элювиально-метаморфическом (0,6–0,8) горизонтах. Степень гумификации значительно ниже, чем в фоновых почвах, – 25–30%.

Карбонаты в почвах западин выщелочены глубоко за пределы почвенного профиля, в то время как карбонатность – характерный признак покровных лёссовидных суглинков, являющихся почвообразующими породами на исследуемой территории. Глубокий вынос щелочно-земельных элементов определяет низкую насыщенность основаниями и кислую реакцию среды почв не только в элювиальной части профиля, но и на значительной глубине (см. рис. 2). Содержание же обменных оснований коррелирует с распределением в профиле глинистых частиц и минимально – в элювиальной части профиля.

Конкреции в элювозёмах. Чередование окислительных и восстановительных условий в циклах обводнения–иссушения, кислая реакция среды приводят к высвобождению элементов с переменной валентностью и накоплению их в конкрециях. Поскольку MnO_2 редуцируется при более высоком значении редокс-потенциала, чем $FeOOH$ [25], то его содержание в ортштейнах является показателем продолжительности восстановительных условий в исследованном ряду элювозёмов. Увеличение отношения Fe/Mn в ортштейнах (коэффициент заболоченности) характеризует повышение степени гидроморфизма дерново-подзолистых поверхностно переувлажненных почв [24].

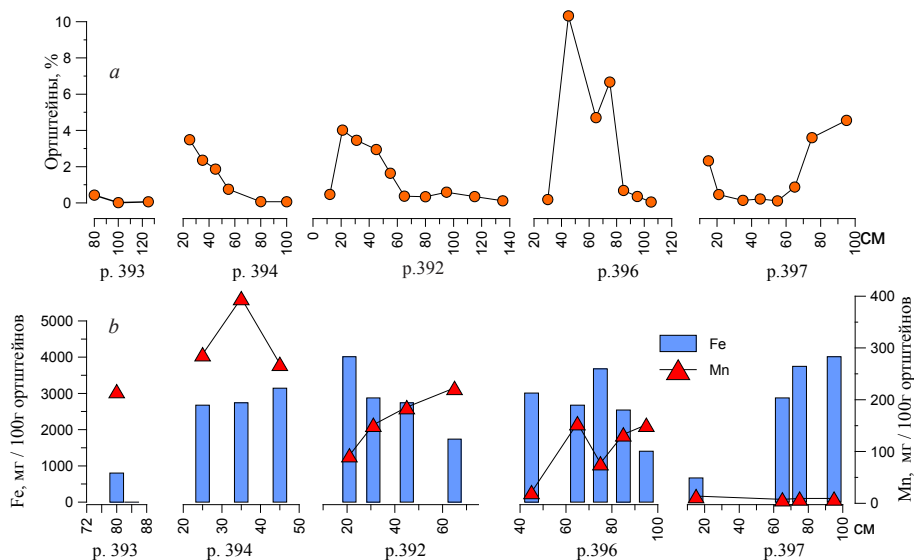


Рис. 4. Распределение конкреций в горизонтах почв (а); содержание Fe и Mn в конкрециях (b)

[Fig. 4. Distribution of concretions in soil horizons (a); Fe and Mn content in concretions (b). On the X axis - Profile, on the Y axis - Fe, mg/100 g Orsteins, on the Z axis - Mn, mg/100 g Orsteins]

Содержание и соотношение железа и марганца в конкрециях отражают различные зоны аккумуляции этих элементов в соответствии с их подвижностью в разных окислительно-восстановительных условиях; кроме того, они свидетельствуют о наличии признаков палеогидроморфизма, характерных для автономных западносибирских почв. Так, даже в темно-серой почве на глубине 80–130 см выделены очень мелкие бурые и черные неправильной формы стяжения (до 0,4%) с высоким содержанием марганца и относительно низким содержанием железа. В элювозёмах дерновом и метаморфическом максимальное содержание ортштейнов в элювиальной толще (3,5–4,0%) и постепенно снижается к переходным горизонтам (рис. 4, *a*). Вверху конкреции округлой формы, бурые, светло-бурые, книзу увеличивается доля мелких неправильной формы глянцево-черных. Содержание железа и марганца в ортштейнах элювозёма дернового с глубиной не изменяется (см. рис. 4, *b*), при этом количество марганца в них самое высокое (290–400 мг / 100 г), что свидетельствует о более стабильной окислительной обстановке в неглубоких западинах. Это подтверждается и низкой величиной коэффициента заболоченности (8–13). В элювозёме метаморфическом содержание железа в ортштейнах снижается к переходным горизонтам, а количество марганца относительно увеличивается, что соответствует усилению восстановительной обстановки в верхних горизонтах и смещению зоны аккумуляции марганца в более глубокие горизонты; коэффициент заболоченности составляет 17–50.

Высокое содержание ортштейнов (от 4 до 10%) в элювиальных и переходных горизонтах является диагностическим признаком и основанием для выделения элювозёмов конкреционных. В ортштейнах элювозёма перегнойно-глеевого конкреционного при достаточно высоком содержании железа доля марганца заметно снижается. Выделяются также зоны с различной аккумуляцией железа и марганца в ортштейнах, что может свидетельствовать о нестабильности увлажнения западины в разные климатические циклы и вторичной трансформации состава ортштейнов. Соответственно коэффициент заболоченности в ортштейнах разных зон изменяется от 22 до 160.

В элювозёмах глеевых вследствие длительного застойного увлажнения содержание конкреций в элювиальной части профиля очень низкое, основная часть их сосредоточена на глубине 60–100 см (3,0–4,5%). Элювозёмы глеевые отличаются не только более глубоким горизонтом формирования конкреций, но и их формой. Если в элювиальных горизонтах новообразования представлены округлыми конкрециями, то в глубоких глеевых – трубчатыми, формирующимися на глубоком окислительном барьере в порах и ходах давно отмерших корней. В конкрециях элювозёма глеевого содержится мало марганца, соответственно коэффициент заболоченности возрастает до 500. Разная продолжительность восстановительной обстановки в ряду элювозёмов приводит к большей или меньшей аккумуляции марганца и железа в составе ортштейнов и дифференциации марганца в ортштейнах разных частей профиля. Ортштейнообразование, таким образом, играет значительную

роль в генезисе элювозёмов, так как в полной мере отражает соотношение окислительного и восстановительного периодов, а исходные лёссовидные суглинки содержат достаточный ресурс доступного для восстановления железа и марганца.

Соотношение различных форм соединений железа в пределах одного горизонта, их накопление или перераспределение по профилю, условия восстановления из силикатов выполняют диагностическую роль для выявления элементарных процессов почвообразования [25, 29]. Содержание валового железа в почвообразующей породе фоновых почв междуречья составило 5,4–5,6% и согласно элювиально-иллювиальному распределению снижается в верхних горизонтах темно-серых почв до 4,8%, в серых – до 4,6%, а в элювозёмах – до 3,8%. Доля несиликатных форм соединений железа от валового ($\text{Fe дит} / \text{Fe вал}$) составляет для всех исследованных почв 0,33–0,37, что указывает на слабую степень оксидогенеза [30]. Изученные почвы относятся к группе с умеренно низким содержанием дитионитрастворимого железа [22, 31], поскольку содержание Fe дит не превышает 2%.

Темно-серая почва имеет слабый аккумулятивный тип распределения свободного железа (Fe дит): накопление в верхней части профиля выражено за счет аморфных форм соединений железа (Fe окс) с преобладанием железа, связанного с органическим веществом (Fe пир). Согласно новой интерпретации химически экстрагируемых соединений железа [23] в автоморфных почвах содержание оксалаторастворимых соединений следует рассматривать как количество железа (III), способного к образованию комплексов с активными органическими лигандами. Для их образования в темно-серой почве содержится достаточное количество углерода (рис. 5, C пир). Однако при низком содержании C пир в серой почве содержание Fe окс лишь незначительно меньше, а доля Fe окс от Fe дит остается в тех же невысоких пределах значений (0,32–0,34). В элювозёме дерновом, содержащем достаточное количество органического вещества, но существующем в условиях временного переувлажнения, проявляются благоприятные условия для накопления в верхних горизонтах Fe окс за счет как неорганических, так и аморфных форм.

Совершенно иное соотношение форм соединений железа в элювиальных горизонтах, а также и их перераспределение по профилю в ряду увеличения увлажнения элювозёмов. Характерное для элювиальных процессов обеднение верхней толщи Fe дит резко усиливается с нарастанием оглеения, и резко проявляются максимумы его накопления, соответствующие зонам наибольшей аккумуляции ортштейнов. Вместе с тем такой характер распределения свободного железа обусловлен разной аккумуляцией аморфных форм (Fe окс) железа и изменением соотношения окристаллизованных форм железа. Если содержание последних практически не изменяется по профилю автоморфных почв, то обеднение элювиальной толщи элювозёмов окристаллизованными формами железа усиливается в ряду усиления оглеения и

наиболее глубоко проявляется в срединной части профиля элювозёма глеевого. Обезжелезнение почвенной массы свидетельствует о восстановительной обстановке, благоприятствующей образованию закисного железа и его выносу. При преобладании восстановительных условий над окислительными в периодически глеевой обстановке не происходит кристаллизации свободных оксидов и гидрооксидов, а идет интенсивное образование аморфных форм железа с последующим выносом. В то же время распределение и количество аморфных форм соединений железа хорошо согласуются с распределением в профиле ортштейнов – с увеличением количества ортштейнов увеличивается и количество аморфного железа, причем за счет неорганических аморфных форм.

Почвы различаются по содержанию оксалаторастворимого железа. Согласно рассчитанному коэффициенту Швертманна (отношение $\text{Fe окс} : \text{Fe дит}$) доля аморфных форм соединений железа от несиликатных очень высока в элювиальной части профилей всех элювозёмов (от 0,6 до 0,8) и возрастает с увеличением степени гидроморфизма. Отношение рассматривается как показатель гидроморфизма при выделении глеесолей, однако оно отражает степень оглеения не во всех условиях переувлажнения, так как остается низким в унаследованных глеевых горизонтах или при промывном режиме почв [23]. В исследованном ряду элювозёмов при застойном периодически поверхностном увлажнении величина отношения высокая в верхних горизонтах элювозёмов дерновых и метаморфических (0,60–0,82) и умеренно высокая во всем профиле конкреционных и глеевых элювозёмов (0,51–0,89). Однако в случае очень высоких значений критерия Швертмана ($>0,9$) выражается сомнение в аддитивности вытяжек в данной почве, поскольку оно может быть связано с каталитическим действием Fe(II) на растворение частиц Fe(III) при оксалатной обработке. Поэтому отношение в большей степени свидетельствует о восстановительной обстановке и выносе образованного закисного железа. Вместе с тем в исследуемых элювозёмах высокие значения коэффициентов хорошо увязываются с переменной окислительно-восстановительной обстановкой, которую диагностируют и соответствующие пики содержания ортштейнов. Максимумы накопления аморфных форм соединений железа в глеевом элювозёме смещаются в глубокие горизонты.

Сравнивая данные по формам железа фоновой серой почвы с элювозёмом дерновым, отметим, что их существенное различие обусловлено характером распределения слабоокристаллизованных форм железа по профилю – обеднением ими элювиальных горизонтов, усиливающимся в ряду нарастания оглеения. В серых оподзоленных, а также и дерново-подзолистых почвах междуречья напротив, элювиальные горизонты лишь в небольшой степени обеднены слабоокристаллизованными формами железа, что и характеризует верхние горизонты автоморфных почв как подзолистые, а элювозёмов – как элювиальные и элювиально-глеевые.

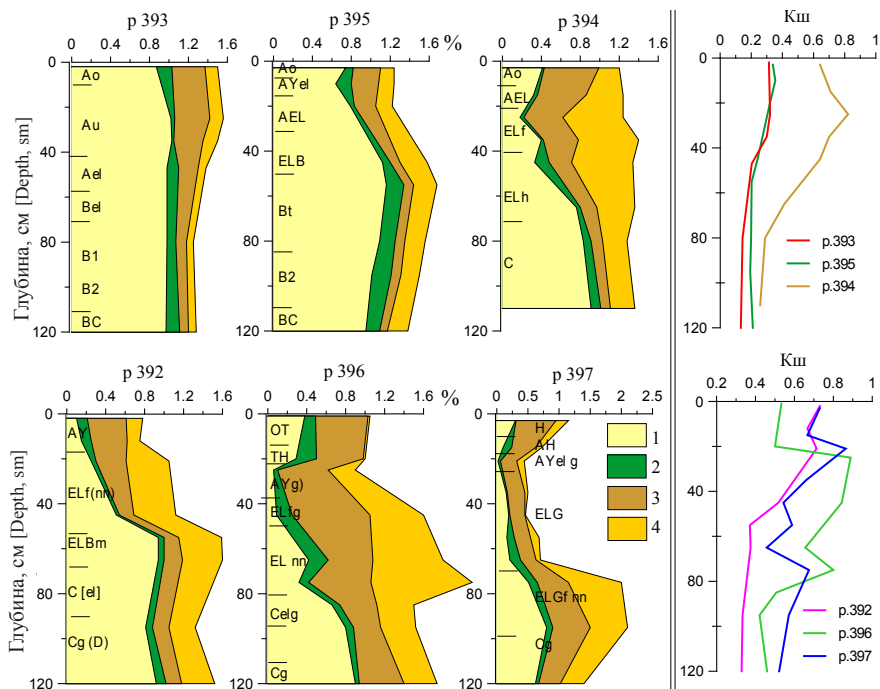


Рис. 5. Содержание несиликатных форм соединений железа и коэффициент Швертманна (Кш) в серых почвах и элювозёмах: 1 – Fe слок; 2 – Fe сок; 3 – Fe пир; 4 – Fe а; вся заштрихованная область – свободное (Fe дит) железо

[Fig. 5. Content of non-silicate forms of iron and Schwertmann's coefficient (Kш) in the studied grey soils and eluvozems. 1 - Fe weak crystalline; 2 - Fe strong crystalline; 3 - Fe organic amorphous; 4 - Fe a inorganic amorphous iron; all shaded area - Free iron (Fe d)]

Типы распределения аморфных форм соединений железа указывают на различные окислительно-восстановительные условия в изученных почвах, что является причиной различий в подвижности железа и его накопления в ортштейнах. Последние образуются в условиях сезонного поверхностного увлажнения и достаточно ограниченного выноса железа при быстрой сработке талых вод и длительного периода иссушения. Содержание и профильное распределение форм соединений железа отражают проявление ведущих процессов в элювозёмах: поверхностное оглеение, сегрегация, глеевое обезжелезнение.

Проведенные исследования показали, что надежным диагностическим критерием выделения разных типов элювозёмов является: 1) формирование на поверхности органогенных горизонтов; 2) форма перехода элювиального горизонта к подстилающей породе суффозионно-просадочного генезиса; 3) распределение и состав ортштейнов; 4) формы соединений железа, соответствующие проявлению различия условий водного режима.

Почвы мелких западин – элювозёмы дерновые – можно рассматривать как одну из начальных стадий развития элювозёмов с небольшим по мощности гумусово-аккумулятивным горизонтом. Морфологически элювиальный горизонт в них не имеет резко выраженной белесой окраски, но характеризуется таким же значительным и глубоким элювиальным обеднением илистой фракцией, обменными катионами, кислой реакцией среды, как и в других исследованных элювозёмах. Однако в элювозёмах дерновых меньше ортштейнов, они сосредоточены близко к поверхности, содержат много оксидов марганца; свободное железо накапливается в верхней части элювиальной толщи почв.

Элювоземы метаморфические формируются в западинах в зоне свободного латерального оттока продуктов педогенеза по поверхности литологического барьера. Диагностическим для их выделения является небольшой по мощности метаморфический горизонт – зона растрескивания и переорганизации в циклах иссушения–увлажнения суффозионно-текстурного горизонта. Здесь уже гумусовый горизонт полностью замещается элювиальным, содержание ортштейнов увеличивается, снижается в них содержание оксидов марганца. С увеличением размеров и оформлением плоского днища западины латеральный отток влаги замедляется, а контрастность окислительно-восстановительных условий в сезонных и климатических циклах повышается. В центрах таких западин и по периферии плоского днища создаются условия для активизации сегрегационных процессов. В формирующихся конкреционных элювозёмах содержание ортштейнов может достигать более 10%. Природа элювиального горизонта таких почв в большей степени сегрегационно-отбеленная: ортштейны разных размеров и состава равномерно распределены во всей его толще. Элювозёмы глеевые завершают ряд элювиальных почв западин, в которых проявляется контрастный режим иссушения–увлажнения. Глееобразование становится ведущим почвообразующим процессом и сопровождается обезжелезнением верхней толщи, трансформацией новообразований, резко обедненных оксидами марганца, что свидетельствует о продолжительности восстановительных условий.

Глееобразование и аккумуляция перегной сменяются в западинах застойного увлажнения накоплением грубого органического вещества с остатками древесины, насыщенного влагой иловато-перегнойных горизонтов под ивняковыми, сабельниково-ивняковыми зарослями, и последующим переходом их в заболоченные сообщества. В колочных западинах постоянного избыточного увлажнения при увеличении их размеров формируются мезотрофные болота с торфяными низинными почвами с мощностью торфа 100–120 см. Мелкие понижения на пашне не пригодны для посевов, поскольку сформированный в них водоупор способствует поверхностному переувлажнению почв весной и вымоканию посевов.

Заключение

Почвы западин Обь-Томского междуречья формируются под влиянием переувлажнения поверхностными водами. В зависимости от размеров водосборной площади западин, возможности сброса приточно-поверхностной влаги и скорости ее сработки формируются разные типы временных гидрологических режимов и соответствующие им комплексы почв. Почвенный покров западин разной глубины и размеров представлен рядом почв с последовательным развитием элювиального горизонта и его трансформацией в глеевый. Элювиальное оглеение, латеральный вынос продуктов педогенеза и сегрегационное отбеливание обусловили формирование палево-белесых элювиальных горизонтов значительной (60–70 см) мощности. В соответствии с Классификацией почв России почвы отнесены к отделу элювиальных.

Литература

1. Мильков Ф.Н. Роль суффозии в развитии рельефа юга Рязанской области // Учен. зап. МГУ. 1946. Вып. 119, кн. 2. С. 75–99.
2. Занин Г.В. О происхождении западин Окско-Донской равнины // Труды Ин-та географии АН СССР. 1952. Вып. 54. С. 44–51.
3. Герасимов И.П., Зонн С.В. Подзол и глей; лессиве, псевдоглей и псевдоподзол: к приоритету генетических понятий // Почвоведение. 1971. № 8. С. 118–129.
4. Зонн С.В. Генетические особенности буроземообразования и псевдоподзоливания // Буроземообразование и псевдоподзоливание в почвах Русской равнины. М. : Наука, 1974. С. 9–76.
5. Duchafour P. Pedology: pedogenesis and classification. London : George Allen and Unwin, 1982. 448 p.
6. Driessen P.M., Dudal R. The major soils of the world. Lecture notes on their geography, formation, properties and use. 1991. Belgium : Wageningen University, The Netherlands and Katholieke Universiteit Leuven, 310 p.
7. Базилевич Н.И. Лесостепные солоды. М. : Наука, 1967. 96 с.
8. Ахтырцев Б.П. Особенности почв западин Среднерусской возвышенности и Тамбовской равнины // Почвоведение. 1974. № 9. С. 14–26.
9. Зайдельман Ф.Р. Процесс глееобразования и его роль в формировании почв. М. : Изд. МГУ, 1998. 316 с.
10. Зайдельман Ф.Р., Шваров А.П., Гинзбург Т.М. Генезис, гидрология и свойства переувлажненных поверхностными водами почв мезопонижий севера Рязанской лесостепи // Почвоведение. 2007. № 9. С. 1029–1040.
11. Попов Т.И. Происхождение и развитие осинового куста в пределах Воронежской губернии // Труды Докучаевского почвенного комитета. 1914. Вып. 2. 172 с.
12. Почвенная карта мира. Рим : ООН, ФАО-ЮНЕСКО, 1990. 136 с.
13. Почвенная номенклатура и корреляция / сост. П.В. Красильников. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 1999. 435 с.
14. Почвенный справочник / пер. с фр. И.В. Ковда. Смоленск : Ойкумена, 2000. 484 с.
15. Таргульян В.О., Герасимова М.И. Мировая коррелятивная база почвенных ресурсов: основа международной классификации и корреляции почв. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2007. 278 с.

16. *World reference base for soils resources framework for international classification, correlation and communication*. FOOD and Agricultural Organization of the United National. Rome, 2006. 128 p.
17. *Классификация и диагностика почв России*. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
18. Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. Почвы Обь-Томского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 3 (15). С. 16–8.
19. Чернова Н.А., Пологова Н.Н. Фитоценоотическое разнообразие осиново-березовых колков Обь-Томского междуречья // Материалы международной конференции «Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы», посвящ. памяти Ю.А. Львова. Томск, 2012. С. 296–300.
20. Ариунукина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М. : Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
21. *Теория и практика химического анализа почв* / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
22. Зонн С.В. Железо в почвах. М. : Наука, 1982. 208 с.
23. Водяницкий Ю.Н., Шоба С.А. Дискуссионные вопросы интерпретации результатов химической экстракции соединений железа из почв // Почвоведение. 2014. № 6. С. 697–704.
24. Зайдельман Ф.Р., Никифорова А.С. Генезис и диагностическое значение новообразований почв лесной и лесостепной зон. М. : Изд-во Моск. ун-та, 2001. 216 с.
25. Водяницкий Ю.Н. Диагностика переувлажненных минеральных почв // Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева. М., 2008. 143 с.
26. Дюкарев А.Г. Ландшафтно-динамические аспекты таёжного почвообразования в Западной Сибири. Томск : Изд-во НТЛ, 2005. 284 с.
27. Корсунов В.М., Орлов А.Д. Агрофизические свойства глубокоподзолённых почв Салаира и их противоэрозийная устойчивость // Водная эрозия почв Сибири. Новосибирск : Наука, 1975. С. 144–151.
28. Степанцова Л.В., Волохина В.П. Характеристика химических свойств темно-серых почв на двучленных отложениях Тамбовской области // Вестник ТГУ. 2012. Т. 17, вып. 2. С. 746–749.
29. Самофалова И.А., Рогова О.Б., Лузянина О.А. Использование группового состава соединений железа для диагностики горных почв Среднего Урала // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2015. Вып. 79. С. 111–136.
30. Водяницкий Ю.Н. Химия и минералогия почвенного железа. М. : Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева, 2002. 236 с.
31. Карманова Л.А. Общие закономерности соотношения и распределения форм железа в основных генетических типах почв // Почвоведение. 1978. № 7. С. 49–62.

*Поступила в редакцию 17.04.2016 г.; повторно 27.07.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.*

Авторский коллектив:

Дюкарев Анатолий Григорьевич – д-р геогр. наук, зав. отделением экологических исследований Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: dag@imces.ru

Пологова Нина Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: pologova@imces.ru

Dyukarev AG, Pologova NN. Eluvial soils of depressions at the Ob-Tom interfluvium (the subtaiga zone of Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):6-25. doi: 10.17223/19988591/35/1 In Russian, English summary

Anatoly G. Dyukarev, Nina N. Pologova

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

Eluvial soils of depressions at the Ob-Tom interfluvium (the subtaiga zone of Western Siberia)

Closed depressions are widespread on plains composed of loess loam in different natural zones. Questions of genesis and classification of soils with light-colored acid eluvial horizons formed in depressions are still discussed. These soils cannot be identified as solchods due to the absence of carbonates or as podsolchic soils due to the lack of illuvial horizon. Our article is devoted to the study of eluvial soils in depressions in the area between the Ob' and Tom' rivers (Tomsk Region, Russia). According to the Russian soil classification, the studied soils of depressions with light acid eluvial horizons and a sharp boundary of transition to bedrock were assigned to a great group of eluvial soils - eluvozems. Our aim was to clarify the characteristics of soils and their diagnostics.

We studied soils in depressions typical of the territory, differing in size and duration of water stagnation. We established that modern processes in eluvozems take place against the background of deep lithogenic differentiation of the soil profile, acquired during the previous suffusion-subsidence stage of the depression formation. The soil of small depressions (sod eluvozems) can be considered as one of the initial stages of eluvozem development. The eluvial horizon is not absolutely light-colored, but in contrast to background grey soils, it is characterized by deep eluvial silt depletion, removal of exchangeable cations and acidic pH. The diagnostic feature is the accumulation of free iron and ortsteins with a high content of manganese oxides in the upper part of the eluvial profile.

Metamorphic eluvozems are formed in depressions with a flat bottom in the zone of free lateral outflow of pedogenesis products on the lithologic barrier surface. The diagnostic feature for their selection is a small metamorphic horizon that characterizes the transition zone of cracking of the suffusion-textural horizon during desiccation-wetting cycles. The humus horizon is substituted by an eluvial one, and ortstein content increases in the middle of the eluvial profile up to 2-4g per 100g of soil.

Concretionary eluvozems are formed with an increase in the depression size, stagnant-percolating moisture regime and, correspondingly, redox conditions. Ortstein content reaches 10-12g per 100g, and manganese oxide (MnO) content in their composition reduces. The maximum content of free iron corresponds to horizons with high content of concretions. The eluvial horizon is diagnosed as segregation-bleached. Gley formation is the leading soil process in long-term moisture depressions. Gley eluvozems are characterized by deep removal of free iron and sharp depletion of concretions by manganese oxides, indicating the duration of reductive conditions.

Depressions occupied by aspen-birch forest patches play an important role in biodiversity conservation. Ploughed small depressions are unsuitable for crops since the formed aquitard causes spring stagnation of snowmelt waters and surface waterlogging.

Acknowledgments: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 12-04-01154-a).

The article contains 5 Figures, 1 Table, 31 References.

Key words: closed depressions; eluvozem; eluvial gleying; iron oxides.

References

1. Mil'kov FN. Rol' suffozii v razvitii rel'efa yuga Ryazanskoy oblasti [The role of suffusion in the terrain development of the south of Ryazan oblast]. *Uchenie Zapiski Moscow State University*. 1946;119(2):75-99. In Russian
2. Zanin GV. O proiskhozhdenii zapadin Oksko-Donskoy ravniny [On the origin of depressions of the Oka-Don plain]. *Trudy instituta geografii AN SSSR – Proceedings of the Institute of Geography of the AS of the USSR*. 1952;54:44-51. In Russian
3. Gerasimov IP, Zonn SV. Podzol i gley; lessive, psevdogley i psevdopodzol: k prioritetu geneticheskikh ponyatiy [Podsol and gley; lessive, pseudogley and pseudopodzol: on the priority of genetic concepts]. *Pochvovedenie*. 1971;8:118-129. In Russian
4. Zonn SV. Geneticheskie osobennosti burozemoobrazovaniya i psevdopodzolizatsiya [Genetic features of burozem formation and pseudopodzolization]. In: *Burozemoobrazovanie i psevdopodzolizatsiya v pochvakh Russkoy ravniny* [Burozem formation and pseudopodzolization in soils of the Russian plain]. Moscow: Nauka Publ.; 1974. pp. 9-76. In Russian
5. Duchaufour P. Pedology: pedogenesis and classification. London: George Allen and Unwin; 1982. 448 p.
6. Driessen PM, Dudal R. The major soils of the world. Lecture notes on their geography, formation, properties and use. Belgium: Wageningen University, The Netherlands and Katholieke Universiteit Leuven; 1991. 310 pp.
7. Bazilevich NI. Lesostepnye solodi [Forest-steppe solods]. Moscow: Nauka Publ.; 1967. 96 p. In Russian
8. Akhtyrtsev BP. Osobennosti pochv zapadin Srednerusskoy vozvysheynosti i Tambovskoy ravniny [Soil characteristics of depressions of the Central Russian Upland and the Tambov Plain]. *Pochvovedenie*. 1974;9:14-26. In Russian
9. Zaydel'man FR. Protsess gleobrazovaniya i ego rol' v formirovaniy pochv [Process of gley formation and its role in soil formation]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1998. 316 p. In Russian
10. Zaydel'man FR, Shvarov AP, Ginzburg TM. Genesis, hydrology, and properties of soils in mesodepressions waterlogged by surface water in the northern Ryazan forest-steppe. *Eurasian Soil Science*. 2007;40(9):917-927. doi: [10.1134/S1064229307090013](https://doi.org/10.1134/S1064229307090013)
11. Popov TI. Proiskhozhdenie i razvitie osinovykh kustov v predelakh Voronezhskoy gubernii [The origin and development of aspen bushes within the province of Voronezh]. *Trudy Dokuchaevskogo Pochvennogo Komiteta – Proceedings of Dokuchaev Soil Committee*. 1914;2:1-172. In Russian
12. *Soil map of the world*. FAO-UNESCO-ISRIC. Revised Legend. *World Soil Resources Report 60*. Rome: FAO; 1990. 136 p.
13. Pochvennaya nomenklatura i korrelyatsiya [Soil nomenclature and correlation]. Krasil'nikov PV, editor. Petrozavodsk: KarNTs RAN Publ.; 1999. 435 p. In Russian
14. *Referentiel pedologique*. Kovda IV, translated from French. Gerasimova MI, editor. Smolensk: Oykumena Publ.; 2000. 484 p. In Russian
15. Targul'yan VO, Gerasimova MI. Mirovaya korrelyativnaya baza pochvennykh resursov: osnova mezhdunarodnoy klassifikatsii i korrelyatsii pochv [World correlative base of soil resources: the basis of the international soil classification and correlation]. Moscow: Publishing House KMK; 2007. 278 p. In Russian
16. *World reference base for soils resources: A framework for international classification, correlation and communication*. Rome, Italy: Food and Agriculture Organization of the United Nations; 2006. 128 p.
17. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI, editors. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian

18. Dyukarev AG, Pologova NN. Soils of Ob-Tom interfluvium. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;3(15):16-37. In Russian, English summary
19. Chernova NA, Pologova NN. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie osinovo-berezovykh kolkov Ob'-Tomskogo mezhdurech'ya [Phytocenotic diversity of aspen-birch patches of the Ob-Tom interfluvium]. *Materialy mezhdunarodnoy konferentsii «Biogeotsenologiya i landshaftnaya ekologiya: itogi i perspektivy» [Biogeocenology and landscape ecology: results and prospects in the memory. Proc. of the Int. Conf.]*. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2012. pp. 296-300. In Russian
20. Arinushkina EV. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv [Guidance on chemical analysis of soils]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1970. 487 p. In Russian
21. *Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* [Theory and practice of soil chemical analysis]. Vorob'eva LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
22. Zonn SV. Zhelezo v pochvakh [Iron in soils]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 208 p. In Russian
23. Vodyanitskiy YuN, Shoba SA. Disputable issues in interpreting the results of chemical extraction of iron compounds from soils. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(6):573-580. doi: [10.1134/S106422931406009X](https://doi.org/10.1134/S106422931406009X)
24. Zaydel'man FR, Nikiforova AS. Genesis i diagnosticheskoe znachenie novoobrazovaniy pochv lesnoy i lesostepnoy zon [Genesis and diagnostic significance of new soil formations in forest and forest-steppe zones]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2001. 216 p. In Russian
25. Vodyanitskiy YuN. Diagnostika pereuvlazhnennykh mineral'nykh pochv [Diagnostics of waterlogged mineral soils]. *Trydi Pochvennogo Institytata imeni VV Dokuchaeva – Proceedings of VV Dokuchaev Soil Science Institute*. 2008;1-143. In Russian
26. Dyukarev AG. Landshaftno-dinamicheskie aspekty taezhnogo pochvoobrazovaniya v Zapadnoy Sibiri [Landscape and dynamic aspects of taiga soil formation in Western Siberia]. Tomsk: NTL Publ.; 2005. 284 p. In Russian
27. Korsunov VM, Orlov AD. Agrofizicheskie svoystva glubokopodzolennykh pochv Salaira i ikh protiverozionnaya ustoychivost' [Agrophysical properties of deeply podsolized soils of Salair and their antierosion stability]. In: *Vodnaya eroziya pochv Sibiri* [Water erosion of soils in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1975. pp. 144-151. In Russian
28. Stepansova LV, Volokhina VP. Characteristic of chemical properties of dark grey soils on two-layer adjournment of Tambov region. *Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences*. 2012;2:746-749. In Russian, English Summary
29. Samofalova IA, Rogova OB, Luzyanina OA. The use of group composition of iron compounds for diagnostics of mountain soils in the Middle Urals. *Byulleten' Pochvennogo instituta imeni VV Dokuchaeva*. 2015;79:111-136. In Russian, English Summary
30. Vodyanitskiy YuN. Khimiya i mineralogiya pochvennogo zheleza [Chemistry and mineralogy of the soil iron]. *Trydi Pochvennogo Institytata imeni VV Dokuchaeva – Proceedings of VV Dokuchaev Soil Science Institute*. 2002;1-236. In Russian
31. Karmanova LA. Obshchie zakonomernosti sootnosheniya i raspredeleniya form zheleza v osnovnykh geneticheskikh tipakh pochv [General patterns of correlation and distribution of iron forms in the main genetic soil types]. *Pochvovedenie*. 1978;7:49-62. In Russian

Received 17 April 2016; Revised 27 July 2016;

Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016

Author info:

Dyukarev Anatoly G, Dr. Sci. (Geogr.), Head of the Department of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: dag@imces.ru

Pologova Nina N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: pologova@imces.ru

УДК 631.471

doi: 10.17223/19988591/35/2

Т.В. Раудина, С.В. Лойко, И.В. Крицков, А.Г. Лим

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

Сравнение состава почвенных вод мерзлых болот Западной Сибири, полученных различными методами

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ
в рамках научного проекта № 16-34-60203 мол_а_дк.

Свойства и состав почвенных вод могут значительно различаться в зависимости от способа выделения и места пробоотбора. В ходе проведенных исследований рассмотрены и сравнены попарно методы отбора почвенных вод (самоизливание – вакуумная фильтрация, прессование – вакуумная фильтрация) на ключевых участках «Тазовский», «Ханымей». Определив некоторые показатели (рН, электропроводность, РОУ, НРОУ, SO_4^{2-} , Cl^- , Na, Mg, Ca, K, Fe, Al в почвенных водах, отобранных различными методами), отмечена значимая разница, в отдельных случаях связанная с глубиной отбора пробы и положением почвы в болотном ландшафте. Установлено, что для верховодок характерны более высокие значения параметров по сравнению с вакуумированными растворами. Так, число значимо различающихся превышений параметра в верховодке над вакуумным фильтратом равно 22, обратных случаев зафиксировано 8. При сравнении средних концентраций растворов, отобранных прессованием и вакуумной фильтрацией, отмечаются различия в 61% случаев (в 44 парах из 72 полученные значения с использованием свечей больше). Верховодка и вакуумированные воды различаются с фактором 1,5, а отпрессованные с вакуумированными – с фактором 1,6. Это может быть связано с различным соотношением почвенной влаги, извлекаемой различными методами. Вакуумная фильтрация – наименее нарушающий метод изучения жидкой фазы, однако при большом объеме работ имеет ограниченное применение, уступая отбору самоизливающихся вод. Закономерности неоднородности состава почвенных вод как внутри ключевых участков, так и между ними фиксируются и совпадают по результатам всех перечисленных методов, что позволяет использовать их вместе.

Ключевые слова: почвенные растворы; верховодки; торфяные олиготрофные почвы; прессование и вакуумная фильтрация.

Введение

Заболоченность Западной Сибири – феномен мирового масштаба, который заключается как в площади, занимаемой болотами, так и их общепризнанной роли в регуляции глобального климата [1–5]. Западносибирские

болота существенно влияют на потоки растворенных органических веществ и связанных с ними элементов с суши в Карское море, тем самым внося вклад в геохимическое состояние Северного Ледовитого океана и параметры биологической продукции в нём [6–9]. Потепление климата в будущем [10–15] может вызвать изменение характера влияния болот на химические параметры дренирующих их водотоков. К настоящему времени черты этих изменений малопонятны, поэтому существует задача изучения механизмов и масштаба влияния болот на гидрохимию водотоков. Очевидно, что ключевым объектом исследований при решении данной задачи являются почвенные (болотные) воды, которые представляют начальное звено формирования гидрохимического стока с болот.

Гидрохимия болотных вод Западно-Сибирской равнины лучше изучена в её немерзлотной части [16–24], водам мерзлых болот посвящено значительно меньше работ. Также во многих исследованиях отбор воды обычно производится путем самоизливания. В то же время в криолитозоне прогнозируется более существенное потепление, чем в районах, расположенных южнее [25, 26]. Показано, что потепление климата не приведет напрямую к значительному увеличению скорости деструкции торфа [27], поэтому основные изменения могут быть связаны с увеличением мощности деятельного слоя и изменением гидрологического режима, что особенно актуально для мерзлых болот, занимающих до 29% площади водосборов в южной тундре и до 40–70% в северной тайге [28–29] и обладающих существенным потенциалом роста объема деятельного слоя за счёт увеличения глубины протаивания. В условиях ограниченного вклада грунтовых вод в формирование стока рек криолитозоны мерзлые болота выступают доминирующим стокоформирующим элементом ландшафта, определяя гидрохимические параметры озёр и рек [3, 30–32]. Всё вышесказанное делает актуальным изучение почвенных вод мерзлых болот для целей прогнозирования изменения гидрохимических параметров водных объектов севера Западной Сибири в условиях меняющегося климата, а также и в случае увеличения антропогенной нагрузки на данную территорию.

В ходе многочисленных исследований растворов минеральных почв установлено, что их химические свойства могут различаться в зависимости от выбранного метода выделения раствора [33–39]. Это связано как с различной степенью нарушения равновесия в системе фаз «твёрдая – жидкая – газообразная», так и с выделением воды разной степени связанности с твёрдой фазой, что является следствием прилагаемого давления. Пробоотбор болотных вод для последующего анализа обычно осуществляется путём заложения шурфов и скважин, куда вода поступает путём самоизливания. Это соответствует диапазону влажности от полной до наименьшей влагоемкости (гравитационная и частично капиллярная влага). Вода, более прочно связанная с твёрдой фазой (плёночно-капиллярная, плёночная), не участвует в формировании пробы, что ограничивает представления о дифференциации

химического состава подвижных вод в зависимости от прочности их связи. В связи с этим при исследовании почвенных вод стояла задача сравнения методов нативного пробоотбора и выбора среди них наиболее оптимального для условий мерзлых болот, что и стало целью работы, результаты которой приводятся в настоящей статье.

Материалы и методики исследования

Разнообразие мерзлых болот криолитозоны Западной Сибири сводится к двум основным морфогенетическим типам: бугристые и полигональные [3]. Исследования 2014–2015 гг. включали выбор репрезентативных ключевых участков на аналогичных мерзлых болотах, извлечение почвенных вод с разных глубин несколькими методами и последующее определение химических и физико-химических свойств, а также обработку полученных результатов с использованием статистического анализа.

В подзоне южной тундры воды отбирали с трёх участков полигонального болота («Тазовский»: 67°22'N, 78°39'E): из торфяных мерзлотных олиготрофных почв на непросевших полигонах с мощностью деятельного слоя от 25 до 40 см; из аналогичных почв межполигональных мочажин (трещин) с мощностью деятельного слоя до 50 см; из магистральных мочажин, выводящих воды с болота. В северной тайге – на плоскобугристом болоте (участок «Ханымей»; 63°47'N, 75°38'E), из торфяных олиготрофных мерзлотных почв с деятельным слоем глубиной до 35–40 см и из мочажин, которые не имели мерзлоты, вплоть до минеральных горизонтов, залегающих на глубинах 70–110 см.

Отбор почвенных растворов осуществлялся из деятельного слоя торфяных почв тремя способами: 1) отжимом в титановом прессе образцов торфа, отобранных в почвенных разрезах с различных глубин по профилю; 2) вакуумной фильтрацией с помощью керамических свечей SDEC с размером пор ≈ 2 мкм, которые устанавливали горизонтально в стенку почвенного разреза или в скважину с помощью спицы на глубину 15 см, после чего разрез или скважина заполнялись изъятым ранее торфом. Свеча поглощала воду благодаря вакууму, создаваемому в принимающей емкости путем откачки воздуха насосом, прикладываемое всасывающее давление составляло 0,7–0,9 бар; 3) отбором самоизливающихся вод в почвенный разрез, вскрывающий верхнюю часть горизонта надмерзлотной верховодки.

Первый метод позволяет получить почвенный раствор значительно быстрее второго, где процесс может занимать иногда и до 2–3 суток в зависимости от влажности. Но вакуумный метод наиболее приближен к естественным условиям, так как минимизирует контакт с атмосферным воздухом и может быть использован для наблюдений за сезонной и межгодовой динамикой гидрохимических параметров почвенных растворов. Почвенные воды, полученные третьим методом, наиболее схожи по составу к тем, которые уча-

ствуют в формировании стока, питают ручьи и озера, ведь именно верхние слои торфа обладают наибольшей горизонтальной водопроницаемостью [3].

Пробы отбирались по следующей схеме. В 2014 г. почвенные растворы получены прессованием и вакуумной фильтрацией для пары горизонтов аналогичных торфяных почв. А именно самого верхнего (диапазон 0–10/15 см) и самого глубокого, залегающего непосредственно над горизонтом мерзлого торфа, что может стать основанием для выявления внутрипрофильной неоднородности химического состава водной фазы в дальнейшем. В 2015 г. пробы вод извлекали керамическими свечами и из аналогичных разрезов образцы верховодки. Всего отобрано и проанализировано около 80 образцов вод.

Отобранные образцы вод непосредственно в полевых условиях пропускались через фильтры диаметром 0,45 мкм (Merk Millipor) и консервировались для последующих лабораторно-аналитических исследований. При определении химических и физико-химических показателей использовались следующие методы: pH – потенциометрический; удельная электропроводность – кондуктометрический; содержание растворенного органического (POY) и неорганического (HPOY) углерода – каталитическое окисление (TOC-VCSN, SHIMADZU, Япония); SO_4^{2-} , Cl^- – ионная хроматография (DIONEX ICS-2000); Na, Mg, Ca, K, Fe, Al – с помощью масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (ICP-MS, Agilent 7500 CE, США).

Результаты исследования и обсуждение

В зависимости от выбранного метода получения вод из торфяных почв мерзлых болот расхождения в значениях отдельных химических параметров могут достигать существенных величин. Полученные нами результаты показали расхождение в химических параметрах вод в зависимости от выбранного метода их получения. Вакуумная фильтрация, позволяющая отбирать почвенный раствор по профилю без извлечения образца, имеет ограниченное применение, так как занимает довольно длительное время и требует большого количества керамических свечей. Поэтому неизбежно применение иных методов при картографировании химических параметров почвенных вод, а при этом важно знать особенности состава, получаемого каждым способом. Также сравнение разных методов позволяет приблизиться к пониманию дифференциации химического состава в зависимости от форм связи воды с твердой фазой. Ниже приведены результаты сравнения некоторых химических параметров вод, полученных вакуумной фильтрацией, с верховодками, а затем с отпрессованными водами.

Почвенные растворы и верховодки. На рис. 1 представлены средние величины рассматриваемых показателей ($M \pm SD$) и их различие в зависимости от используемого метода отбора почвенных вод (почвенные растворы, отобранные вакуумной фильтрацией и их положения в рельефе самоизливания – верховодки) и типа болотной микроформы (бугор/полигон, мочажина). Для

участка «Тазовский» сравнивали 8 параллельных пар образцов, а для участка «Ханымей» – 12 параллельных пар.

На участке «Тазовский» содержание РОУ колеблется в широких пределах – от 42 мг/л в мочажине до 97 мг/л на полигоне и в 1,5 раза больше в верховодке по сравнению с раствором. Для участка «Ханымей» столь высоких различий не наблюдается, что подтверждается статистически ($z = -0,927$; $p = 0,354$). Значения pH в почвенных растворах независимо от положения в ландшафте на 0,2–0,7 единицы выше, чем в самоизливающихся водах. Уровень pH почвенных растворов, отделенных от твердых фаз почвы, может сохраняться в течение 3–6 месяцев, что свидетельствует о существовании устойчивого равновесия в растворе, в том числе и с газовой фазой [36]. Электропроводность больше во всех случаях в верховодках, особенно на полигональном болоте. В торфяных олиготрофных почвах величина РОУ в значительной мере определяет pH и электропроводность за счёт низкомолекулярных органических кислот, проявляется слабая зависимость: чем больше углерода, тем меньше pH ($r^2 = 0,63$) и выше электропроводность ($r^2 = 0,54$). Низкомолекулярные органические кислоты – один из главных факторов кислотности [40] и электропроводности рассматриваемых почв. Подобные зависимости характерны и для озёр, питающихся водами с плоскобугристых болот, что указывает на низкую трансформацию почвенно-болотных вод при их поступлении в озёра [41–42]. Повышенное содержание РОУ в верховодках объясняется тем, что, заполняя разрез или скважину, вода проходит большую дистанцию в толще торфа, чем при заполнении свечи. Поэтому и количество выщелачивающихся органических веществ из торфа выше. Этим объясняются повышенные концентрации в верховодках и иных элементов (Fe, Al, K, Na, Mg, Ca).

Выбор метода отбора не имеет существенного значения для концентраций Ca, Mg на полигонах и буграх. В мочажинах же различные методы дают расхождение концентраций по Ca более чем в 1,5 раза. При этом в мочажинах полигонального болота содержание Ca выше в верховодке, а в мочажине бугристого – в почвенном растворе. Это может быть связано в целом с более высоким уровнем содержания Ca в водах полигонального болота, что позволяет Ca выщелачиваться, в отличие от плоскобугристого болота, где он находится преимущественно в растворах более связанных форм влаги. Содержание Fe, Al, Na и K в верховодках в целом выше, чем в почвенных растворах. При этом наиболее сильно почвенные верховодки отличаются от почвенных растворов по содержанию Na и K (1,5–3 раза), это может объясняться тем, что данные элементы не образуют малоподвижных комплексов с органическими веществами.

Изученные параметры в целом имеют более высокие значения в верховодках. Так, число достоверно различающихся превышений параметров в верховодке над фильтратом, полученным вакуумным способом, равно 22, в то время как с помощью свеч – только в 8 случаях. Если сравнивать ключе-

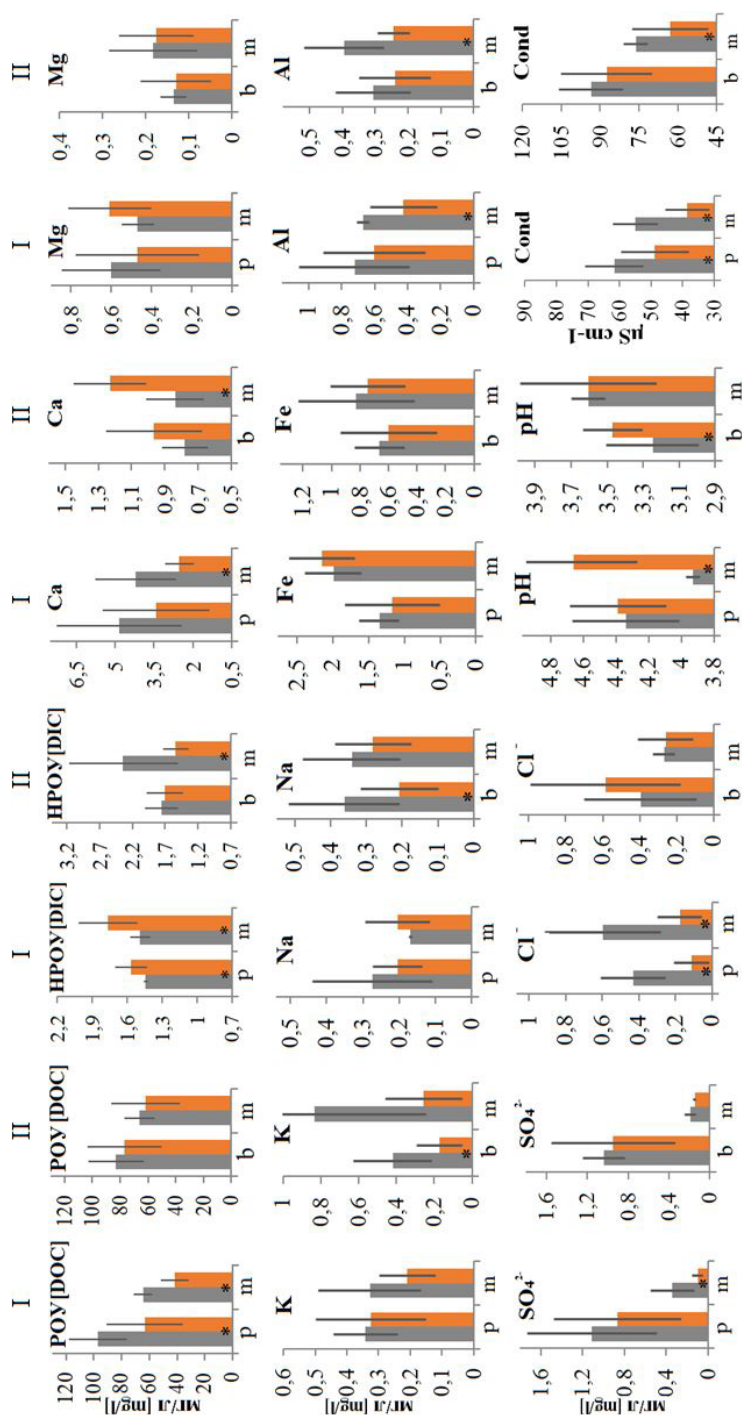


Рис. 1. Сравнение некоторых химических параметров почвенных вод, отобранных методами вакуумной фильтрации и самоизливания (верховодка) в 2014 г.; p, b, m – полигон, бугор и мочажина соответственно; I – участок «Газовский», II – участок «Ханымей»

*Статистически значимые различия между рассматриваемыми методами ($p < 0.05$)

[Fig. 1. Comparison of some chemical parameters of superpermafrost water and soil solution sampled by vacuum filtration: p, b, m - polygon, mound and hollow respectively, I - Key site "Tazovsky", II - Key site "Khanymey". On the X axis - Polygon, mound and hollow, on the Y axis - mg/L.

*Significant differences between these methods ($p < 0.05$)

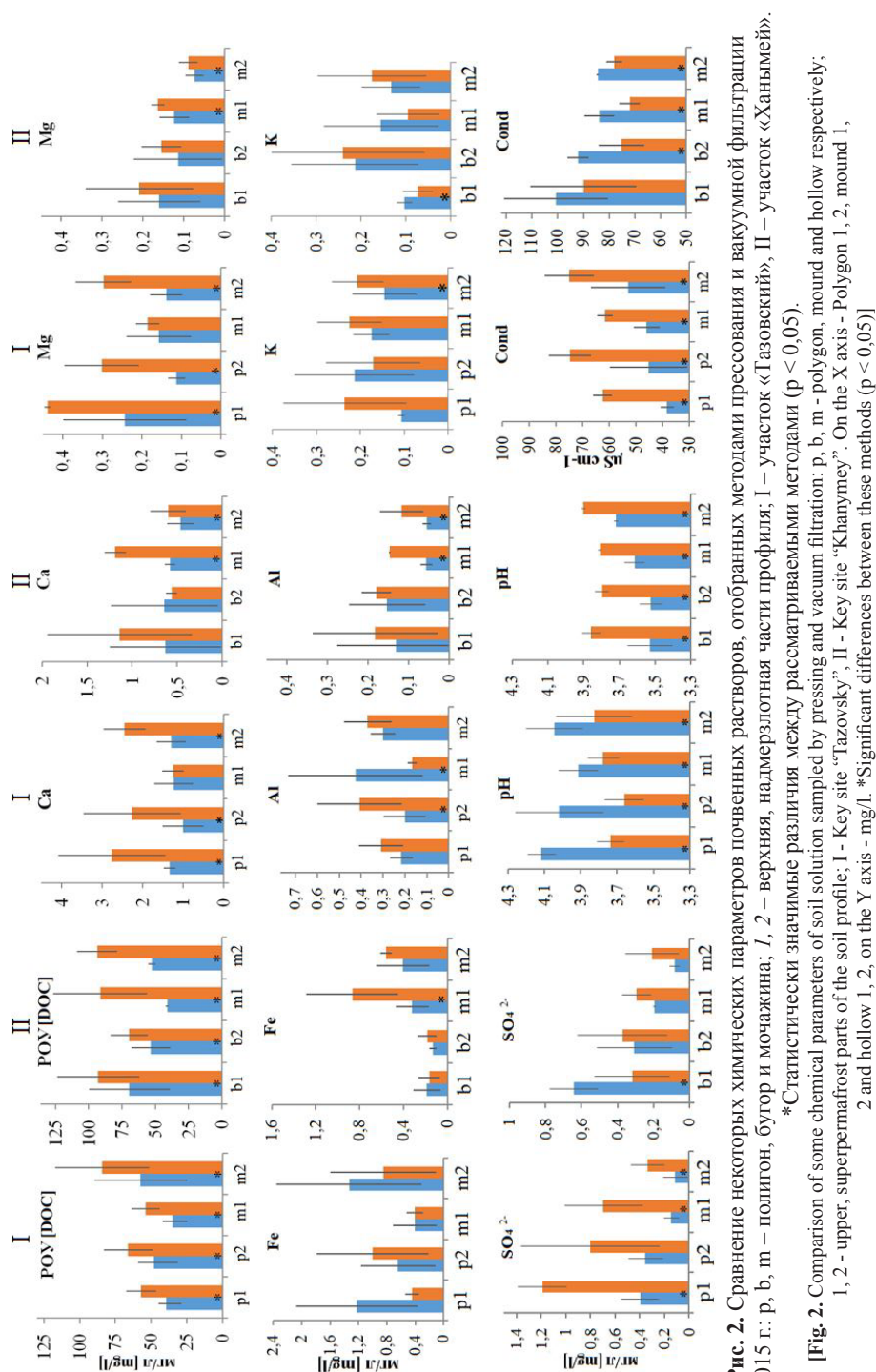
вые участки, то чаще значимо различаются параметры между собой на полигональном болоте («Тазовский»), чем на плоскобугристом («Ханымей»). Форма микрорельефа не оказывает влияния на количество встреч достоверных различий; так, 15 случаев приходится как на полигоны / бугры, так и на мочажины. При этом в целом в мочажинах средняя величина различия результатов сравниваемых пар методов выше, чем на полигонах / буграх (1,6 против 1,4 раза соответственно). Для мочажин по сравнению с полигонами / буграми характерны более низкие значения РОУ, сульфатов и электропроводности (в связи с большей проточностью), все остальные показатели ведут себя не так однозначно. Описанные различия в концентрациях могут объясняться тем, что верховодки представлены смешанной влагой, которая залегает над толщей мерзлоты и отражает особенности химического состава торфяного профиля в целом, а мочажины имеют большие коэффициенты водоотдачи, особенно проточные, поэтому выщелачивающиеся с прилегающих повышений элементы будут находиться в большей концентрации в воде в гравитационном состоянии.

Состав верховодки в целом отличается от состава почвенного раствора, полученного вакуумной фильтрацией, за исключением некоторых элементов (Mg, Fe, Al), концентрации которых достоверно не различаются. Поэтому получаемые в ходе исследований значения концентраций элементов будут зависеть от выбранного метода, а также положения в болотном микроландшафте, однако однозначно закономерных различий между двумя рассмотренными методами не выявлено.

Отжим и вакуумная фильтрация. Вторая пара рассмотренных методов (отжим и вакуумная фильтрация) даёт представления о более связанных формах почвенной влаги с твёрдой фазой. При воздействии пресса на почвы происходит нарушение их естественного сложения, что может сопровождаться смещением присущего равновесия в соотношениях газ – твёрдая – жидкая фазы и как следствие изменение состава и свойств получаемых почвенных растворов. Метод вакуумной фильтрации также имеет некоторые особенности; так, нужно учитывать, что малые размеры пор свечей ведут к их забиванию. Некоторые исследователи утверждают, что существует опасность выветривания материала фильтра, сопровождающаяся выщелачиванием ряда элементов [43], однако другие источники свидетельствуют о противоположном [36]. На участках «Тазовский» и «Ханымей» изучено по 12 параллельных пар образцов.

На рис. 2 отображены средние значения концентраций элементов ($M \pm SD$) и их сравнение с учетом выбранного метода. Графики также дают представление о содержании рассматриваемых показателей в пространстве: по профилю (верхняя и надмерзлотная части профиля) и внутри ландшафта (полигон / бугор и мочажина).

На основе выполненного сравнительного анализа выявлены некоторые особенности поведения изучаемых показателей. Так, отмечаются наибольшие значения практически всех параметров в почвенных растворах, ото-



бранных с помощью свеч, независимо от положения в рельефе и глубины отбора, за исключением Fe, Al, K, Na. Последние элементы ведут себя нестабильно, с большой вариабельностью значений и преобладанием в растворах, отобранных с помощью пресса, в некоторых из сопоставимых пар. Статистически значимые различия ($z = 1,99-2,2$; $p = 0,028-0,044$) между методами для отмеченных выше элементов встречаются не везде, чаще они наблюдаются в мочажинах. Что касается РОУ и таких биогенных элементов, как Ca, Mg, то достоверные различия в концентрациях прослеживаются как между методами, так и по глубине почвенного профиля в мочажине и на полигоне. Так, по содержанию Ca, Mg «вакуумные» почвенные растворы отличаются в большую сторону (более чем вдвое) от соответствующих, полученных путем отжима. Достоверные различия между значениями наблюдаются в 60% случаев. Для РОУ разброс концентраций между способами отбора меньше (не более чем в 2 раза), однако они достоверно отличаются ($z = 3,05-2,2$; $p = 0,008-0,027$) друг от друга. Большее количество органического углерода содержится в надмерзлотной части профиля (до 95 мг/л). Что касается pH и удельной электропроводности, то достоверное различие значений имеется, но явной, приуроченной к методам, ключевым участкам или формам микро-рельефа, – нет.

Рассмотрение расхождений результатов двух сравниваемых методов в зависимости от выбранного почвенного горизонта показывает, что в приповерхностном горизонте в среднем результаты различаются в 1,7 раза на полигонах / буграх и в 1,8 раза в мочажинах. В надмерзлотном же горизонте расхождения составили от 1,5 до 1,6 раза соответственно. Это связано с меньшим содержанием гравитационной влаги в приповерхностном горизонте, большей степенью дифференциации химического состава раствора в зависимости от степени его связи с твердой фазой.

Сравнение средних для этой группы методов показало, что статистически значимые различия между двумя изучаемыми и описанными выше методами наблюдаются в 61% случаев (в 44 парах из 72). Это подтверждает наше представление о вышесказанных особенностях каждого из методов отбора и дает основание полагать, что вакуумная фильтрация дает представление и о химическом составе более связанных форм почвенной влаги.

Полученные результаты показывают, что при интерпретации данных, а также сравнении результатов разных исследовательских групп необходимо учитывать способ отбора проб вод торфяных почв. Каждый из рассмотренных методов имеет свои преимущества. Так, при отборе почвенных вод методом вакуумной фильтрации происходит наименьшее нарушение почвенной толщи, поэтому можно изучать внутрипрофильную неоднородность химического состава водной фазы. Кроме того, данный метод пригоден и для длительных по времени исследований, так как керамическая свеча может долгое время находиться в почве, пока её поры не забьются тонкодисперсными частицами. Отбор самоизливающихся вод менее затратен и

может быть рекомендован для изучения пространственной вариабельности гидрохимических свойств верховодок. Верховодки наиболее идентичны составу тех вод, которые участвуют в формировании стока, питают ручьи и озера (извлекаемые при этом воды чаще представляют собой гравитационные).

Заключение

В зависимости от выбранного метода получения вод из торфяных почв мерзлых болот расхождения в значениях отдельных химических параметров могут достигать существенных величин. Концентрации элементов в верховодке достоверно отличаются от таковых в почвенном растворе, полученном вакуумной фильтрацией. Различия между этими двумя методами разнонаправленны, число достоверно различающихся превышений параметра в верховодке над вакуумным фильтратом равно 22, обратных случаев – 8. Сравнение почвенных растворов, отобранных керамическими свечами, с отпрессованными растворами показало более однонаправленные тренды – наибольшие значения практически всех параметров (в 44 парах из 72, за исключением концентраций Fe, Al, K, Na) получены в растворах, отобранных с помощью керамических свечей. Выявленные расхождения в параметрах почвенных вод, в зависимости от способа пробоотбора, связаны с различным соотношением извлекаемых категорий почвенной влаги в получаемом образце. Вакуумная фильтрация и прессование дают представление о составе более связанных форм почвенной влаги по сравнению с самоизливающимися верховодками.

Литература

1. Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слуга З.А., Толтышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула : Гриф и К°, 2001. 584 с.
2. Zakharova E.A., Kouraev A.V., Rémy F., Zemtsov V.A., Kirpotin S.N. Seasonal variability of the Western Siberia wetlands from satellite radar altimetry // Journal of Hydrology. 2014. № 512. P. 366–378.
3. Новиков С.М. Гидрология заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири. СПб. : Изд-во ВВМ, 2009. 549 с.
4. Friberg T., Soegaard H., Christensen T.R., Lloyd C.R., Panikov N.S. Siberian wetland: Where a sink is a source // Geophysical Research Letters. 2003. Vol. 30, № 21. P. 2129–2132.
5. Болота Западной Сибири: их роль в биосфере / под ред. А.А. Земцова, В.А. Земцова, Л.И. Инишевой, А.В. Мезенцева. Томск, 2000. 72 с.
6. Kirpotin S.N., Berezin A.E., Bazanov V.A., Polishchuk Yu.M., Vorobiov S.N., Mironycheva-Tokoreva N., Kosykh N., Volkova I.I., Dupre B., Pokrovsky O.S., Kouraev A., Zakharova E., Shirokova L., Mognard N., Biancamaria S., Viers J., Kolmakova M. Western Siberia wetlands as indicator and regulator of climate change on the global scale // Int. J. Environ. Studies. 2009. Vol. 66, № 4. P. 409–421.
7. Smith L.C., Beilman D.W., Kremenetski K.V., Sheng Y., MacDonald G.M., Lammers R.B., Shiklomanov A.I., Lapshina E.D. Influence of permafrost on water storage in West Siberian

- peatlands revealed from a new database of soil properties // *Permafrost Periglac. Process.* 2012. Vol. 23, № 1. P. 69–79.
8. *Amon R.M.W., Meon B.* The biogeochemistry of dissolved organic matter and nutrients in two large Arctic estuaries and potential implications for our understanding of the Arctic Ocean system // *Marine Chemistry.* 2004. Vol. 92. P. 311–330.
 9. *Суханова И.Н., Флинт М.В., Сергеева В.М., Кременецкий В.В.* Фитопланктон юго-западной части Карского моря // *Океанология.* 2011. Т. 51, № 6. С. 1039–1053.
 10. *Frey K.E., McClelland J.W.* Impacts of permafrost degradation on Arctic river biogeochemistry // *Hydrol. Process.* 2009. Vol. 23. P. 169–182.
 11. *Prowse T.D., Wrona F.J., Reist J.D., Gibson J.J., Hobbie J.E., Lévesque L.M.J., Warwick F.V.* Climate change effects on hydroecology of Arctic freshwater ecosystems // *Ambio.* 2006. Vol. 35, № 7. P. 347–358.
 12. *Кабанов М.В.* Некоторые закономерности климатических и экосистемных изменений в Сибири // *Журнал Сиб. федерального ун-та. Биология.* 2008. Т. 1, № 4. С. 312–322.
 13. *Anisimov O., Kokorev V., Zhil'tsova Y.* Temporal and spatial patterns of modern climatic warming: Case study of Northern Eurasia // *Climatic Change.* 2013. Т. 118, № 3–4. P. 871–883.
 14. *Шерстюков А.Б.* Изменения климата и их последствия в зоне многолетней мерзлоты России. Обнинск : ГУ ВНИИГМИ–МЦД, 2009. 127 с.
 15. *Callaghan T.V., Bergholm F., Christensen T.R., Jonasson C., Kokfelt U., Johansson M.* A new climate era in the sub-Arctic: Accelerating climate changes and multiple impacts // *Geophys. Res. Lett.* 2010. Vol. 37, № 14. P. 1–6.
 16. *Инишева Л.И., Земцов А.А., Лисс О.Л., Новиков С.М., Инишев Н.Г.* Васюганское болото: природные условия, структура и функционирование. Томск : ЦНТИ, 2000. 136 с.
 17. *Шварцев С.Л., Рассказов Н.М., Сидоренко Т.Н., Здвижков М.А.* Геохимия природных вод района Большого Васюганского болота // *Большое Васюганское болото. Современное состояние и процессы развития.* Томск : Ин-т оптики и атмосферы, 2002. С. 139–149.
 18. *Инишева Л.И., Инишев Н.Г.* Водная миграция химических элементов в системе геохимически сопряженных олиготрофных ландшафтов с потоком поверхностно-болотных вод // *Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третьего тысячелетия.* Томск : Изд-во НТЛ, 2000. С. 204–208.
 19. *Савичев О.Г.* Геохимические показатели болотных вод в таежной зоне Западной Сибири // *Известия Российской академии наук. Серия географическая.* 2015. № 4. С. 47–57.
 20. *Рассказов Н.М.* Основные особенности химического состава болотных вод (на примере юго-востока Западной Сибири) // *Известия ТПУ.* 2005. Т. 308, № 4. С. 55–58.
 21. *Лепокурова О.Е., Шварцев С.Л., Зятева О.Ф.* Химический состав некоторых органических типов подземных вод западной части Томской области // *Гидрогеохимия осадочных бассейнов.* Томск : Изд-во НТЛ, 2007. С. 270–275.
 22. *Савичев О.Г.* Химический состав болотных вод на территории Томской области (Западная Сибирь) и их взаимодействие с минеральными и органо-минеральными соединениями // *Известия ТПУ.* 2009. Т. 314, № 1. С. 72–77.
 23. *Shvartsev S.L., Serebrennikova O.V., Zdvizhkov M.A. et al.* Geochemistry of wetland waters from the lower Tom basin, Southern Tomsk oblast // *Geochemistry Int.* 2012. Vol. 50, № 4. P. 367–380.
 24. *Naymushina O.S., Shvartsev S.L., Ses K.V.* Hydrochemistry and Composition of Hydrocarbons in the Waters of Peatlands in Western Siberia // *IERI Procedia.* 2014. Vol. 8. P. 119–124.
 25. *Jones P.D., Moberg A.* Hemispheric and Large-Scale Surface Air Temperature Variations: An Extensive Revision and an Update // *Journal of Climate.* 2003. Vol. 16, № 2. P. 206–223.

26. Melnikov V.P., Drozdov D.S. Distribution of Permafrost in Russia // *Advances in the Geological Storage of Carbon Dioxide*. NATO Science Series IV. 2006. Vol. 65. P. 69–80.
27. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г., Инишева Л.И., Кураков А.В., Смагин А.В., Зенова Г.М. и др. Функционирование микробных комплексов верховных торфяников – анализ причин медленной деструкции торфа. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. 131 с.
28. Романова Е.А. Типологическая карта болот Западно-Сибирской равнины. М. 1:2 500 000. М. : ГУГК, 1977. 1 л.
29. Романова Е.А. Растительность болот // *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск : Наука, 1985. С. 138–160.
30. Еришов Э.Д. Геокриология СССР. Западная Сибирь. М. : Недра, 1989. 454 с.
31. Pokrovsky O.S., Manasyrov R.M., Loiko S.V., Shirokova L.S., Krickov I.A., Pokrovsky B.G., Kolesnichenko L.G., Kopysov S.G., Zemtsov V.A., Kulizhsky S.P., Vorobyev S.N., Kirpotin S.N. Permafrost coverage, watershed area and season control of dissolved carbon and major elements in western Siberian rivers // *Biogeosciences*. 2015. № 12. P. 6301–6320.
32. Manasyrov R.M., Vorobyev S.N., Loiko S.V., Kritzov I.V., Shirokova L.S., Shevchenko V.P., Kirpotin S.N., Kulizhsky S.P., Kolesnichenko L.G., Zemtsov V.A., Sinkinov V.V., Pokrovsky O.S. Seasonal dynamics of organic carbon and metals in thermokarst lakes from the discontinuous permafrost zone of western Siberia // *Biogeosciences*. 2015. № 12. P. 3009–3028.
33. Яшин И.М. Методология и опыт изучения миграции веществ. М. : Изд-во МСХА, 2001. 173 с.
34. Караванова Е.И., Малинина М.С. Пространственная и временная вариабельность элементного состава почвенных растворов торфянисто-подзолистых глееватых почв // *Почвоведение*. 2007. № 8. С. 927–936.
35. Пристова Т.А., Забоева И.В. Химический состав атмосферных осадков и лизиметрических вод подзола иллювиально-железистого под хвойно-лиственными насаждениями (Республика Коми) // *Почвоведение*. 2007. № 12. С. 1472–1481.
36. Малинина М.С., Караванова Е.И., Белянина Л.А., Иванилова С.В. Сравнение состава водных вытяжек и почвенных растворов торфянисто-подзолистых глееватых почв Центрального лесного государственного биосферного заповедника // *Почвоведение*. 2007. № 4. С. 428–437.
37. Bonito D.M. Trace Elements in Soil Pore Water: A Comparison of Sampling Methods : Thesis of PhD. England, University of Nottingham, 2005. 298 p.
38. Geibe C.E., Danielsson R., Hees P., Lundström U.S. Comparison of soil solution chemistry sampled by centrifugation, two types of suction lysimeters and zero-tension lysimeters // *Appl. Geochem*. 2006. № 21. P. 2096–2111.
39. Schlotter D., Schack-Kirchner H., Hildebrand E.E., Wilpert K. Equivalence or complementarity of soil-solution extraction methods // *J. Plant Nutr. Soil Sci*. 2012. № 175. P. 236–244.
40. Шамрикова Е.В., Каверин Д.А., Пастухов А.В., Лантева Е.М., Кубик О.С., Пунегов В.В. Водорастворимые органические кислоты торфяных мерзлотных почв юго-востока Большеземельской тундры // *Почвоведение*. 2015. № 3. С. 288–295.
41. Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Manasyrov R.M., Kirpotin S.N., Kulizhsky S.P., Kolesnichenko L.G., Loiko S.V., Vorobyev S.N. Thermokarst lakes of Western Siberia: a complex biogeochemical multidisciplinary approach // *International Journal of Environmental Studies*. 2014. № 5. P. 733–748.
42. Manasyrov R.M., Pokrovsky O.S., Kirpotin S.N., Shirokova L.S. Thermokarst lake waters across the permafrost zones of western Siberia // *The Cryosphere*. 2014. № 8. P. 1177–1193.
43. Driscoll C.T., Vanbreemen N., Mulder J. Aluminum chemistry in a forested spodosol // *Soil Science Society of America Journal*. 1985. Vol. 49. P. 437–444.

Поступила в редакцию 04.05.2016 г.; повторно 21.06.2016 г.;
принята 04.07.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

Раудина Татьяна Валериевна – аспирант кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета; м.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: tanya_raud@mail.ru

Лойко Сергей Васильевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: s.loyko@yandex.ru

Крицков Иван Викторович – аспирант кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета; м.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: krickov_ivan@mail.ru

Лим Артем Георгиевич – аспирант кафедры почвоведения и экологии почв Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета; м.н.с. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск, Россия).

E-mail: lim_artiom@mail.ru

Raudina TV, Loyko SV, Krickov IV, Lim AG. Comparing the composition of soil waters of West Siberian frozen mires sampled by different methods. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):26-42. doi: 10.17223/19988591/35/2 In Russian, English summary

Tatiana V. Raudina¹, Sergey V. Loyko¹, Ivan V. Krickov¹, Artem G. Lim¹

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Comparing the composition of soil waters of West Siberian frozen mires sampled by different methods

The permafrost zone occupies around 30% of the West Siberian Plain. Permafrost bogs are the dominant type there and differ in structure and hydro-thermal regime from bogs of the "melted" area. A link between substance flows in rivers and processes occurring in interfluvial landscapes are soil waters providing transportation of hydrocarbon and other chemical elements into the river network. Evidently, under conditions of climate change the hydrochemistry of soil waters will act as a sensitive indicator of environment changes. It's known that the chemical properties of soil waters can vary depending on the chosen sampling method. The main aim of this research was to compare the native methods of sampling and then select the most optimal for the conditions of frozen bogs. The comparison was made using the materials obtained from peat oligotrophic permafrost soils in 2014-2015. We extracted all bog water samples on polygonal bogs in the southern tundra (key site "Tazovskiy"; 67°22'N, 78°39'E) and palsa bogs in the northern taiga (key site "Khanymey"; 63°47'N, 75°38'E). Samples were taken in three ways: 1) pressing of peat samples (titanium press); 2) vacuum filtration (porous ceramic cups, SDEC); 3) extraction of superpermafrost water. We considered methods of soil water sampling in pairs (superpermafrost water - water after vacuum filtration; water after pressing - water after vacuum filtration) and then we determined some parameters (pH, conductivity, DOC, DIC, SO₄²⁻, Cl⁻, Na, Mg, Ca, K, Fe, Al).

Superpermafrost water is characterized by higher values of parameters in comparison with water after vacuum filtration (in 22 cases against 8). At the site “Tazovskiy” DOC content ranges from 42 mg/L in hollows to 97 mg/L at the polygon and 1.5 times more in superpermafrost water. There are no major differences for the key site “Khanymey” ($z = -0.927$; $p = 0.354$). The pH values do not depend on the landscape position in soil solution and are at 0.2-0.7 units higher than in superpermafrost water. The electrical conductivity of superpermafrost water is higher in all cases, especially on polygonal bog. The choice of extraction method has no effect on values of Ca and Mg on polygons and mounds. In hollows, different methods give the difference in Ca concentrations more than 1.5 times. Fe, Al, Na and K contents in superpermafrost water is generally higher than in soil solutions. These results show that values depend on the method and the position in the bog micro landscape; however, we did not identify any obvious differences between the methods. The second pair of methods (pressing - vacuum filtration) provides information about combined forms of the soil moisture and allows selecting the soil solution at a predetermined depth. The highest values of almost all parameters are found in soil solutions, selected by ceramic cups, regardless of the relief position and sampling depth, except for Fe, Al, K, Na. As for DOC, Ca, Mg, the difference at concentrations are observed both between methods and with the depth of soil profile in hollows and at the polygon. The comparison of means showed that statistically significant differences between the two studied and described above methods are observed in 61% of cases (in 44 of 72 pairs). The results show that for a correct interpretation of the data and comparison of the results from different research groups, the method of sampling peat soil water should be taken into account. Using vacuum filtration method is possible to study intraprofile heterogeneity. The superpermafrost water sampling is less expensive and suitable for studying the spatial variability of hydro-chemical properties.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-34-60203).

The article contains 2 Figures, 43 References.

Key words: soil solutions; superpermafrost water; peat; pressing and vacuum filtration; chemical and physico-chemical parameters.

References

1. Liss OL, Abramova LI, Avetov NA, Berezina NA, Inisheva LI, Kurnishkova TA, Sluka ZA, Tolpysheva TYu, Shvedchikova NK. Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie [Mire systems of West Siberia and their environmental significance]. Tula: Grif & K^o.; 2001. 584 p. In Russian
2. Zakharova EA, Kouraev AV, Rémy F, Zemtsov VA, Kirpotin SN. Seasonal variability of the Western Siberia wetlands from satellite radar altimetry. *Journal of Hydrology*. 2014;512:366-378. doi: [10.1016/j.jhydrol.2014.03.002](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.03.002)
3. Novikov SM. Gidrologiya zabolochennykh territoriy zony mnogoletney merzloty Zapadnoy Sibiri [Hydrology of wetlands in West Siberia permafrost zone]. St. Petersburg: VVM Publ.; 2009. 549 p. In Russian
4. Friberg T, Soegaard H, Christensen TR, Lloyd CR, Panikov NS. Siberian wetland: Where a sink is a source. *Geophysical Research Letters*. 2003;30(21):2129-2132. doi: [10.1029/2003GL017797](https://doi.org/10.1029/2003GL017797)
5. *Bolota Zapadnoy Sibiri – ikh rol' v biosphere* [Mires of Western Siberia: their role in the biosphere]. Zemtsov AA, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ., SibNIIT Publ.; 2000. 72 p. In Russian

6. Kirpotin SN, Berezin AE, Bazanov VA, Polishchuk YuM, Vorobiov SN, Mironycheva-Tokoreva N, Kosykh N, Volkova II, Dupre B, Pokrovsky OS, Kouraev A, Zakharova E, Shirokova L, Mognard N, Biancamaria S, Viers J, Kolmakova M. Western Siberia wetlands as indicator and regulator of climate change on the global scale. *International Journal of Environmental Studies*. 2009;66(4):4090-421. doi: [10.1080/00207230902753056](https://doi.org/10.1080/00207230902753056)
7. Smith LC, Beilman DW, Kremenetski KV, Sheng Y, MacDonald GM, Lammers RB, Shiklomanov AI, Lapshina ED. Influence of permafrost on water storage in West Siberian peatlands revealed from a new database of soil properties. *Permafrost Periglacial Process*. 2012;23(1):69-79. doi: [10.1002/ppp.735](https://doi.org/10.1002/ppp.735)
8. Amon RMW, Meon B. The biogeochemistry of dissolved organic matter and nutrients in two large Arctic estuaries and potential implications for our understanding of the Arctic Ocean system. *Marine Chemistry*. 2004;92(1-4):311-330. doi: [10.1016/j.marchem.2004.06.034](https://doi.org/10.1016/j.marchem.2004.06.034)
9. Sukhanova IN, Flint MV, Sergeeva VM, Kremenetskiy VV. Phytoplankton of the South-Western part of the Kara Sea. *Oceanology*. 2011;51(6):978-992. doi: [10.1134/S000143701106018X](https://doi.org/10.1134/S000143701106018X)
10. Frey KE, McClelland JW. Impacts of permafrost degradation on arctic river biogeochemistry. *Hydrol. Process*. 2009;23:169-182. doi: [10.1002/hyp.7196](https://doi.org/10.1002/hyp.7196)
11. Prowse TD, Wrona FJ, Reist JD, Gibson JJ, Hobbie JE, Lévesque LMJ, Warwick FV. Climate change effects on hydroecology of Arctic freshwater ecosystems. *Ambio: A Journal of the Human Environment*. 2006;35(7):347-358. doi: [10.1579/0044-7447\(2006\)35\[347:CCEOHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2006)35[347:CCEOHO]2.0.CO;2)
12. Kabanov MV. Some regularities in climatic and ecosystem changes in Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2008;1(4):312-322. In Russian
13. Anisimov O, Kokorev V, Zhil'tsova Y. Temporal and spatial patterns of modern climatic warming: Case study of Northern Eurasia. *Climatic Change*. 2013;118(3-4):871-883. doi: [10.1007/s10584-013-0697-4](https://doi.org/10.1007/s10584-013-0697-4) In Russian, English Summary
14. Sherstyukov AB. *Izmeneniya klimata i ikh posledstviya v zone mnogoletney merzloty Rossii* [Climate change and its consequences in the permafrost zone of Russia]. Obninsk: GU VNIIGMI-MTSD Publ.; 2009. 127 p. In Russian
15. Callaghan TV, Bergholm F, Christensen TR, Jonasson C, Kokfelt U, Johansson M. A new climate era in the sub-Arctic: Accelerating climate changes and multiple impacts. *Geophys. Res. Lett*. 2010;37(14):1-6. doi: [10.1029/2009GL042064](https://doi.org/10.1029/2009GL042064)
16. Inisheva LI, Zemtsov AA, Liss OL, Novikov SM, Inishev NG. Vasyuganskoe boloto: prirodnye usloviya, struktura i funktsionirovanie [The Vasyugan swamp: natural conditions, structure and functioning]. Tomsk: iTSNTI Publ.; 2000. 136 p. In Russian
17. Shvartsev SL, Rasskazov NM, Sidorenko TN, Zdvizhkov MA. Geokhimiya prirodnikh vod rayona Bol'shogo Vasyuganskogo bolota [Geochemistry of natural waters of the Great Vasyugan Mire]. In: *Bol'shoe Vasyuganskoe boloto. Sovremennoe sostoyanie i protsessy razvitiya* [The great Vasyugan Mire. Current status and development processes]. Kabanov MV, editor. Tomsk: VE Zuev Institute of Atmospheric Optics SB RAN; 2002. pp. 139-149. In Russian
18. Inisheva LI, Inishev NG. Vodnaya migratsiya khimicheskikh ehlementov v sisteme geokhimicheskii sopryazhennykh oligotrofnykh landshaftov s potokom poverkhnostno-bolotnykh vod [Water migration of chemical elements in the system of conjugated oligotrophic geochemical landscapes with the flow of the bog-surface waters]. In: *Fundamental'nye problemy vody i vodnykh resursov na rubezhe tret'ego tysyacheletiya*. Materialy Mezhdunarodnoy nauch. konf. [Fundamental problems of water and water resources at the turn of the third millennium. Proc. of the Intern. Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 3-7 September, 2000)]. Tomsk: Scientific Technology Publishing House; 2000. pp. 204-208. In Russian
19. Savichev OG. Geochemical Parameters of Bog Waters in the Taiga Zone of the Western Siberia. *Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*. 2015;4:47-57. In Russian

20. Rasskazov NM. Basic features of chemical composition of swamp water (On the example of the south-western part of Western Siberia. *Izvestia Tomskogo politekhnicheskogo universiteta – Bulletin of the Tomsk Polytechnic University*. 2005;308(4):55-58. In Russian
21. Lepokurova OE, Shvartsev SL, Zyateva OF. Khimicheskiy sostav nekotorykh organogennykh tipov podzemnykh vod zapadnoy chasti Tomskoy oblasti [Chemical composition of some types of organogenic groundwater of the western part of Tomsk region]. In: *Hydrogeochemistry of sedimentary basins*. Proc. of the Russian Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 13-17 November, 2007). Kontorovich AE, Osipov VI, Rasskazov NM, Ryzhenko BN, Shvartsev SL, Domrocheva EV, Novikov DA. Tomsk: Scientific Technology Publishing House; 2007. pp. 270-275. In Russian
22. Savichev OG. Chemical composition of bog waters of Tomsk region (Western Siberia) and interaction with mineral and organo-mineral compounds. *Izvestia Tomskogo politekhnicheskogo universiteta – Bulletin of the Tomsk Polytechnic University*. 2009;314(1):72-77. In Russian
23. Shvartsev SL, Serebrennikova OV, Zdvizhkov MA, Savichev OG, Naimushina OS. Geochemistry of wetland waters from the lower Tom basin, Southern Tomsk oblast. *Geochemistry Int.* 2012;50(4):367-380. doi: [10.1134/S0016702912040076](https://doi.org/10.1134/S0016702912040076)
24. Naymushina OS, Shvartsev SL, Ses KV. Hydrochemistry and Composition of Hydrocarbons in the Waters of Peatlands in Western Siberia. *IERI Procedia*. 2014;8:119-124. doi: [10.1016/j.ieri.2014.09.020](https://doi.org/10.1016/j.ieri.2014.09.020)
25. Jones PD, Moberg A. Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: An extensive revision and an update. *Journal of Climate*. 2003;16(2):206-223. doi: [10.1175/1520-0442\(2003\)016<0206:HALSSA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2003)016<0206:HALSSA>2.0.CO;2)
26. Melnikov VP, Drozdov DS. Distribution of Permafrost in Russia. *Advances in the Geological Storage of Carbon Dioxide. NATO Science Series IV: Earth and Environmental Sciences*. 2006;65:69-80. doi: [10.1007/1-4020-4471-2_07](https://doi.org/10.1007/1-4020-4471-2_07)
27. Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Zvyagintsev DG, Inisheva LI, Kurakov AV, Smagin AV, Zenova GM. Funktsionirovanie mikrobnnykh kompleksov verkhovnykh torfyanikov – analiz prichin medlennoy destruktсии torfa [Functioning of the microbial complexes of oligotrophic bogs: analysis of the reasons for a slow peat degradation]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2013. 131 p. In Russian
28. Romanova EA. Tipologicheskaya karta bolot Zapadno-Sibirskoy ravniny [Typological map of mires of the West Siberian Plain. Scale: 1:2 500 000]. Moscow: GUGK Publ.; 1977. 1 p. In Russian
29. Romanova EA. Rastitel'nost' bolot [The vegetation of wetlands]. In: *Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny* [The vegetation cover of the West Siberian Plain. Collective monograph]. Vorobyev VV, Begov AV, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. pp. 138-160. In Russian
30. Ershov EHD. Geokriologiya SSSR. Zapadnaya Sibir' [Geocryology of the USSR. West Siberia]. Moscow: Nedra Publ.; 1989. 454 p. In Russian
31. Pokrovsky OS, Manasyov RM, Loiko SV, Shirokova LS, Krickov IA, Pokrovsky BG, Kolesnichenko LG, Kopysov SG, Zemtsov VA, Kulizhsky SP, Vorobyev SN, Kirpotin SN. Permafrost coverage, watershed area and season control of dissolved carbon and major elements in western Siberian rivers. *Biogeosciences*. 2015;12:6301-6320. doi: [10.5194/bg-12-6301-2015](https://doi.org/10.5194/bg-12-6301-2015)
32. Manasyov RM, Vorobyev SN, Loiko SV, Kritzkov IV, Shirokova LS, Shevchenko VP, Kirpotin SN, Kulizhsky SP, Kolesnichenko LG, Zemtsov VA, Sinkinov VV, Pokrovsky OS. Seasonal dynamics of organic carbon and metals in thermokarst lakes from the discontinuous permafrost zone of western Siberia. *Biogeosciences*. 2015;12:3009-3028. doi: [10.5194/bg-12-3009-2015](https://doi.org/10.5194/bg-12-3009-2015)

33. Yashin IM. Metodologiya i opyt izucheniya migratsii veshchestv [Methodology and study experience of migration of substances]. Moscow: MSKHA Publ.; 2001. 173 p. In Russian
34. Karavanova EI, Malinin MS. Spatial and temporal variation in the elemental composition of soil solution from gleyic peaty-podzolic soils. *Eurasian Soil Science*. 2007;40(8):830-838. doi: [10.1134/S1064229307080042](https://doi.org/10.1134/S1064229307080042)
35. Pristova TA, Zaboeva IV. Chemical composition of atmospheric precipitation and lysimetric water in an iron-illuvial podzol under mixed forest plantations in the Republic of Komi. *Eurasian Soil Science*. 2007;40(12):1316-1325. doi: [10.1134/S1064229307120083](https://doi.org/10.1134/S1064229307120083)
26. Malinina MS, Karavanova EI, Belyanina LA, Ivanilova SV. Comparative analysis of the composition of water extracts and soil solutions from peat gleyic podzolic soils of the Central Forest State Biosphere Reserve. *Eurasian Soil Science*. 2007;40(4):390-398. doi: [10.1134/S1064229307040047](https://doi.org/10.1134/S1064229307040047)
37. Bonito DM. *Trace elements in soil pore water: a comparison of sampling methods* [PhD Thesis, Environmental technology. Sanitary engineering]. England: University of Nottingham; 2005. 298 p.
38. Geibe CE, Danielsson R, van Hees PAW, Lundström US. Comparison of soil solution chemistry sampled by centrifugation, two types of suction lysimeters and zero-tension lysimeters. *Appl. Geochem*. 2006;21(12):2096-2111. doi: [10.1016/j.apgeochem.2006.07.010](https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2006.07.010)
39. Schlotter D, Schack-Kirchner H, Hildebrand EE, von Wilpert K. Equivalence or complementarity of soil-solution extraction methods. *J. Plant Nutr. And Soil Sci*. 2012;175(2):236-244. doi: [10.1002/jpln.201000399](https://doi.org/10.1002/jpln.201000399)
40. Shamrikova EV, Kaverin DA, Pastukhov AV, Laptev EM, Kubik OS, Punegov VV. Water-soluble organic acids in cryomorphic peat soils of the southeastern Bol'shezemel'skaya tundra. *Eurasian Soil Science*. 2015;48(3):250-256. doi: [10.1134/S1064229315030102](https://doi.org/10.1134/S1064229315030102)
41. Pokrovsky OS, Shirokova LS, Manasypov RM, Kirpotin SN, Kulizhsky SP, Kolesnichenko LG, Loiko SV, Vorobyev SN. Thermokarst lakes of Western Siberia: a complex biogeochemical multidisciplinary approach. *International Journal of Environmental Studies*. 2014;71(5):733-748. doi: [10.1080/00207233.2014.942535](https://doi.org/10.1080/00207233.2014.942535)
42. Manasypov RM, Pokrovsky OS, Kirpotin SN, Shirokova LS. Thermokarst lake waters across the permafrost zones of western Siberia. *The Cryosphere*. 2014;8:1177-1193. doi: [10.5194/tc-8-1177-2014](https://doi.org/10.5194/tc-8-1177-2014)
43. Driscoll CT, Vanbreemen N, Mulder J. Aluminum chemistry in a forested spodosol. *Soil Science Society of America Journal*. 1985;49:437-444.

Received 4 May 2016; Revised 21 June 2016;

Accepted 4 July 2016; Published 21 September 2016

Author info:

Raudina Tatiana V, Postgraduate Student, Department of Soil Science and Soil Ecology, Junior Researcher of BIO-GEO-CLIM Laboratory, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. E-mail: tanya_raud@mail.ru

Loyko Sergey V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of BIO-GEO-CLIM Laboratory, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. E-mail: s.loyko@yandex.ru

Krickov Ivan V, Postgraduate Student, Department of Soil Science and Soil Ecology, Junior Researcher of BIO-GEO-CLIM Laboratory, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. E-mail: krickov_ivan@mail.ru

Lim Artem G, Postgraduate Student, Department of Soil Science and Soil Ecology, Junior Researcher of BIO-GEO-CLIM Laboratory, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. E-mail: lim_artiom@mail.ru

БОТАНИКА

УДК 582.736: 574.3

doi: 10.17223/19988591/35/3

О.А. Каримова, А.Н. Мустафина, Л.М. Абрамова

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

Современное состояние природных популяций редкого вида *Medicago cancellata* Bieb. в Республике Башкортостан

Приведены результаты изучения пяти природных ценопопуляций редкого вида *Medicago cancellata* Bieb., находящегося в Республике Башкортостан на северной границе ареала. Изучены демографическая структура, морфометрические параметры и жизненное состояние особей. Большинство исследованных ценопопуляций *M. cancellata* отличаются невысокой плотностью (2,2–5,8 экз./м²). Изученные ценопопуляции относятся к нормальным неполноценным, пик приходится на среднегенеративные особи. По классификации «дельта–омега» зрелыми являются 4 ценопопуляции, 1 – стареющая. По большинству морфометрических показателей лидирует популяция на горе Сусақтау, минимальные значения по всем параметрам отмечены в популяции возле д. Алышево. Значения квадратов расстояний Махаланобиса между ценопопуляциями показали, что наибольшее расстояние между ценопопуляциями 1–3, 1–4; наименьшее – между ценопопуляциями 1–2, 4–5. Проведенный виталитетный анализ позволил выявить, что две ценопопуляции – процветающие, три ценопопуляции – депрессивные.

Ключевые слова: ценопопуляция; морфометрические параметры; изменчивость; виталитет.

Введение

Изучение редких видов растений на границах их распространения – важная и актуальная задача современной ботаники, экологии и охраны растений. Окраинные популяции, в силу специфических особенностей (географическая изоляция, ограниченные условия для произрастания, гибридогенные процессы и т.д.), как правило, обладают своеобразием структуры, внутренней организации и экологии, а также морфологии и генетики особей [1, 2]. В то же время эти популяции могут находиться в условиях двойного стресса – наряду с не оптимальными для них условиями местообитаний на краю ареала может наблюдаться и антропогенное воздействие. Поэтому виды растений на границах ареалов нередко попадают в Красные книги регионального и федерального значения.

К таким редким видам в Республике Башкортостан (РБ) относится *Medicago cancellata* Bieb. (люцерна сетчатая), малоизученный вид, находящийся

в республике на северной окраине ареала. Включен в Красную книгу МСОП (с категорией V – вид, сокращающийся в численности) [3], Красную книгу Российской Федерации (РФ) (3 – редкий вид) [4], Красную книгу РБ (2 – вид, сокращающийся в численности) [5], охраняется еще в 5 регионах РФ [3]. Редкое растение Башкирского Предуралья [6]. Эндемик Европейской России [4]. Восточноевропейский степной вид, встречающийся в Восточной Европе (степная зона) и на Кавказе. Ксерофит, петрофит, кальцефит. Произрастает в степях на открытых каменистых склонах, преимущественно на карбонатизированных пермских песчаниках и продуктах их разрушения. В РБ встречается очень редко, исключительно в песчанистых степях, на вершинах эрозионных конусовидных гор-останцев, предпочитает склоны южной экспозиции. Разрастается в нарушенных степях (отсутствуют дерновинные злаки) с разреженным травостоем [5]. В РБ охраняется на территории памятников природы «Гора Сусактау» и «Гора Сатыртау» [7].

Дикорастущие виды рода *Medicago* нечасто становились объектами исследований [8–10], данные по крайне редкому в большинстве регионов России *Medicago cancellata* отсутствуют, в то же время такие сведения об этом диком родиче культурных представителей рода люцерна представляют интерес в том числе и для селекционных целей [11].

Цель работы – выявление особенностей онтогенетической структуры, морфометрических параметров и виталитетной структуры ценопопуляций (ЦП) *Medicago cancellata* в Республике Башкортостан.

Материалы и методики исследования

Medicago cancellata – многолетнее каудексообразующее травянистое растение 15–25 см высотой, утолщенный стержневой корень глубоко уходит в почву. Стебли с деревянистым основанием, многочисленные, крепкие, прямые, густо облиственные. Прилистники маленькие, шиловидные, цельные или (реже) нижние при основании 1–2-зубчатые. Листья тройчатые; листочки небольшие, голые или слегка прижато-пушистые, у нижних листьев обратно-яйцевидные, у верхних – линейно-клиновидные с выдающимися жилками, на вершине выемчатые. Соцветие густое, головчатое, состоит из 5–10 цветков. Венчик желтый, 5,5–5 мм длиной. Боб голый или слабоопушенный, улиткообразно закрученный в 2–3 оборота, 4 мм в диаметре. Цветет в июне–июле. Опыляется насекомыми. Плодоносит в августе. Размножается семенами [5].

В 2015 г. в петрофитных степях Башкирского Предуралья изучено состояние всех известных ценопопуляций *M. cancellata*. Они расположены на уникальных геолого-морфологических образованиях – 5 горах-останцах эрозионного происхождения, представляющих рефугиумы степной флоры и степных растительных сообществ в агроландшафте. Эти горы на башкирском языке носят название шиханы (холм, купол). Наиболее крупные из них с высотами 266–319 м над ур. м. (горы Ярыштау, Сусактау, Сатыртау)

активно посещаются местным населением и подвержены рекреационной нагрузке, остальные используются под пастбища. Сообщества шиханов отличаются повышенным эндемизмом и насыщенностью редкими видами, занесенными в Красные книги РФ и РБ [12].

Для оценки фитоценотической приуроченности ценопопуляций *M. cancellata* с использованием традиционных геоботанических методов [13] выполнялись геоботанические описания сообществ.

Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывалось 25 пробных площадок размером 1 м². Порядок заложения (линейный или шахматный) и шаг трансекты (5 или 10 м) зависели от площади, занимаемой конкретной ценопопуляцией. Определялись ведущие популяционные характеристики, такие как общая и эффективная плотность особей, онтогенетический состав.

При определении онтогенетической структуры ЦП согласно стандартным критериям [14–17] учитывались следующие онтогенетические состояния: ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g₁), средние генеративные (g₂), старые генеративные (g₃), субсенильные (ss). На основании полученных данных построены онтогенетические спектры ЦП.

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли общепринятые демографические показатели: индекс восстановления [18], индекс старения [19]. Для оценки состояния ЦП применен критерий «дельта–омега» Л.А. Животовского [20], основанный на совместном использовании индексов возрастности (Δ) [15] и эффективности (ω) [20].

Изучение морфометрии в природных условиях проводилось согласно методу В.Н. Голубева [21] на 25 среднегенеративных особях. Наблюдения и измерения проводились в фазе цветения, при этом учитывались следующие параметры: число генеративных побегов на 1 растение, шт., – Ngs; высота генеративного побега, см, – h; диаметр стебля, см, – d; диаметр куста – dS; число листьев на одном генеративном побеге, шт., – NI; длина листа, см, – Ll; ширина листа, см, – Sl; длина черешка – Lls; длина соцветия, см, – Li; число цветков в соцветии, шт., – Nfl; диаметр цветка, см, – dfl.

Многомерный анализ проводили по программе StatSoft STATISTICA 6.0 для 5 выборок. В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию, выраженную расстоянием Махаланобиса [22, 23].

Методика оценки виталитетного состава основана на дифференциации растений одного онтогенетического состояния на классы виталитета. В качестве объектов виталитетного анализа использовались растения средневозрастного генеративного онтогенетического состояния, которое в наибольшей степени влияет на самоподдержание ценопопуляции. Предварительно проведенные факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков. Для обработки полученных данных составлены виталитетные спектры, отража-

ющие соотношения растений высшего (а), промежуточного (b) и низшего (с) классов виталитета [24], а также определены индекс качества ценопопуляций и виталитетные типы: процветающие, равновесные, депрессивные.

Статистический анализ проведен в MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей, рассчитаны средние арифметические значения, среднеквадратичное отклонение σ , коэффициенты вариации [25, 26].

Результаты исследования и обсуждение

По данным геоботанических описаний растительности определена фитоценотическая приуроченность ценопопуляций *M. cancellata*, которая приведена ниже. Название ценопопуляций давалось по ближайшему к ней населенному пункту или географическому объекту.

ЦП 1 (г. Ярыштау, с.ш. 54,150555°, в.д. 55,096944°). Ценопопуляция расположена в верхней части склона южной экспозиции с уклоном 30°. ОПП травостоя равняется 60% при средней высоте 30 см. Преобладающим типом растительности являются разнотравно-гребневидножитняковые петрофитные степи. В травяном покрове большую долю занимают типичные петрофитные виды растений (*Scabiosa isetensis* L., *Asperula petraea* V. Krecz. ex Klok., *Astragalus helmii* Fisch., *Artemisia salsoloides* Willd. и др.) с присутствием степных видов (*Stipa capillata* L., *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Salvia stepposa* Shost., *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Artemisia austriaca* Jacq. и др.). Пастбищная нагрузка отсутствует, рекреационная нагрузка невысокая.

ЦП 2 (д. Алышево, с.ш. 54,034370°, в.д. 55,070412°). Ценопопуляция занимает среднюю часть склона южной экспозиции с уклоном 30°. ОПП травяного яруса 70% при средней высоте травостоя 50 см. Преобладающим типом растительности являются шалфейно-коржинскоковыльные петрофитные степи. Травостой сложен петрофитными видами растений: *Salvia nutans* L., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Scabiosa isetensis*, *Polygala sibirica* L., *Astragalus helmii*, *Onosma simplicissima* L. и др. с участием видов настоящих степей (*Stipa capillata*, *Stipa korshinskyi* Roshev., *Agropyron pectinatum*, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Helictotrichon desertorum* и др.). Самая низкая гора с сильной пастбищной нагрузкой.

ЦП 3 (г. Сусактау, с.ш. 52,583333°, в.д. 55,983888°). Ценопопуляция располагается на вершине юго-восточного склона с относительным уклоном 40°. Для местообитаний характерны выходы скальных пород. Преобладающим типом растительности являются прутняко-солянковиднополынные степи. ОПП травяного яруса составляет 50% при средней высоте травостоя 15 см. В травяном покрове большую долю занимают типичные петрофитные виды растений (*Astragalus helmii* Fisch., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Onosma simplicissima*, *Artemisia salsoloides*, *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch, *Tanacetum kittaryanum* (C.A. Mey.) Tzvel., *Otites baschkirorum* (Janisch.) Holub и др.) с присутствием степных видов (*Stipa capillata*, *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *Helictotrichon desertorum*, *Salvia stepposa*, *Festuca pseudovina*,

Artemisia austiaca и др.). Несмотря на то, что эта гора активно посещается населением, в местах произрастания люцерны сетчатой рекреационная нагрузка практически отсутствует из-за очень крутых склонов. Выпаса также нет.

ЦП 4 (г. Пикарская, с.ш. 55,026251°, в.д. 56,226310°). Ценопопуляция произрастает на южной верхней части склона 35–40°. ОПП травяного яруса составляет 60% при средней высоте травостоя 60 см. Преобладающим типом растительности являются разнотравно-гребневидножитняковые петрофитные степи. В сообществах преобладают виды настоящих степей (*Stipa capillata*, *Agropyron pectinatum*, *Helictotrichon desertorum*, *Stipa pennata* L., *Echinops rutenicus* Bieb. и др.) с участием петрофитных видов растений (*Kochia prostrata*, *Onosma simplicissima*, *Astragalus testiculatus* Pall., *Centaurea carbonata* Klok., *Astragalus helmii* и др.). Используется для выпаса.

ЦП 5 (г. Сатыртау, с.ш. 56,251933°, в.д. 56,252403°). Ценопопуляция расположена в средней части юго-восточного склона, где характерны выходы песчаников, способствующих формированию петрофитных вариантов степей. Преобладающим типом растительности являются мордовниково-гребневидножитняковые петрофитные степи. ОПП травяного яруса составляет 70% при средней высоте травостоя 50 см. Травяной покров представлен петрофитными видами: *Koeleria sclerophylla* P. Smirn., *Polygala sibirica*, *Scabiosa isetensis*, *Centaurea carbonata* и др. и видами настоящих степей: *Stipa capillata*, *Stipa pennata*, *Carex pediformis* C.A. Mey., *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*, *Echinops rutenicus*, *Agropyron pectinatum* и др. Присутствует выпас скота.

Онтогенетическая структура представляет собой один из существенных признаков популяции; эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость [16].

Приведена характеристика онтогенетических состояний *M. cancellata*.

Во всех изученных популяциях **проростки** нами не обнаружены. Возможно, при высыхании почвы в конце весны – начале лета образуется корка, и ее растрескивание приводит к гибели появившихся проростков, в результате чего повреждается и высыхает корневая система. Скорее всего, проростки выживают в исследуемых популяциях только в благоприятные по температурному и осадочному соотношению годы.

Особи **ювенильного состояния** и **имматурного состояния** обнаружены только в одной популяции, произрастающей в разнотравно-гребневидножитняковой петрофитной степи, где отсутствует пастбищная нагрузка, а рекреационная нагрузка невысокая.

Ювенильное состояние. Семядольные листья некоторое время сохраняются до появления 1–2 настоящих листьев, а потом отмирают. Форма первых настоящих листьев обратнойцевидная. Корневая система стержневая, появляются корни первого и второго порядка.

Имматурное состояние. Растения высотой 5–7 см. Начинается видимое ветвление побегов. Листья тройчатые, 5–9 шт. Формируются корни третьего порядка.

Виргинильные особи высотой 10–15 см. Листьев 20–25 шт. длиной 0,6–1 см, шириной 1–1,2 см. Формируется каудекс, несущий несколько вегетативных побегов. На «вторичном каудексе» формируется значительное число придаточных почек.

Молодые генеративные особи высотой 18–22 см. Количество вегетативных побегов увеличивается до 15, из которых от 3 до 5 генеративных побегов. Листья тройчатые; листочки небольшие, голые или слегка прижато-пушистые, у нижних листьев обратнойцевидные, у верхних – линейно-клиновидные с выдающимися жилками, на вершине выемчатые. Соцветие густое, головчатое, состоит из 5–10 цветков. Венчик желтый, около 5 мм длиной. В области «вторичного каудекса» происходит заложение придаточных почек, из которых образуются побеги возобновления.

Средневозрастные генеративные особи. Идет дальнейшее нарастание каудекса, заложение большого числа почек и придаточных корней. Количество генеративных побегов увеличивается до 30–50 шт., длина побегов варьирует в пределах 20–25 см. Цветков в соцветии 10–30 шт., в отдельных популяциях до 50 шт. Заложение придаточных корней происходит при отмирании боковых корней у основания каудекса.

Старые генеративные особи характеризуются ослаблением генеративной функции и формируют около 15 побегов. Количество и размеры листьев уменьшаются. Замедляется корне- и побегообразование. Каудекс подвержен гниению и разрушению.

Субсенильные растения характеризуются прекращением генеративной функции. Количество побегов уменьшается до 5 шт., все они низкорослые и не превышают высоты 15 см. Наблюдалось ослабление и прекращение корнеобразования.

Сенильные растения в популяциях не отмечены.

Растения разных онтогенетических состояний потребляют ресурсы среды разными темпами. Вклад растений разных возрастных состояний в популяционную плотность взвешен соответственно их энергетической эффективности [20]. Общая эффективная плотность и возрастной состав представлены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Показатели плотности и онтогенетический состав ценопопуляций

Medicago cancellata

[Indicators of density and ontogenetic structure of *Medicago cancellata* coenopopulations]

№ ЦП [No CP]	Эффективная плотность, экз./м ² [Effective density, ind./m ²]	Плотность, экз./м ² [Density, ind./m ²]	j+im+v	g ₁ +g ₂ +g ₃	ss
1	3,8	5,8	33,2	54,3	12,5
2	2,9	3,5	11,1	82,2	6,7
3	3,6	4,3	13,4	79,0	7,6
4	2,0	2,2	0,0	96,7	3,3
5	2,5	2,8	7,2	88,4	4,4

Общая плотность в ЦП *M. cancellata* варьирует от 2,2 до 5,8 экз./м², эффективная плотность – 2,0–3,8 экз./м². Во всех популяциях преобладает генеративная фракция. Максимальные значения показателей плотности имеет ЦП 1 (5,8; 3,8 экз./м² соответственно). Прегенеративная фракция максимальна в ЦП 1 (33,2 %), где различие по показателям плотности наиболее выражено, также здесь наибольшее количество постгенеративных особей (12,5%). Генеративная фракция максимальна в ЦП 4 (96,7%), где различия по показателям плотности наименьшие.

По классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой [16, 27] изученные ЦП *M. cancellata* относятся к нормальным неполночленным, пик приходится на среднегенеративные особи (рис. 1). Наиболее типичным является отсутствие в спектре проростков ювенильных, имматурных и сенильных особей. Прегенеративные особи первыми подвергаются воздействию неблагоприятных условий и антропогенной нагрузке. Выпадение особей сенильного состояния связано с сокращением онтогенеза за счет отмирания растений в старом генеративном состоянии: особи проходят полный онтогенез только в благоприятных условиях, при хорошем питании и высокой влажности почвы и при отсутствии антропогенных нарушений.

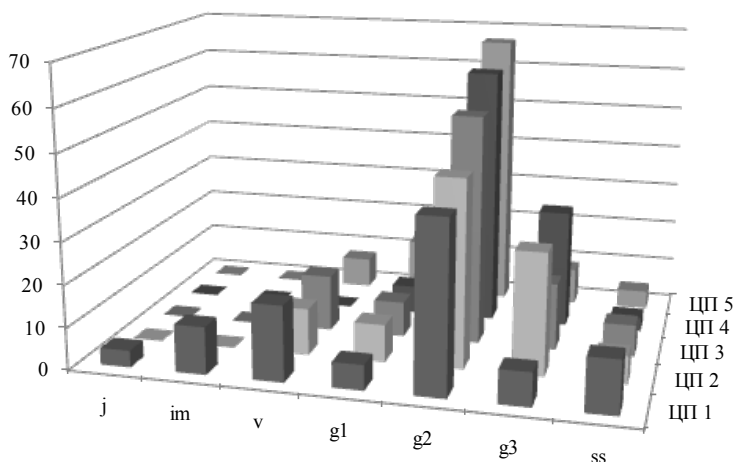


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Medicago cancellata*. По оси *x* – онтогенетическое состояние; *j* – ювенильное; *im* – имматурное; *v* – виргинильное; *g*₁ – молодое генеративное; *g*₂ – средневозрастное генеративное; *g*₃ – старое генеративное; *ss* – субсенильное; по оси *y* – доля особей данного онтогенетического состояния, %, по оси *z* – номера ценопопуляций (1–5)
[Fig. 1. Ontogenetic spectra of *Medicago cancellata* coenopopulations. On the X axis - Ontogenetic state: *p* - germ; *j* - juvenile, *im* - immature, *v* - virgin, *g*₁ - young-generative, *g*₂ - middle-generative, *g*₃ - old-generative, *ss* - subsenile; on the Y axis - Part of individuals of this ontogenetic state, %; on the Z axis - Number of coenopopulations (1-5)]

Центрированный спектр формируется во всех ценопопуляциях в условиях умеренных и постоянных нарушений (выпас скота, рекреация). Абсо-

лютный максимум приходится на средневозрастные генеративные особи (40,4–66,7%). Ювенильные и имматурные особи (4,0 и 11,3% соответственно) представлены только в ЦП 1. В ЦП 4 полностью отсутствует прегенеративная фракция. Представленность виргинильных особей несколько выше и составляет до 17,9%. Крутизна склона способствует периодическому смыву семян весенними водами, а резкое пересыхание субстрата в жаркие периоды года приводит к гибели молодых растений, что отрицательно повлияло на прорастание семян и способствовало выпадению этих стадий.

Для ценопопуляций *M. cancellata* характерна четкая идентификация различных онтогенетических состояний. На онтогенетическую структуру ценопопуляций влияют эколого-фитоценоотические условия обитания и антропогенная нагрузка. Распределение особей по онтогенетическим группам и демографические показатели в ценопопуляциях *M. cancellata* представлены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Распределение особей по онтогенетическим состояниям
и демографические показатели состояния ЦП *Medicago cancellata*
[Distribution of individuals according to ontogenetic states and
demographic indicators of *Medicago cancellata* populations]**

№ ЦП [No CP]	Онтогенетическое состояние, % [Ontogenetic state, %]							Демографические показатели [Demographic indicators]				
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	Δ	ω	Тип ЦП [Population type]	I _B [I _{Rec}]	I _{CT} [I _{Ag}]
1	4,0	11,3	17,9	6,0	40,4	7,9	12,5	0,41	0,66	Зрелая [Mature]	0,61	0,13
2	0,0	0,0	11,1	8,9	44,4	28,9	6,7	0,53	0,82	«	0,14	0,07
3	0,0	0,0	13,4	8,4	54,6	16,0	7,6	0,50	0,83	«	0,17	0,08
5	0,0	0,0	7,2	13,0	66,7	8,7	4,4	0,48	0,89	«	0,08	0,04
4	0,0	0,0	0,0	6,7	61,7	28,3	3,3	0,56	0,91	Старею- щая [Aging]	0,00	0,03

[Note: Δ - Age Index; ω - Efficiency Index; I_{Rec} - Recovery Index; I_{Ag} - Aging Index].

Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показала, что большинство ЦП относятся к зрелым (Δ = 0,41–0,53; ω = 0,66–0,89). В составе зрелых ЦП доля средневозрастных генеративных особей велика, а доля прегенеративных мала или отсутствует вовсе. ЦП 4 является стареющей (Δ = 0,56; ω = 0,91), где полностью отсутствует прегенеративная фракция. Данная популяция расположена в верхней части крутого склона с эродированной каменистой почвой. Их эрозия связана с естественными причинами (водная и ветровая эрозия), что отрицательно влияет на прорастание семян и усиливает элиминацию молодых особей.

Проведено также сравнение индексов восстановления (I_B) и старения (I_{CT}), отражающих динамические процессы ЦП. Индекс восстановления

близок или равен нулю в ЦП 2–5 ($I_B = 0,00–0,17$), в этих популяциях отсутствуют ювенильные и имматурные особи, в ЦП 4 и виргинильные особи. В ЦП 1 индекс восстановления – 0,61, это свидетельствует о хорошем пополнении молодыми особями. Во всех ЦП индекс старения близок к нулю (0,03–0,13), это связано с тем, что большая часть особей отмирает в старом генеративном или субсенильном состоянии.

При изучении состояния ЦП редких видов важное значение имеет анализ изменчивости качественных и количественных признаков [28, 29]. Результаты изучения морфометрических параметров растений в 5 ценопопуляциях *M. cancellata* представлены в табл. 3.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических параметров
Medicago cancellata
 [Intrapopulation variability of *Medicago cancellata* morphometric parameters]

№ ЦП [No CP]	Средние значения морфометрических параметров [Average values of morphometric parameters]										
	Ngs	h	d	dS	Nl	Ll	Sl	Lls	Li	Nfl	ddl
1	40,9 ±2,12	23,6 ±0,53	0,1 ±0,003	27,2 ±0,61	44,2 ±1,91	1,3 ±0,03	1,8 ±0,05	1,2 ±0,06	3,9 ±0,29	9,8 ±0,73	0,5 ±0,02
$C_{\varphi}, \%$	25,9	11,3	13,6	11,2	21,61	11,2	14,4	23,4	37,7	37,2	16,9
2	38,3 ±1,56	22,3 ±0,65	0,1 ±0,003	24,8 ±1,06	40,8 ±1,99	1,1 ±0,03	1,4 ±0,05	0,9 ±0,03	7,4 ±1,25	14,8 ±0,79	0,5 ±0,01
$C_{\varphi}, \%$	20,3	14,5	19,3	21,4	24,4	15,2	17,4	17,4	16,9	26,5	9,6
3	65,4 ±2,52	25,7 ±0,49	0,2 ±0,01	35,0 ±0,97	52,2 ±4,04	1,3 ±0,03	1,9 ±0,04	1,4 ±0,04	16,2 ±0,63	51,2 ±3,11	0,5 ±0,01
$C_{\varphi}, \%$	19,3	9,5	19,0	13,9	38,6	10,1	10,9	14,2	19,3	30,3	10,7
4	27,0 ±1,45	27,5 ±0,67	0,2 ±0,01	28,0 ±0,55	54,6 ±2,19	1,1 ±0,02	1,6 ±0,02	1,0 ±0,02	15,9 ±0,28	23,6 ±1,33	0,5 ±0,01
$C_{\varphi}, \%$	26,7	12,3	22,8	9,8	20,1	8,3	6,0	9,2	8,9	28,1	11,8
5	22,6 ±1,82	27,3 ±0,88	0,2 ±0,01	28,3 ±0,95	70,3 ±4,43	1,2 ±0,02	1,4 ±0,03	0,8 ±0,03	12,6 ±0,51	25,3 ±1,23	0,5 ±0,01
$C_{\varphi}, \%$	40,2	16,1	32,2	16,9	31,6	10,2	9,9	21,0	20,4	24,3	13,6

[Note: Ngs - Number of generative shoots per 1 plant, pcs.; h - Generative shoot height, cm; d - Stem diameter, cm; dS - Bush diameter, cm; Nl - Number of leaves on one generative shoot, pcs.; Ll - Leaf length, cm; Sl - Leaf width, cm; Lls - Petiole length, cm; Li - Inflorescence length, cm; Nfl - Number of leaves in the inflorescence, pcs.; ddl - Flower diameter, cm].

По большинству показателей как вегетативной, так и генеративной сфер лидирует ЦП 3, находящаяся в верхней части крутого склона шихана Сусақтау, где, по-видимому, формируются наиболее благоприятные условия произрастания растений (эколого-фитоценоотический оптимум). Минимальные значения по всем параметрам отмечены в ЦП 2, сильно нарушенной выпасом скота. Наибольшее количество генеративных побегов наблюдается в ЦП 3, наименьшее – в ЦП 5. По высоте генеративного побега значительных различий между ценопопуляциями не выявлено, только в ЦП 2 этот при-

знак немного ниже. По количеству листьев также больших различий не наблюдается, лишь отличается ЦП 5, где этот признак максимален, и ЦП 2, где он минимален. Наибольшую вариабельность имеет параметр количество цветков в соцветии – от 9,8 шт. (ЦП 1) до 51,2 шт. (ЦП 3). Наибольшей изменчивостью обладают следующие параметры: число генеративных побегов (19,3–40,2%), а также число листьев (20,1–38,6%) и цветков в соцветии (24,3–37,2%). Остальные признаки имеют нормальную степень изменчивости (6,0–37,7%).

Многомерные методы статистики – это один из приемов исследования в биологии и экологии, позволяющий обнаружить скрытую в исходных данных информацию. Особенно актуален такой подход для анализа популяций редких видов растений [20]. Один из эффективных методов многомерной статистики – дискриминантный анализ. Данный анализ позволяет оценить эвклидову дистанцию или расстояние Махаланобиса между объектами. На основании этого можно оценить близость изучаемых ценопопуляций по фенотипическим признакам.

Установлены значения квадратов расстояний Махаланобиса между ценопопуляциями (табл. 4). Наибольшее расстояние между ЦП 1–3, 1–4 (58,18; 66,82). Наименьшее – ЦП 1–2, 4–5 (13,95; 11,39), которые географически находятся довольно близко друг к другу. Малое расстояние указывает на более высокое фенотипическое сходство особей между ценопопуляциями.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Значения квадратов расстояний Махаланобиса
между ценопопуляциями *Medicago cancellata*
 [Values of Mahalanobis squared distances among *Medicago cancellata* coenopopulations]

№ ЦП [No CP]	1	2	3	4	5
1	0,00	13,95	58,18	66,82	52,51
2	13,95	0,00	40,27	33,02	22,50
3	58,18	40,27	0,00	39,06	49,63
4	66,82	33,02	39,06	0,00	11,39
5	52,51	22,50	49,63	11,39	0,00

Визуализация дискриминантной модели представлена на рис. 2, где особи всех 5 изучаемых ценопопуляций *M. cancellata* представлены в пространстве первого и второго канонических корней.

Можно видеть, что каждая популяция занимает свою территорию, перекрытий между популяциями почти не наблюдается. Наиболее отлична от остальных ЦП 3, которая фенотипически более разнообразна, в отличие от ЦП 2 и 4, которые образуют более плотное облако.

Важной составляющей популяционной структуры является виталитет – характеристика жизненного состояния особей растений, выполняемая с опо-

рой на морфометрические параметры, оценивающие рост, продукцию растений [24]. Соотношение в ценотической популяции особей разного уровня виталитета дает оценку уровню жизнеспособности популяции в конкретных условиях местообитания. Высокая информативность анализа виталитетного состава популяции обусловлена его первичностью по отношению к другим типам состава популяций.

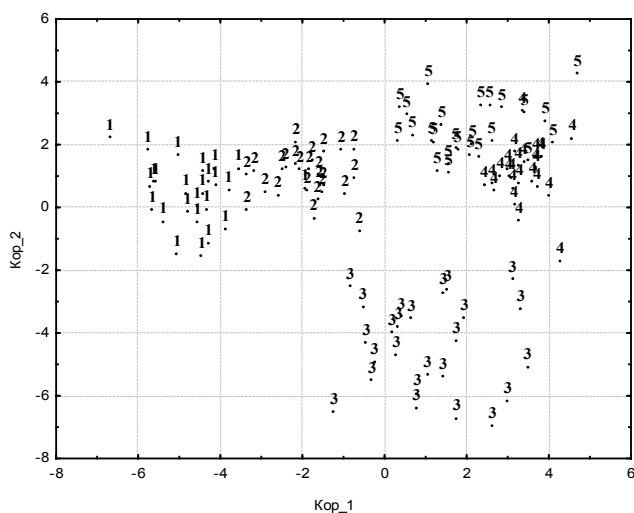


Рис. 2. Результаты дискриминантного анализа ценопопуляций *Medicago cancellata* по совокупности морфометрических признаков в пространстве первого и второго канонических корней (1–5 – номера популяций)

[Fig. 2. The results of discriminate analysis of *Medicago cancellata* coenopopulations per totality of morphometric parameters in the space of the first and the second canonical roots (1-5 - numbers of coenopopulations)]

Проведенные факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди исследованных биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков: число листьев на одном генеративном побеге и число цветков в соцветии, которые в дальнейшем использованы для оценки виталитетного спектра ценопопуляций.

Распределение особей *M. cancellata* по классам виталитета приведено в табл. 5. Жизненное состояние ЦП *M. cancellata* меняется в разных экотопах. В ЦП 3 и 5 отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ЦП здесь максимален и составляет 0,38 и 0,5. Эти ценопопуляции приурочены к слабо нарушенным местообитаниям. В условиях умеренных нарушений в ценопопуляциях сохраняется высокий уровень жизнеспособности отдельных особей. Остальные ЦП (1, 2, 4) отнесены к депрессивным, качество популяции составляет от 0,04 до 0,30. По-видимому, на фоне общего эколого-ценотического стресса,

обусловленного пастбищной и рекреационной нагрузкой, процессы роста особей *M. cancellata* значительно подавляются.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Распределение особей *Medicago cancellata* по классам виталитета
[Distribution of *Medicago cancellata* individuals according to vitality classes]

№ ЦП [No CP]	Относительная частота размерных классов [Relative frequency of dimensional classes]			Качество популяции, Q [Population quality, Q]	Виталитетный тип ЦП [Vital type of CP]
	c	b	a		
3	0,00	0,60	0,40	0,50	Процветающая [thriving]
5	0,24	0,20	0,56	0,38	«
4	0,40	0,28	0,32	0,30	Депрессивная [depressive]
1	0,76	0,24	0,00	0,12	«
2	0,92	0,04	0,04	0,04	«

Таким образом, виталитетный анализ *M. cancellata* показал, что изученные ЦП неоднородны по своему составу. Виталитетный тип их изменяется от процветающего до депрессивного. Соотношение в популяции особей разного уровня виталитета является важной самостоятельной характеристикой, которая дает оценку уровню жизнеспособности популяции в конкретных условиях обитания и в свою очередь является индикатором качества экотопов.

Заключение

Проведенное обследование 5 известных на сегодня в Республике Башкортостан местообитаний редкого эндемичного вида *Medicago cancellata* показало, что состояние популяций удовлетворительное. Общая плотность в ЦП *M. cancellata* варьирует от 2,2 до 5,8 экз./м², эффективная плотность – 2,0–3,8 экз./м². Виталитетный анализ выявил, что две ценопопуляции – процветающие, три ценопопуляции – депрессивные. По всем основным показателям наиболее благоприятные условия для произрастания *M. cancellata* складываются в прутняково-солянковиднополынных степях на шихане Сусактау. Для усиления охраны вида необходим постоянный мониторинг за состоянием популяций, исследования в этом направлении будут продолжены. Наряду с уже существующими ООПТ может быть рекомендовано учреждение памятника природы «Гора Ярыштау» в Давлекановском районе Республики Башкортостан.

Литература

1. Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М. : Наука, 1977 С. 8–20.
2. Работнов Т.А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5–17.

3. Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений. Ч. 3.1 (Семенные растения) / отв. ред. В.Е. Присяжнюк. М. : Щербинская типография, 2004 (2005). 352 с.
4. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Н.В. Бардунов, В.С. Новиков. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
5. Красная книга Республики Башкортостан : в 2 т. Т. 1: Растения и грибы / под ред. Б.Н. Миркина. 2-е изд., доп. и перераб. Уфа : МедиаПринт, 2011. 384 с.
6. Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М. : Наука, 1987. 205 с.
7. Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Уфа : МедиаПринт, 2010. 414 с.
8. Верецагина В.А., Колясникова Н.Л., Новоселова Л.В. Репродуктивная биология видов рода *Medicago* L. Пермь : Изд-во Перм. ун-та, 2004. 225 с.
9. Атласова Л.Г. Состояние ценопопуляций *Medicago falcata* L. в условиях криолитозоны: процессы самоподдержания, возрастная структура и численность // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 1–3. С. 710–714.
10. Атласова Л.Г. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Medicago falcata* в условиях окрестностей города Якутска // Естественные и математические науки в современном мире. 2014. № 15. С. 121–128.
11. Мифтахова С.Р., Абрамова Л.М. Редкие виды диких родичей культурных растений Республики Башкортостан // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 1–1. С. 66–68.
12. Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. Characteristic of coenopopulations of a rare species *Hedysarum grandiflorum* Pall. in stony steppes of the Cis-Urals // Italian Science Review. 2014. № 2(11). С. 241–244.
13. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М. : Наука, 1978. 212 с.
14. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
15. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
16. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др. М. : Наука, 1976. С. 14–43.
17. Наумова Л.Г., Злобин Ю.А. Основы популяционной экологии растений / под ред. Б.М. Миркина. Уфа : БГПУ, 2009. 88 с.
18. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
19. Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола : МарГУ, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
20. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
21. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. Воронеж : Изд-во Воронежского ун-та, 1962. Вып. 7. 602 с.
22. Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных : учебник. 3-е изд. М. : Бином-Пресс, 2008. 512 с.
23. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 2013. 439 с.
24. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоценологических популяций растений : учеб.-метод. пособие. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
25. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. М. : Наука, 1990. 296 с.

26. Лакин Г.Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1980. 293 с.
27. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 79, вып. 1. С. 119–135.
28. Синская Е.Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений // Проблемы популяций у высших растений. 1963. Вып. 2. С. 3–115.
29. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. : Наука, 1973. 283 с.

Поступила в редакцию 16.02.2016 г.; повторно 17.05.2016 г.;
принята 25.05.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

Каримова Ольга Александровна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН (г. Уфа, Россия).

E-mail: karimova07@yandex.ru

Мустафина Альфия Науфалевна – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН (г. Уфа, Россия).

E-mail: alfverta@mail.ru

Абрамова Лариса Михайловна – д-р биол. наук, профессор, зав. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН (г. Уфа, Россия).

E-mail: abramova.lm@mail.ru

Karimova OA, Mustafina AN, Abramova LM. Modern state of natural populations of *Medicago cancellata* Bieb. rare species in the Bashkortostan Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):43-59. doi: 10.17223/19988591/35/3
In Russian, English summary

Olga A. Karimova, Alfiya N. Mustafina, Larisa M. Abramova

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

Modern state of natural populations of *Medicago cancellata* Bieb. rare species in the Bashkortostan Republic

The aim of this study was to investigate the ontogenetic structure, morphometric parameters and to identify the vital structure of *M. cancellata* cenopopulations in the Bashkortostan Republic. In 2015, we examined the state of five *M. cancellata* cenopopulations in the region of the South Urals in petrophyte steppes of the Bashkir Cis-Urals: CP 1 - Yaryshtau city (54,150555°N, 55,096944°E), CP 2 - Alyshevo village (54,034370°N, 55,070412°E), CP 3 - Susaktau city (52,583333°N, 55,983888°E), CP 4 - Pikarskaya city (55,026251°N, 56,226310°E), CP 5 - Satyrtau city (56,251933°N, 56,252403°E).

To study the demographic structure and the density of cenopopulations in each transect we created 25 sample plots of 1 m². We determined the leading population characteristics, such as general and effective density of individuals and developmental structure. The study of morphometry under natural conditions was carried out on 25 average generative individuals. During a discriminate analysis we calculated phenotypic distance expressed by the Mahalanobis distance.

The studies revealed that the predominant type of vegetation is *Agropyron pectinatum* grassland petrophyte steppe. Mainly, cenopopulations occupy top or upper portions of steep (30-40°) southern slopes, occasionally of eastern exposure. These

are usually eroded rocky slopes, with low rates of vegetation cover; erosion is related both to natural causes (water and wind erosion) and anthropogenic factors (grazing). The total density of *M. cancellata* cenopopulations varies from 2.2 to 5.8 ind./m², the effective density - 2.0-3.8 ind./m². All studied *M. cancellata* populations are normal and non-complete; the peak, on the average, is generative individuals. According to the classification of "delta-omega", four cenopopulations are mature and one is aging. The recovery and aging index in all cenopopulations is close or equal to zero. The results of the study of morphometric parameters showed that considering most indicators of both vegetative and generative spheres the cenopopulation on Susaktau mountain is leading, where the predominant type of vegetation is *Agropyron pectinatum* grassland petrophyte steppe; minimum values for all parameters are observed in populations near Alyshevo village, with the predominant type of vegetation - *Stipa korshinskyi-Salvia nutans* petrophyte steppe. The greatest variability is typical of the following parameters: the number of generative shoots (19.3-40.2%), and the number of leaves (20.1-38.6%) and the flowers in the inflorescence (24.3-37.2%). Other parameters have a normal degree of variability (6.0-37.7%). We used the discriminate analysis method to set Mahalanobis squared distances among cenopopulations. The maximum distance is among cenopopulations which are situated on Yaryshtau-Susaktau mountains and Yaryshtau - Pikarskaya mountains (58.18; 66.82), the lowest is between Yaryshtau mountain -Alyshevo village and Pikarskaya - Satyrtau mountains (13.95; 11.39). To estimate the vitality spectrum of cenopopulations we singled out a determining set of characteristics: the number of leaves on one generative stem and the number of flowers per stem. The analysis showed that two populations are thriving (Q - 0.38-0.5) and three are depressive (Q - 0.04-0.30). The state of the studied populations is relatively satisfactory. To enhance the protection of species, a constant monitoring of the state of populations is needed. For all the main indicators, the most favorable conditions for the growth of *Medicago cancellata* form in *Kochia prostrate-Artemisia salsoloides* steppes on Susaktau mountain reefs. Along with the already existing protected areas, it is recommended to create a nature monument "Yaryshtau Mountain" in Davlekanovo region of the Bashkortostan Republic.

The article contains 2 Figures, 5 Tables, 29 References.

Key words: coenopopulation; morphometric parameters; variability; vitality.

References

1. Uranov AA. Voprosy izucheniya struktury fitotsenozov i vidovykh tsenopopulyatsiy [Questions of studying phytocenoses structure and species cenopopulations]. In: *Tsenopopulyatsii rasteniy. Razvitie i vzaimootnosheniya* [Plant cenopopulations. Development and relationship]. Serebryakova TI, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 8-20 p. In Russian
2. Rabotnov TA. Izuchenie tsenoticheskikh populyatsiy v tselyakh vyyasneniya strategii zhizni vidov rasteniy [Studying cenotic populations for clarifying plant species life strategy]. *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskii – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1975;80(3):5-17. In Russian
3. *Red List of Rare and Endangered Animals and Plants, which Particularly Protected in Russia.* Part 3.1. Seminal plants. - Red Data Book Laboratory of All-Russian Research Institute of Nature Protection. Prisyazhnyuk VE, editor. Moscow: OAO "Shherbinskaa tipografiya" Publ.; 2004(2005). 352 p. In Russian
4. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. Bardunov NV, Novikov VS, editors. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2008. 855 p. In Russian

5. *Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan*: v 2 t. T. 1: Rasteniya i griby [The Red List of the Bashkortostan Republic. Vol. 1: Plants and fungi]. Mirkin BM, editor. Ufa: MediaPrint Publ.; 2011. 384 p. In Russian
6. Kuchеров EV, Muldashev AA, Galeva AKh. Okhrana redkikh vidov rasteniy na Yuzhnom Urale [Protection of rare plant species in the South Urals]. Moscow: Nauka Publ.; 1987. 204 p. In Russian
7. *Reestr osobo okhranyaemykh prirodnnykh territoriy Respubliki Bashkortostan*. Izd. 2-e. [Register of protected areas of the Republic of Bashkortostan. 2nd edition.]. Muldashev AA, editor. Ufa: MediaPrint Publ.; 2010. 414 p. In Russian
8. Vereshchagina VA, Kolyasnikova NL, Novoselova LV. Reproduktivnaya biologiya vidov roda *Medicago* L. [*Medicago* L. reproductive biology]. Perm': Perm University Publ.; 2004. 225 p. In Russian
9. Atlasova LG. Sostoyanie tsenopopulyatsiy *Medicago falcata* L. v usloviyakh kriolitozony: protsessy samopodderzhaniya, vozrastnaya struktura i chislennost' [The status of *Medicago falcata* coenopopulations under conditions of the permafrost zone: the processes of self-renewal, and the age structure of population]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Centra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 2014;16(3):710-714. In Russian
10. Atlasova LG. Ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsiy *Medicago falcata* v usloviyakh okrestnostey goroda Yakut'ska [Ontogenetic *Medicago falcata* cenopopulation structure in urban neighborhoods of Yakutsk]. *Estestvennye i matematicheskie nauki v sovremennom mire*. 2014;15:121-128. In Russian
11. Miftakhova SR, Abramova LM. Redkie vidy dikikh rodichey kul'turnykh rasteniy Respubliki Bashkortostan [Rare species of crop wild relatives of Bashkortostan Republic]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Centra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 2014;16(1):66-68. In Russian
12. Abramova LM, Karimova OA, Mustafina AN. Characteristic of coenopopulations of a rare species *Hedysarum grandiflorum* Pall. in stony steppes of the Cis-Urals. *Italian Science Review*. 2014;2(11):241-244. In Russian
13. Mirkin BM, Rozenberg GS. Fitotsenologiya. Printsipy i metody [Phytocenology. Principles and methods]. Moscow: Nauka Publ.; 1978. 212 p. In Russian
14. Rabotnov TA. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Vital cycle of perennial grasses in meadow coenosis]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika*. 1950;6:7-204. In Russian
15. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and power wave processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki* [Scientific Essays of Higher Education. Biological sciences]. 1975;2:7-34. In Russian
16. *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Plant cenopopulations (main concepts and structure)]. Smirnova OV, Zaugol'nova LB, Ermakova IM, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. pp. 14-43. In Russian
17. Naumova LG, Zlobin YuA. Osnovy populyatsionnoy ekologii rasteniy [Fundamentals of plant population ecology]. Mirkin BM, editor. Ufa: BGPU Publ.; 2009. 88 p. In Russian
18. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar" Publ.; 1995. 224 p. In Russian
19. Glotov NV. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On the estimation of age structure parameters of plant populations]. In: *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede. Ch. 1.* [Life of populations in a heterogeneous environment. Pt. 1]. Yoshkar-Ola: Periodika Mariy El Publ.; 1998. pp. 146-149. In Russian
20. Zhivotovskiy LA. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsiy [Ontogenetic state, effective density and classification of populations]. *Ekologiya – Journal of Ecology*. 2001;1:3-7. In Russian

21. Golubev VN. Osnovy biomorfologii travyanistyykh rasteniy tsentral'noy lesostepi [Fundamentals of biomorphology of grassy plants of central forest-steppe]. Tr. Tsentral'no-chernozemnogo zapovednika imeni VV Alekhina – *Proceedings of VV Alekhin Central Chernozem Reserve*. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo un-ta Publ., 1962;7. 602 p. In Russian
22. Khalafyan AA. STATISTICA 6. Statisticheskii analiz dannykh. 3-e izd. Uchebnik [STATISTICA 6. Data statistical analysis. The 3th edition. Textbook]. Moscow: OOO "Binom-Press" Publ.; 2008. 512 p. In Russian
23. Zlobin YuA, Sklyar VG, Klimenko AA. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical bases and methodology of study]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2013. 439 p. In Russian
24. Zlobin YuA. Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy: ucheb.-metod. Posobie [Principles and methods of studying cenotic populations of plants: study guide]. Kazan': Kazan State University Publ.; 1989. 146 p. In Russian
25. Zaytsev GN. Matematika v eksperimental'noy biologii [Mathematics in experimental biology]. Moscow: Nauka Publ.; 1990. 296 p. In Russian
26. Lakin GF. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1990. 352 p. In Russian
27. Uranov AA, Smirnova OV. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnikh rasteniy [Classification and main features of the development of perennial plant populations]. *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskiiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1969;79(1):119-135. In Russian
28. Sinskaya EH. O kategoriyakh i zakonomernostyakh izmenchivosti v populyatsiyakh vysshikh rasteniy [About categories and variation regularities in the populations of higher plants]. In: *Problemy populyatsiy u vysshikh rasteniy* [The problems of populations in higher plants]. 1963;2. 3-115 p. In Russian
29. Mamaev SA. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy [Forms of intraspecific variation of woody plants]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 283 p. In Russian

*Received 16 February 2016; Revised 17 May 2016;
Accepted 25 May 2016; Published 21 September 2016*

Authors info:

Karimova Olga A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Wild-Growing Flora and Introduction of Grassy Plants, Federal State Budgetary Institution of Science Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendelev Str., Ufa 450080, Russian Federation.

E-mail: karimova07@yandex.ru

Mustafina Alfiya N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Wild-Growing Flora and Introduction of Grassy Plants, Federal State Budgetary Institution of Science Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendelev Str., Ufa 450080, Russian Federation.

E-mail: alfverta@mail.ru

Abramova Larisa M, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of Laboratory of Wild-Growing Flora and Introduction of Grassy Plants, Federal State Budgetary Institution of Science Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendelev Str., Ufa 450080, Russian Federation.

E-mail: abramova.lm@mail.ru

УДК 582.284.51(234.851)
doi: 10.17223/19988591/35/4

М.А. Паламарчук

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

Таксономическая и трофическая структуры биоты агарикоидных базидиомицетов горных тундр Приполярного Урала

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта
фундаментальных научных исследований УрО РАН
№ 15-12-4-1, ГР 115082510014 «Разнообразие растительного мира
и почвенного покрова ландшафтов, перспективных для включения в состав
объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО “Девственные леса Коми”».

Выявлено видовое разнообразие агарикоидных базидиомицетов в горных тундрах Приполярного Урала. Установлено, что на сегодняшний день биота насчитывает 139 видов и внутривидовых таксонов, относящихся к 35 родам, 17 семействам и трем порядкам. Ведущими семействами являются Russulaceae, Strophariaceae, Inocybaceae, Cortinariaceae, Tricholomataceae, ведущими родами – Lactarius, Inocybe, Cortinarius, Galerina, Russula. Эколого-трофический анализ показал преобладание в горных тундрах микоризообразователей (50%), подстилочных сапротрофов (19%) и бриотрофов (15%). Наибольшее видовое разнообразие агарикоидных базидиомицетов отмечено в нижней части горно-тундрового пояса. С высотой происходит постепенное обеднение видового состава, но в то же время появляются арктоальпийские виды, предпочитающие кустарничковые и дриадовые тундры.

Ключевые слова: микобиота; агарикоидные базидиомицеты; горно-тундровый пояс; горно-лесной пояс; аркто-альпийские виды; Урал.

Введение

Разнообразие агарикоидных базидиомицетов в горных тундрах на территории России исследованы до сих пор недостаточно. Специальных работ, посвященных этой тематике, очень мало. Сведения о грибах горных тундр Арктической зоны России обобщены в сводке «Грибы российской Арктики» [1]. Для горных тундр Хибинского горного массива отмечено 103 вида макромикетов, из которых 25 видов характерны для тундр, остальные встречаются и в нижележащих растительных поясах [2]. В работе И.А. Горбуновой [3] сообщается о 80 видах агарикоидных и гастероидных базидиомицетов, обнаруженных в дриадовых тундрах Алтае-Саянской горной области. Практически белым пятном остается микобиота горно-тундровых ландшафтов Урала. Имеются лишь небольшие сведения о разнообразии агариковых

грибов Полярного Урала. Для данной территории выявлено 79 видов [4]. Горные тундры Северного Урала также недостаточно обследованы в микологическом плане. Здесь выявлено всего 28 видов [5]. Сведения о разнообразии агарикоидных базидиомицетов Приполярного Урала до начала наших исследований полностью отсутствовали. В связи с этим микологические исследования высокогорного пояса Урала актуальны и представляют большой интерес.

Цель данной работы – выявление видового разнообразия и анализ биоты агарикоидных базидиомицетов горных тундр Приполярного Урала.

Материалы и методики исследования

Материалом для данной работы послужили образцы грибов, собранные в полевые сезоны 2009–2010 и 2012–2015 гг. в северной части западного макросклона Приполярного Урала, на территории национального парка «Югыд ва» (Республика Коми). Большая часть сборов выполнена в бассейне верхнего течения р. Кожим на хребтах: Обеиз, Западные Саледы, Малдынырд, Росомаха. Исследованиями охвачены все растительные сообщества и высотные пояса, представленные на данной территории.

Приполярный Урал – наиболее возвышенная и широкая часть древних Уральских гор, простирающаяся от истоков р. Хулга на севере ($65^{\circ} 40' \text{ с.ш.}$) до г. Тельпосиз на юге (64° с.ш.). Климат района исследований резко континентальный, с длительной суровой зимой и коротким прохладным летом. Активный вегетационный период составляет 40–50 дней. Среднегодовая температура воздуха варьирует от -3 до -7°C , количество осадков колеблется от 500 до 800 (1 000) мм, большая часть которых приходится на май–октябрь [6].

Рассматриваемая территория располагается в подзоне северной тайги. Согласно ботанико-географическому районированию относится к Урало-Западносибирской провинции Евразийской таежной области [7]. В горных ландшафтах изменение характера растительности происходит по высотному градиенту. На Приполярном Урале предложено выделять горно-лесной (до высот 450–500 м), подгольцовый (500–550 м), горно-тундровый (от 550 до 800–850 м) пояса и пояс холодных гольцовых пустынь (выше 850 м) [8].

Горно-лесной пояс начинается с еловых, из ели сибирской (*Picea obovata*), и березово-еловых лесов, с подъемом в горы они замещаются лиственничными лесами из лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), а еще выше – лиственничными редколесьями. Лесная растительность горных долин и ложбин стока более разнообразна. Здесь формируются травянистые типы ельников с пихтой (*Abies sibirica*) и лиственничников, чередующиеся с участками горных лугов. В травостое таких сообществ присутствуют аконит (*Aconitum septentrionale*), чемерица (*Veratrum lobelianum*), из злаков – вейник пурпурный (*Calamagrostis purpureus*). Наличие сомкнутого яруса трав

подавляет развитие мохового покрова. На сухих склонах доминируют луговик извилистый (*Avenella flexuosa*), овсяница овечья (*Festuca ovina*).

Выше границы леса располагается полоса кустарников. Она состоит из нескольких видов ив – филиколистной (*Salix phylicifolia*), лапландской (*S. lapponum*), серой (*S. glauca*), карликовой березки (*Betula nana*), можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica*), ольхи кустарниковой (*Duschekia fruticosa*) [9].

Участки горных кустарничково-моховых и мохово-лишайниковых тундр появляются уже среди горно-лесных редколесий [10]. Их площади увеличиваются по мере нарастания высоты гор. Растительный покров кустарничково-моховых тундр включает багульник (*Ledum palustre*), голубику (*Vaccinium uliginosum*), чернику (*Vaccinium myrtillus*), бруснику (*Vaccinium vitis-idaea*), карликовые ивы (*Salix polaris*, *S. reticulata*), карликовую березку (*Betula nana*). Из трав наиболее обычны осока арктисибирская (*Carex arctisibirica*), овсяница овечья (*Festuca ovina*), луговик извилистый (*Avenella flexuosa*), виды ожик (*Luzula*), ситников (*Juncus*), морошка (*Rubus chamaemorus*). Моховой покров состоит из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, видов *Polytrichum*, которые при нарастании влажности субстрата замещаются сфагновыми мхами (*Sphagnum*). В мохово-лишайниковых горных тундрах, кроме мхов, значительную ценоотическую роль играют лишайники родов *Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*, *Alectoria*, *Peltigera*. На перевалах и плоских вершинах встречаются фрагменты осоково-моховых с *Carex arctisibirica* и дриадовых с дриадой восьмилепестной (*Dryas octopetala*) тундр, мелкотравные луговины [9].

В работе использовался наиболее распространенный в микологии маршрутный метод. Материал гербаризировали по стандартной методике [11, 12]. Идентификацию образцов осуществляли в отделе флоры и растительности Севера, Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Микроскопирование карпофоров проводили с использованием традиционных реактивов (КОН 5%, реактив Мельцера для определения амилоидной и декстриноидной реакции). Изученные образцы хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO).

Таксоны расположены по системе, принятой в 10-м издании «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» [13], за исключением рода *Panaeolus*, который рассматривается в семействе Psathyrellaceae. Авторские знаки даны в соответствии с рекомендациями сводки «Авторы названий грибов» [14]. При анализе трофической структуры микобиоты использована шкала трофических групп, предложенная М.В. Столярской и А.Е. Коваленко [15], с небольшими дополнениями. Принадлежность видов к трофической группе указана в соответствии с литературными источниками и наблюдениями автора.

Результаты исследования и обсуждение

В горных тундрах Приполярного Урала выявлено 139 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 35 родам, 17 семействам и трем порядкам (табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Распределение агарикоидных базидиомицетов горных тундр
Приполярного Урала по порядкам, семействам и родам**
[Distribution of agaricoid basidiomycetes of mountain tundras of the Subpolar Urals
within the orders, families and genera]

Порядок (число родов/видов) [Order (Number of genera/ species)]	Семейство (число родов/видов) [Family (Number of genera/species)]	Род (число видов) [Genus (number of species)]
Agaricales (29/103)	Agaricaceae (2/2)	<i>Cystoderma</i> (1), <i>Cystodermella</i> (1)
	Amanitaceae (1/3)	<i>Amanita</i> (3)
	Cortinariaceae (1/14)	<i>Cortinarius</i> (14)
	Entolomataceae (1/7)	<i>Entoloma</i> (7)
	Hydnangiaceae (1/3)	<i>Laccaria</i> (3)
	Hygrophoraceae (3/6)	<i>Ampulloclitocybe</i> (1), <i>Hygrocybe</i> (2), <i>Lichenomphalia</i> (3)
	Inocybaceae (1/15)	<i>Inocybe</i> (15)
	Lyophyllaceae (1/1)	<i>Tephrocybe</i> (1)
	Marasmiaceae (1/7)	<i>Gymnopus</i> (7)
	Mycenaceae (3/9)	<i>Mycena</i> (7), <i>Roridomyces</i> (1), <i>Xeromphalina</i> (1)
	Psathyrellaceae (2/2)	<i>Panaeolus</i> (1), <i>Psathyrella</i> (1)
	Strophariaceae (6/22)	<i>Agrocybe</i> (2), <i>Galerina</i> (13), <i>Hebeloma</i> (1), <i>Hypholoma</i> (3), <i>Phaeogalera</i> (1), <i>Psilocybe</i> (2)
	Tricholomataceae (6/12)	<i>Arrhenia</i> (4), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Clitocybe</i> (2), <i>Infundibulicybe</i> (3), <i>Lepista</i> (1), <i>Omphaliaster</i> (1)
Boletales (4/8)	Boletaceae (2/6)	<i>Leccinum</i> (5), <i>Xerocomus</i> (1)
	Paxillaceae (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)
	Suillaceae (1/1)	<i>Suillus</i> (1)
Russulales (2/28)	Russulaceae (2/28)	<i>Lactarius</i> (16), <i>Russula</i> (12)
3 порядка [3 orders]	17 семейств [17 families]	35 родов, 139 видов [35 genera, 139 species]

Ведущими семействами являются Russulaceae (20,1% от общего видового разнообразия), Strophariaceae (15,8%), Inocybaceae (10,8%), Cortinariaceae (10,1%), Tricholomataceae (8,6%), Mycenaceae (6,5%), Entolomataceae и Marasmiaceae (по 5%) (табл. 2), что характерно для всей лесной зоны Голарктики. На первые три семейства приходится 46,8%, тогда как в лесном поясе 36,6%, т.е. с высотой доля трех ведущих семейств в биоте увеличивается. Подобная закономерность отмечена и при продвижении с юга на север [5, 16, 17]. По сравнению с горно-лесным поясом Приполярного Урала в горных тундрах увеличивается роль семейства Inocybaceae, представленного одним

родом – *Inocybe* (см. табл. 2). Ведущее положение рода *Inocybe* в родовом спектре характерно и для равнинных тундр [18]. Снижается разнообразие семейства Tricholomataceae, большинство представителей которого предпочитают лесные местообитания (см. табл. 2).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Ведущие по числу видов семейства в биоте агарикоидных
базидиомицетов Приполярного Урала**
[Leading families in the biota of agaricoid basidiomycetes of the Subpolar Urals]

Семейство [Family]	Горные тундры [Mountain tundras]		Горные леса [Mountain forests]	
	Ранг [Rank]	Число видов [Number of species]	Ранг [Rank]	Число видов [Number of species]
Russulaceae	1	28	3	24
Strophariaceae	2	22	1	37
Inocybaceae	3	15	6	18
Cortinariaceae	4	14	5	20
Tricholomataceae	5	12	2	25
Mycenaceae	6	9	4	21
Entolomataceae	7–8	7	8–9	10
Marasmiaceae	7–8	7	8–9	10
Boletaceae	9–10	6	11–13	6
Hygrophoraceae	9–10	6	7	13

Ведущими родами по числу видов являются *Lactarius* (11,5% от общего числа видов), *Inocybe* (10,8%), *Cortinarius* (10,1%), *Galerina* (9,4%), *Russula* (8,6%), *Entoloma*, *Gymnopus*, *Mycena* (по 5%) (табл. 3). Эти роды включают 91 вид, или 65% всего видового состава. Остальные 27 родов имеют невысокое видовое богатство, причем 16 – являются одновидовыми (46% всех родов). В горных тундрах Приполярного Урала род *Lactarius* выходит на первое место, тогда как в горных лесах занимает второе–третье, а в микобиотах таежной зоны обычно не поднимается выше четвертого места. Лидирующая позиция рода *Lactarius* характерна для арктических и альпийских местообитаний [19, 20]. Помимо этого, заметно увеличивается роль и таких родов, как *Inocybe*, *Galerina* и *Russula*. Высокое видовое разнообразие родов *Inocybe* и *Galerina* типично для равнинных и горных тундр [18]. В то же время в горно-тундровом поясе значительно снижается разнообразие рода *Mycena*, тогда как в лесах его представители занимают лидирующие позиции (см. табл. 3) [5, 17].

В горных тундрах Приполярного Урала выявлено три вида, новых для территории России (*Cortinarius durus* P.D. Orton, *Inocybe argenteolutea* Vauras, *I. subhirsuta* Kühner). Часть видов, отмеченных в районе исследования, редко встречаются на территории России и представлены несколькими находками: *Lactarius brunneoviolaceus* M.P. Christ., *Hygrocybe cinerella* (Kühner) Arnolds, *Omphaliaster borealis* (M. Lange et Skifte) Lamoure, *Cortinarius minutalis* Lamour, *C. septentrionalis* Bendiksen, K. Bendiksen. et Brandrud, *Entoloma alpicola* (J. Favre) Noordel., *E. bipelle* Noordel. et T. Borgen.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Ведущие по числу видов роды агарикоидных базидиомицетов Приполярного Урала
[Leading genera in the biota of agaricoid basidiomycetes of the Subpolar Urals]

Род [Genus]	Горные тундры [Mountain tundras]		Горные леса [Mountain forests]	
	Ранг [Rank]	Число видов [Number of species]	Ранг [Rank]	Число видов [Number of species]
<i>Lactarius</i>	1	16	2–3	18
<i>Inocybe</i>	2	15	4	12
<i>Cortinarius</i>	3	14	1	19
<i>Galerina</i>	4	13	6	9
<i>Russula</i>	5	12	9–11	6
<i>Entoloma</i>	6–8	7	5	10
<i>Gymnopus</i>	6–8	7	9–11	6
<i>Mycena</i>	6–8	7	2–3	18
<i>Leccinum</i>	9	5	15–20	4
<i>Arrhenia</i>	10	4	15–20	4

Субстрат – важнейший фактор в жизни шляпочных грибов, поскольку они как гетеротрофные организмы получают из него все необходимые питательные вещества. По типу и источнику питания выявленные агарикоидные базидиомицеты могут быть разделены на восемь групп: симбиотрофы (микоризообразователи), сапротрофы на опаде, на подстилке, на гумусе, на древесине (ксилотрофы), на мхах (бриотрофы), лишенизированные грибы, паразиты и копротрофы (рис. 1). При этом около 5% видов могут питаться за счет двух и более субстратов, такие виды включены одновременно в разные трофические группы.

Микоризообразователи лидируют почти во всех голарктических микобиотах, но особенно велика их роль в тундровой зоне равнины и гор, где они преобладают или занимают равные позиции с сапротрофами [4, 21]. Так, в субарктических тундрах на долю микоризообразователей приходится 50% [21], в горных тундрах Полярного Урала – 58% [4], Алтае-Саянской горной области – 56% [3]. В анализируемой микобиоте на их долю приходится 50% от общего видового разнообразия (73 вида). В горных лесах Приполярного Урала микоризообразователи составляют 40% (см. рис. 1). То есть с подъемом в горы доля микоризообразователей увеличивается. Подобная закономерность наблюдается и при движении с юга на север: доля участия микоризообразователей в сложении микобиоты растет. В тундровых сообществах они выполняют исключительно важную функцию. Симбиоз грибов с низкими кустарниками и кустарничками позволяет последним с помощью эктотрофной микоризы получать элементы минерального питания, почти отсутствующие в почвенном растворе и поглощающем комплексе тундровых почв [4]. Большинство представителей данной группы относится к семействам *Russulaceae* (28 видов), *Inocybaceae* (15), *Cortinariaceae* (14) и родам *Lactarius* (16), *Inocybe* (15), *Cortinarius* (14) и *Russula* (12).

Широта специализации у симбиотрофных грибов различна. Так, микоризообразователи с лиственными породами представлены в горных тундрах

Приполярного Урала 44 видами, не специализированы в отношении симбиотрофа 28 видов грибов. Особенностью микобиоты тундр является практически полное отсутствие видов, связанных симбиотическими отношениями с хвойными породами, так как они редко заходят в горные тундры, встречаются лишь одиночные угнетенные ели и лиственницы. Из микоризообразователей хвойных пород в горных тундрах Приполярного Урала отмечен только *Suillus clintonianus* (Peck) Kuntze, собранный под небольшой лиственницей.

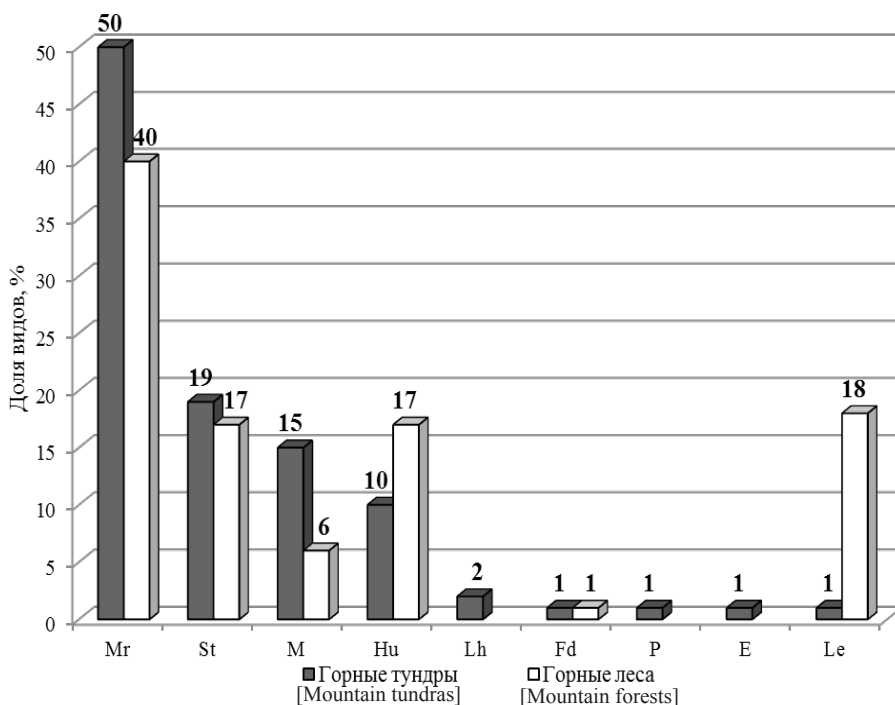


Рис. 1. Распределение агарикоидных базидиомицетов Приполярного Урала по трофическим группам: Mr – микоризообразователи, St – подстилочные сапротрофы, M – бриотрофы, Hu – гумусовые сапротрофы, Lh – лишенизированные симбиотрофы, Fd – сапротрофы на опаде, P – факультативные паразиты, E – копротрофы, Le – ксилотрофы. * – в случае принадлежности вида к двум

трофическим группам он учитывался при подсчетах дважды
 [Fig. 1. Distribution of agaricoid basidiomycetes of the Subpolar Urals within trophic groups. On the X axis - Trophic groups, on the Y axis - Proportion of species, %.

Mr - Mycorrhizal fungi, St - Saprotrophic on litter, M - Saprotrophic on bryophytes, Hu - Saprotrophic on humus, Lh - Lichenicolous fungi, Fd - Saprotrophic on leafs, P - Facultative parasites, E - Saprotrophic on dung, Le - Saprotrophic on wood.

*In case if a species belongs to two trophic groups it is double counted]

Большая часть микоризообразователей встречается только в нижней части тундрового пояса и характерна для кустарниковых тундр. В горные тундры эти виды заходят из лежащих ниже по склону лесов и редколесий.

Как правило, это бореальные виды с широкой экологической амплитудой, способные менять своих партнеров по симбиозу. Эта группа представлена 28 видами: *Cortinarius argentatus* (Pers.) Fr., *C. caperatus* (Pers.) Fr., *C. croceus* (Schaeff.) Gray, *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke, *Inocybe lacera* (Fr.) P. Kumm., *I. napipes* J. E. Lange, *I. rimosa* (Bull.) P. Kumm., *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., *Lactarius rufus* (Scop.) Fr., *Russula clavipes* Velen., *R. puellaris* Fr. и др. Кроме того, в кустарниковые тундры заходят и узкоспециализированные симбионты березы, способные в тундрах образовывать микоризу с карликовой березкой. Это такие виды, как *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray, *L. variicolor* Watling, *L. versipelle* (Fr. et Hök) Snell, *Lactarius fuliginosus* (Fr.) Fr., *L. glyciosmus* (Fr.) Fr., *L. vietus* (Fr.) Fr., *Russula aeruginea* Lindblad, *R. claroflava* Grove и др.

Вторая группа микоризных грибов представлена гипоарктоальпийскими и арктоальпийскими видами, больше тяготеет к пятнистым кустарничково-мохово-лишайниковым и дриадовым тундрам, расположенным выше по склону. Эти грибы образуют микоризу с карликовой березкой, различными видами ив и дриадой: *Cortinarius alpinus* Boud., *C. durus*, *C. minutalis*, *C. polaris* Høil., *C. septentrionalis*, *Entoloma alpicola*, *Laccaria pumila* Fayod, *Inocybe acuta* Boud., *I. agardhii* (N. Lund) P.D. Orton, *I. dulcamara* (Alb. et Schwein.) P. Kumm., *I. giacomii* J. Favre, *I. salicis-herbaceae* Kühner, *I. subhirsuta*, *Lactarius brunneoviolaceus*, *L. dryadophilus* Kühner, *L. pseudouvidus* Kühner, *L. torminosulus* Knudsen et T. Borgen, *Leccinum rotundifoliae* (Singer) A.H. Sm., Thiers et Watling, *Russula pascua* (F.H. Møller et Jul. Schaff.) Kühner и др.

На долю грибов с сапротрофным типом питания приходится 50% от общего видового разнообразия. Среди них преобладают подстилочные сапротрофы. К ним относится 27 видов (19%). В горных лесах Приполярного Урала их доля немного меньше (17%) (см. рис. 1). В основном это широко распространенные бореальные виды, заходящие в горно-тундровый пояс из лесов и редколесий (*Cystoderma adnatifolia* (Peck) Harmaja, *Entoloma cetratum* (Fr.) M.M. Moser, *Ampulloclitocybe clavipes* (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys, *Gymnopus confluens* (Pers.) Antonín, Halling et Noordel., *G. dryophilus* (Bull.) Murrill, *Mycena filipes* (Bull.) P. Kumm., *M. galopus* (Pers.) P. Kumm., *M. pura* (Pers.) P. Kumm., *Cantharellula umbonata* (J.F. Gmel.) Singer, *Clitocybe gibba* (Pers.) P. Kumm. и др.). Только в тундровых местообитаниях из представителей этой группы отмечены *Gymnopus alpinus* (Vilgalys et O.K. Mill.) Antonín et Noordel., *Infundibulicybe dryadum* (Bon) Harmaja, *Omphaliaster borealis*.

К группе бриотрофов – грибов, участвующих в разложении отмерших частей зеленых и сфагновых мхов, относится 22 вида (15% от общего видового разнообразия). Доля их заметно увеличивается с подъемом в горы (см. рис. 1). Высокое видовое разнообразие бриотрофов характерно и для равнинных тундр. Практически все виды этой группы относятся к семейству *Strophariaceae* (16 видов) и роду *Galerina* (12). Типичными представителями данной группы являются *Tephrocycbe palustris* (Peck) Donk, *Galerina paludosa* (Fr.) Kühner, *G. pumila* (Pers.) M. Lange, *G. vittiformis* (Fr.) Singer, *Hypholoma*

elongatum (Pers.) Ricken, *H. polytrichi* (Fr.) Ricken, *Phaeogalera stagnina* (Fr.) Pegler et T.W.K. Young, *Arrhenia philonotis* (Lasch) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys, *A. sphagnicola* (Berk.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys и др. Эти виды обычны и для равнинных болот и заболоченных лесов. К арктоальпийцам из группы бриотрофов относятся только *Galerina arctica* (Singer) Nezdojm., *G. pseudomycenopsis* Pilat. и *G. pumila* var. *subalpina* A.H. Sm.

Гумусовые сапротрофы представлены 14 видами (10%), их разнообразие заметно снижается с высотой (см. рис. 1). Среди представителей данной группы отмечены такие виды, как *Entoloma conferendum* (Britzelm.) Noordel., *E. pallescens* (P. Karst.) Noordel., *Hygrocybe substrangulata* (Peck) P.D. Orton et Watling, *Agrocybe paludosa* (J.E. Lange) Kühner et Romagn. ex Bon, *A. prae-cox* (Pers.) Fayod и др. Гумусовые сапротрофы предпочитают луговинные тундры. Практически все эти виды встречаются и в лесном поясе. Только тундровые, альпийские местообитания предпочитают *Hygrocybe cinerella*, *Entoloma bipelle*, *Infundibulicybe lapponica* (Harmaja) Harmaja и *Lepista multififormis* (Romell) Gulden.

Остальные группы (ксилотрофы, лихенизированные грибы, паразиты, сапротрофы на опаде и копротрофы) представлены небольшим числом видов. Обычны и часто встречаются в тундрах представители группы лихенизированных грибов – *Lichenomphalia alpina* (Britzelm.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys, *L. hudsoniana* (H.S. Jenn.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys, *L. umbellifera* (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys. К паразитам относятся два вида, паразитирующие на мхах. *Psilocybe chionophila* Lamoure растет на мхах из рода *Polytrichum*, *Arrhenia lobata* (Pers.) Redhead – на мхах родов *Drepanocladum* и *Calliergon*. Сапротрофы на опаде представлены двумя видами – *Gymnopus androsaceus* (L.) J.L. Mata et R.H. Petersen и *G. terginus* (Fr.) Antonín et Noordel. Из группы дереворазрушающих грибов в тундрах отмечен только один вид – *Mycena rubromarginata* (Fr.) P. Kumm. Этот вид собран в нижней части горно-тундрового пояса на опавшей ветке рябины. Отсутствие дереворазрушающих грибов на тундровых кустарниках и кустарничках отмечали многие исследователи. По мнению Б.П. Василькова [22], это связано с недостаточной толщиной стволов этих видов и как следствие скудностью субстрата. Один вид *Panaeolus semiovatus* (Sowerby) S. Lundell et Nannf. собран в горной тундре на конском навозе и относится к группе копротрофов.

Распределены агарикоидные базидиомицеты по горно-тундровому поясу неравномерно. Так, наибольшее их разнообразие отмечено в его нижней части. Здесь встречаются типично бореальные виды, которые заходят сюда из горно-лесного пояса и горных редколесий. Из 139 видов, отмеченных в тундрах, 94 вида (68% от общего видового разнообразия) встречаются и в лесном поясе. С высотой происходит постепенное обеднение видового состава, но в то же время появляются арктоальпийские виды, предпочитающие кустарничковые и дриадовые тундры. Только в горно-тундровом поясе

Приполярного Урала выявлено 45 видов. К арктоальпийским видам, определяющим своеобразие и специфику горных тундр Приполярного Урала, относятся 35 видов (25% общего видового разнообразия горных тундр): *Amanita nivalis* Grey., *Cortinarius alpinus*, *C. durus*, *C. fennoscandicus* Bendiksen, K. Bendiksen et Brandrud, *C. minutalis*, *C. norvegicus* Høil., *C. polaris*, *C. septentrionalis*, *Entoloma alpicola*, *E. bipelle*, *Hygrocybe cinerella*, *Lichenomphalia alpina*, *L. hudsoniana*, *Inocybe argenteolutea*, *I. giacomii* J. Favre, *I. salicis-herbaceae*, *I. subhirsuta*, *Mycena epipterygia* var. *badiceps* M. Lange, *Galerina arctica*, *G. pseudomycenopsis*, *G. pumila* var. *subalpina*, *Psilocybe chionophila*, *Arrenhena lobata*, *Gymnopus alpinus*, *Infundibulicybe dryadum*, *I. lapponica*, *Lepista multififormis*, *Leccinum rotundifoliae*, *Lactarius brunneoviolaceus*, *L. dryadophilus*, *L. pseudouvidus*, *L. salicis-reticulatae* Kühner, *L. torminosulus*, *Russula nana* Killerm., *R. pascua*.

Заключение

В результате многолетних исследований в горных тундрах Приполярного Урала выявлено 139 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов. В таксономическом спектре микобиоты горных тундр лидируют семейства *Russulaceae*, *Strophariaceae*, *Inocybaceae* и рода *Lactarius*, *Inocybe*, *Cortinarius*. По сравнению с горно-лесным поясом Приполярного Урала в горных тундрах увеличивается роль семейства *Inocybaceae*, родов *Lactarius*, *Inocybe*, *Galerina*, в то же время снижается разнообразие семейства *Tricholomataceae* и рода *Mycena*. В трофической структуре горных тундр увеличивается роль микоризообразователей и бриотрофов, а разнообразие ксилотрофов и гумусовых сапротрофов снижается. Наибольшее видовое разнообразие агариковых грибов отмечено в нижней части горно-тундрового пояса Приполярного Урала, с высотой происходит постепенное обеднение видового состава и появление арктоальпийских видов.

Полученные сведения вносят значительный вклад в познание разнообразия агарикоидных базидиомицетов горных тундр, сведения о которых на территории России до сих пор недостаточны и фрагментарны.

Литература

1. Каратыгин И.В., Нездойминого Э.Л., Новожилов Ю.К., Журбенко М.П. Грибы Российской Арктики. СПб. : Изд-во Санкт-Петербургской гос. хим-фарм. академии, 1999. 212 с.
2. Михайловский Л.В. Макромицеты ерничково-вересковой тундры в долинах озер Большого и Малого Вудъявров Хибинского горного массива // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9, вып. 4. С. 293–298.
3. Горбунова И.А. Биота агарикоидных и гастероидных базидиомицетов дриадовых тундр Алтае-Саянской горной области (Южная Сибирь) // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21, № 1. С. 53–60.
4. Нездойминого Э.Л. Базидиальные макромицеты в горных тундрах Полярного Урала // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 26–29.

5. Паламарчук М.А. Агарикоидные базидиомицеты Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар : Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2012. 152 с.
6. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М. : ДиК, Дрофа, 1997. 116 с.
7. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С. 10–22.
8. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 282 с.
9. Мартыненко В.А., Дегтева С.В. Конспект флоры природного национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми). Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 93 с.
10. Непомилуева Н.И., Лащенкова А.Н. Охрана флоры и растительности природного парка Коми АССР // Растительный мир охраняемых территорий. Рига : Зинанте, 1978. С. 43–46.
11. Бондарцев А.С., Зингер Р.А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Тр. Бот. ин-та. им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 2. 1950. Вып. 6. С. 499–572.
12. Гербарное дело: справочное руководство. Рус. изд. / пер. с англ. Е.Ю. Еремеевой, Д.В. Гельтмана, И.В. Соколовой ; под ред. Д.В. Гельтмана. Кью : Королевский ботанический сад, 1995. 341 с.
13. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th edition. Wallingford : CAB International, 2008. 771 p.
14. Kirk P.M., Ansell A.E. Authors of Fungal Names. Wallingford : CAB International, 1992. 95 p.
15. Столярская М.В., Коваленко А.Е. Грибы Нижнесвирского заповедника. Вып. 1: Макромицеты (преимущественно агарикоидные базидиомицеты): Аннотированные списки видов. СПб. : Ботанический институт им. В.Л. Комарова, 1996. 59 с.
16. Столярская М.В. Агарикоидные базидиомицеты Нижнесвирского заповедника : дис. ... канд. биол. наук. СПб. : Ботанический институт им. В.Л. Комарова, 1998. 200 с.
17. Морозова О.В. Таксономический и географический анализ агарикоидных базидиомицетов Ленинградской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, вып. 5. С. 42–50.
18. Нездойминого Э.Л. Макромицеты дельты реки Лены // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 2. С. 22–26.
19. Geml J., Laursen G.A., Timling I., Mcfarland J.M., Booth M.G., Lennon N., Nusbaum C., Taylor D.L. Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal Lactarius Pers. (Russulales; Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA // Molecular Ecology. 2009. № 18. P. 2213–2227.
20. Cripps C.L., Barge E. Notes on the genus Lactarius from the Rocky Mountain alpine zone in regard to Finnish arctic-alpine species // Karstenia. 2013. № 53(1). P. 29–37.
21. Нездойминого Э.Л. Шляпочные грибы российской Арктики // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 3. С. 47–53.
22. Васильков Б.П. Ксилофильные грибы восточноевропейской и западносибирской лесотундры // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 5. С. 660–669.

*Поступила в редакцию 26.02.2016 г.; повторно 25.05.2016 г.;
принята 15.06.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.*

Паламарчук Марина Анатольевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории геоботаники и сравнительной флористики, отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар, Россия).

E-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru

Palamarchuk MA. Taxonomic and trophic structure of the biota of agaricoid basidiomycetes in mountain tundras of the Subpolar Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):60-73. doi: 10.17223/19988591/35/4. In Russian, English summary

Marina A. Palamarchuk

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation

Taxonomic and trophic structure of the biota of agaricoid basidiomycetes in mountain tundras of the Subpolar Urals

The diversity of agaricoid basidiomycetes in mountain tundras of Russia is still underinvestigated. The aim of this work was to identify species diversity and analyze the biota of agaricoid Basidiomycetes in mountain tundras of the Nether-Polar Urals.

We collected the material for this article during 2009-2010 and 2012-2015 in the northern part of the western slope of the Subpolar Urals in the national park “Yugyd-Va” (the Komi Republic, Russia, 63°59'N, 59°13'E). The research covered all plant communities and altitudinal belts, presented in the given territory. The studied samples are stored in the Herbarium of the Institute of Biology, Komi Science Centre UB RAS (SYKO).

We identified 139 species and intraspecific taxa of the agaricoid basidiomycetes from 35 genera, 17 families and three orders. The leading families are *Russulaceae* (20.1%), *Strophariaceae* (15.8%), *Inocybaceae* (10.8%), *Cortinariaceae* (10.1%) and *Tricholomataceae* (8.6%). The leading genera are *Lactarius* (11.5%), *Inocybe* (10.8%), *Cortinarius* (10.1%), *Galerina* (9.4%) and *Russula* (8.6%). Comparing with the mountain-forest belt of the Subpolar Urals, in the mountain tundra, the diversity of family *Inocybaceae*, genera *Lactarius*, *Inocybe*, *Galerina* increases and the diversity of family *Tricholomataceae* and genus *Mycena* reduces. The trophic structure of the mycobiota of the mountain tundra of the Subpolar Urals is dominated by mycorrhizal fungi. The share of the mycorrhizal fungi increases from 40% to 50% with the altitude. The share of saprotrophic fungi is 50% of the total species diversity. The saprotrophic on litter dominated among them (27 species, 19%). The group of saprotrophic on bryophytes contains 22 species (15%). Their share markedly increases with the altitude. A high diversity of saprotrophic on bryophytes is typical of the plain tundra. The saprotrophic on humus includes 14 species (10%); their diversity reduces markedly with the altitude. The other groups of fungi (saprotrophic on wood, saprotrophic on leaf, lichenicolous fungi, parasites and saprotrophic on dung) are presented by a small number of species. Agaricoid basidiomycetes are distributed irregularly in the mountain-tundra belt. The greatest diversity is observed in the lower part of the belt. A gradual depletion of the species diversity is observed with the altitude increasing. At the same time, arctic-alpine species appear and prefer dwarf shrub and dryas tundras. Arctic-alpine species, determining the originality and specificity of the mountain tundra of the Subpolar Urals, include 35 species (25% of the total species diversity of the mountain tundra): *Amanita nivalis*, *Cortinarius alpinus*, *C. durus*, *C. fennoscandicus*, *C. minutalis*, *C. norvegicus*, *C. polaris*, *C. septentrionalis*, *Entoloma alpicola*, *E. bipelle*, *Hygrocybe cinerella*, *Lichenomphalia alpina*, *L. hudsoniana*, *Inocybe argenteolutea*, *I. giacomii*, *I. salicis-herbaceae*, *I. subhirsuta*, *Mycena epipterygia* var. *badiceps*, *Galerina arctica*, *G. pseudomycenopsis*, *G. pumila* var. *subalpina*, *Psilocybe chionophila*, *Arrhenia lobata*, *Gymnopus alpinus*, *Infundibulicybe dryadum*, *I. lapponica*, *Lepista multiformis*, *Leccinum rotundifoliae*, *Lactarius brunneoviolaceus*, *L. dryadophilus*, *L. pseudouvidus*, *L. salicis-reticulatae*, *L. torminosulus*, *Russula nana* and *R. pascua*.

Funding: This work was partially supported by the Project of Basic Scientific Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (No 15-12-4-1, GR 115 082 510 014 “The diversity of flora and soil landscapes, promising for inclusion in the UNESCO World Heritage Site “Virgin Komi forests”).

The article contains 1 Figure, 3 Tables, 22 References.

Key words: mycobiota; agaricoid basidiomycetes; mountain-tundra belt; mountain-forest belt; arctic-alpine species; Ural.

References

1. Karatygin IV, Nezdoiminogo EL, Novozhilov YuK, Zhurbenko MP. Russian Arctic Fungi. St.-Petersburg: St. Petersburg gosudarstvennoy khimiko-farmatsevticheskoy akademii Publ.; 1999. 212 p. In Russian
2. Mikhaylovskiy LV. Makromitsety ernikovo-vereskovoy tundry v dolinakh ozer Bol'shogo i Malogo Vud'yavrov Khibinskogo gornogo massiva [Macromycetes of the dwarf birch-heather tundra in the valleys of Bolshoi and Maly Vudyavr lakes of the Khibiny Mountains]. *Mikologiya i Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 1975;9(4):293-298. In Russian
3. Gorbunova IA. Biota of agaricoid and gasteroid basidiomycetes of dryad tundras of the Altai-Sayan mountain area (Southern Siberia). *Contemporary Problems of Ecology*. 2014;7(1):39-44. doi: [10.1134/S1995425514010065](https://doi.org/10.1134/S1995425514010065)
4. Nezdoiminogo EL. Basidial macromycetes in mountain tundras of Polar Urals. *Mikologiya i Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2001;35(2):26-29. In Russian
5. Palamarchuk MA. Agarikoidnye bazidiomitsety Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Severnyy Ural) [Agaricoid basidiomycetes of the Pechoro-Ilychsky Nature Reserve (Northern Urals)]. Syktyvkar: Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS Publ.; 2012. 152 p. In Russian
6. Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology]. Taskaev AI, editor. Moscow: DiK, Dropha Publ.; 1997. 116 p. In Russian
7. Isachenko TI, Lavrenko EM. Botaniko-geograficheskoe rayonirovanie [Botanical and geographical regionalization]. In: *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the European part of the USSR]. Gribova SA, Isachenko TI, Lavrenko EM, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 10-22. In Russian
8. Gorchakovskiy PL. Rastitel'nyy mir vysokogornogo Urala [Flora of the high-mountain Urals]. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 282 p. In Russian
9. Martynenko VA, Degteva SV. Check list of vascular plants of the national park "Yugyd-Va" (the Komi Republic). Yekaterinburg: Ural Division RAS Publ.; 2003. 93 p. In Russian
10. Nepomilueva NI, Lashchenkova AN. Okhrana flory i rastitel'nosti prirodnogo parka Komi ASSR [Protection of flora and vegetation of the natural park of the Komi Republic]. Tabaka LV, editor. In: *Rastitel'nyy mir okhranyaemykh territoriy* [Vegetation of the protected areas]. Riga: Zinante Publ.; 1978. pp. 43-46. In Russian
11. Bondartsev AS, Zinger RA. Rukovodstvo po sboru vysshikh bazidial'nykh gribov dlya nauchnogo ikh izucheniya [A handbook on collection of higher basidial fungi for their scientific study]. *Trudy Botanicheskogo instituta imeni VL Komarova AN SSSR*. 1950;2(6):499-572. In Russian
12. *The Herbarium handbook*. Bridson D, Forman L, editor. Eremeeva EYu, Geltman DV, Sokolovskaya IV, translated from English; Geltman DV, editor. Kew: Royal Botanical Gardens; 1995. 341 p. In Russian
13. Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th edition. Wallingford: CAB International; 2008. 771 p.

14. Kirk PM, Ansell AE. Authors of Fungal Names. Wallingford: CAB International; 1992. 95 p.
15. Stolyarskaya MV, Kovalenko AE. Fungi of Nizhnesvirsky Reserve. 1. Macromycetes (mainly agaricoid basidiomycetes). Check-list. St.-Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science Publ.; 1996. 59 p. In Russian
16. Stolyarskaya MV. *Agarikoidnye bazidiomitsety Nizhnesvirskogo zapovednika* [Agaricoid basidiomycetes of the Nizhnesvirsky Reserve. CandSci. Dissertation, Biology]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science; 1998. 200 p. In Russian
17. Morozova OV. Taxonomic and geographic analyses of the agaricoid basidiomycetes biota of the Leningrad Region. *Mikologiya I Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2002;36(5):42-50. In Russian
18. Nezdoiminogo EL. Macromycetes of the Lena River delta. *Mikologiya I Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2003;37(2):22-26. In Russian
19. Geml J, Laursen GA, Timling I, Mcfarland JM, Booth MG, Lennon N, Nusbaum C, Taylor DL. Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal *Lactarius* Pers. (Russulales; Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA. *Molecular Ecology*. 2009;18(10):2213-2227. doi: [10.1111/j.1365-294X.2009.04192.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04192.x)
20. Cripps CL, Barge E. Notes on the genus *Lactarius* from the Rocky Mountain alpine zone in regard to Finnish arcticalpine species. *Karstenia*. 2013;53(1-2):29-37.
21. Nezdoiminogo EL. Mushrooms of the Russian Arctic. *Mikologiya I Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 1997;31(3):47-53. In Russian
22. Vasil'kov BP. Ksilofil'nye griby vostochnoevropeyskoy i zapadnosibirskoy lesotundry [The xylophilous fungi of the East-European and West-Siberian forest tundra]. *Botanicheskij zhurnal – Botanical Journal*. 1966;51(5):660-669. In Russian

*Received 26 February 2016; Revised 25 May 2016;
Accepted 15 June 2016; Published 21 September 2016*

Autor info:

Palamarchuk Marina A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geobotany and Comparative Floristics, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru

УДК 581.55(571.122)
doi: 10.17223/19988591/35/5

Г.С. Таран¹, В.Н. Тюрин², А.П. Дьяченко³

¹Западно-Сибирский филиал Института леса им. В.Н. Сукачева
СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия

³Уральский государственный педагогический университет, г. Екатеринбург, Россия

Новое местонахождение лопарскоивняков (*Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993, *Alnetea glutinosae*) в Западной Сибири

Новое местонахождение ивняков с доминированием *Salix lapponum* L. обнаружено в пойме р. Ягмунъягун в 37 км к востоку от г. Сургута, 61°19'23" с.ш., 74°12'01" в.д. (Сургутский район Ханты-Мансийского автономного округа). Цель статьи – дать детальную синтаксономическую и ландшафтную характеристику этим оригинальным сообществам, слабо отраженным в геоботанической литературе. В классификации Браун-Бланке ягмунъягунские ивняки опознаны как ассоциация *Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993 (союз *Salicion cinereae* Th. Müller et Görs ex Passarge 1961, порядок *Salicetalia auritae* Doing 1962, класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1943). Изученные лопарскоивняки разделяются на две субассоциации: *С. а.-S. l. typicum* Taran 1993 (вариант *Carex lasiocarpa*) и *Carici aquatilis-Salicetum lapponum juncetosum filiformis* Taran, Tyurin et Dyachenko subass. nov.; диагностические виды последней – *Juncus filiformis*, *Gentiana pneumonanthe*, *Phalaroides arundinacea*. Средняя высота ивы в ценозах субасс. *С. а.-S. l. juncetosum filiformis* – 1,5 м, среднее общее проективное покрытие ивы – 24%, травостоя – 48%, напочвенных мхов – 17%, средняя видовая насыщенность сосудистыми – 20,5, мхами – 10,6 видов на 100 м². В ягмунъягунских лопарскоивняках выявлено 44 вида сосудистых растений, 1 вид печеночников и 27 видов мхов, в том числе *Sphagnum inundatum*, новый для бриофлоры Ханты-Мансийского автономного округа. Лопарскоивняки субасс. *Carici aquatilis-Salicetum lapponum juncetosum filiformis* располагаются на уровнях затопления 90–95% обеспеченности.

Ключевые слова: кустарниковые ивняки; *Salix lapponum*; бриофлора; синтаксономия; пойменная растительность; подзона средней тайги.

Введение

Ива лопарская (*Salix lapponum* L.) – характерный болотный вид [1], тесно связанный с торфяными болотами [2]. Несмотря на широкое распространение в Западной Сибири, в подзонах средней и южной тайги она обычно отмечается как малообильный вид и лишь в некоторых работах указывается как доминант и содоминант редких вариантов болот в поймах Васюгана и Тыма [3, 4].

В 1986–1988 гг. сообщества с доминированием *Salix lapponum*, или лопарскоивняки, изучены в пойме р. Оби на севере Томской области и описаны как эколого-флористическая ассоциация *Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993, отнесенная к классу эвтрофных лесных и кустарниковых болот *Alnetea glutinosae* [5]. В дальнейшем ассоциация отмечена в пойме Ваха [6] и пойме Оби в ближайших окрестностях г. Сургута [7–9].

До сих пор сообщества ивы лопарской, характерные для труднодоступных заболоченных участков притеррасной поймы Оби в пределах подзоны средней тайги, остаются почти не изученными. Информация о них отсутствует в монографии «Растительный покров Западно-Сибирской равнины» [10] и в недавней работе, посвященной классификации западносибирских болот [11].

Несколько лет назад лопарскоивняки найдены на значительном удалении от г. Сургута в виде необычного лугово-болотного варианта, занимающего значительные площади поймы. Цель статьи – дать детальную синтаксономическую и ландшафтную характеристику этим оригинальным растительным сообществам, слабо отраженным в геоботанической литературе.

Материалы и методики исследования

По природным условиям район исследований относится к подзоне средней тайги [10]. Материал собран в первой декаде сентября 2011 г. в пойме малой реки Ягмуньягун, впадающей с правого берега в р. Тромъеган в точке с координатами 61°15'04" с.ш., 74°12'24" в.д. Далее этот участок поймы, расположенный в 37 км на восток от г. Сургута, будем называть Ягмуньягунским ключевым полигоном. Центр полигона имеет координаты 61°19'23" с.ш., 74°12'01" в.д.

В гидрологическом отношении полигон расположен в объединенной пойме Оби, Тромъегана и Ягмуньягуна. В период половодий Обь подпирает воды Тромъегана далеко вверх по течению; средняя многолетняя длина подпорного участка в нижнем течении Тромъегана составляет 179 км [12]. В геоморфологическом смысле полигон приурочен к участкам древнего меандрового пояса сниженной ступени первой надпойменной террасы Оби [13], которую вслед за Г.В. Обедиентовой [14] будем называть голоценовой. Почвы определялись по [15], гидрологическая терминология приводится по [16].

Геоботанические описания (оп.) выполнялись на учетных площадках (УП) размером 1 а (ар, или 100 м²), проективное покрытие (ПП) видов указывалось в процентах, низкие значения ПП – в баллах: г – не более 0,01%; + – более 0,01, но менее 0,3%. ПП мхов указывалось только для легко распознаваемых в поле видов. Обработка описаний велась с помощью интегрированной ботанической информационной системы IBIS [17]. Отнесение сообществ к синтаксонам проводилось на основе эколого-флористической классификации Браун-Бланке [18, 19]. Авторы описаний и коллекторы

мхов – Г.С. Таран и В.Н. Тюрин, образцы мхов определил А.П. Дьяченко. Виды сосудистых растений приводятся по С.К. Черепанову [20], мхов – по М.С. Ignatov et al. [21]. Сборы мхов хранятся в Западно-Сибирском филиале Института леса СО РАН (г. Новосибирск).

Очерк растительности района исследований

Ягмуньягунский ключевой полигон представляет собой выровненное пространство с небольшими перепадами высот. Поверхности среднего высотного уровня заняты сообществами ивы лопарской, более низкие – болотистыми лугами и травяными болотами (рис. 1). Наиболее обычные доминанты лугово-болотной растительности – *Calamagrostis purpurea*, *Carex acuta*, *Carex aquatilis*, *Comarum palustre*, *Carex vesicaria*.

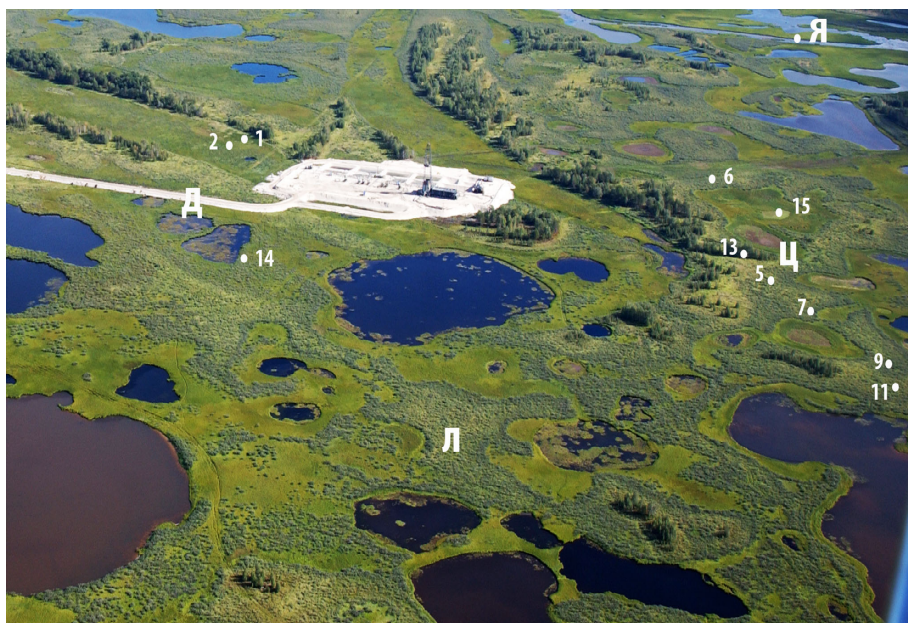


Рис. 1. Вид на Ягмуньягунский ключевой полигон с борта самолета (10.09.2003 г., фото В.Н. Тюрина). Номера точек соответствуют полевым номерам описаний, приведенным в текстовой характеристике полигона и в таблице. Прочие обозначения: Д – насыпная дорога к песчаной отсыпке (промышленному объекту); Л – крупный контур одного из лопарскоивняков; Ц – центр ключевого полигона, Я – русло р. Ягмуньягун

[Fig. 1. View on the Yagmuniyagun key plot area from a plane (10.09.2003, photo by VN Tyurin). Numbers of the points correspond to the relevé field numbers cited in the plot area text characteristic and the table. Other symbols: Д - sandy road to the sandy embankment (industrial object); Л - Large contour of a downy willow scrub;

Ц - The key plot area center; Я - The Yagmuniyagun River channel]

Облесенность полигона невелика. На гребнях слабо выраженных в рельефе пойменных грив изредка отмечаются небольшие пятна сосняков-жердняков, пройденных низовыми пожарами, но наиболее обычны влажные березовые леса. Для примера приведем описание такого сообщества.

Оп. 13 ГТ (Г.С. Таран), 08.09.2011, площадь УП 100 м². Березняк разнотравно-злаково-долгомошный. Состав древостоя 10Б, общее проективное покрытие (ОПП) – 40%, средняя высота – 17 м. На УП насчитано 12 стволов, среднеарифметический диаметр 19 см, максимальный – 35 см. ОПП подлеска 0,5%, высота 0,9–1,5 м. ОПП травостоя 30%, высота 55 см. ОПП напочвенных мхов 50%, толщина мохового покрова 8 см. Почва аллювиальная оподзоленная.

Видовой состав (здесь и далее ПП видов указано в %): *Betula pubescens* 40, *Salix lapponum* 0,5, *Pinus sylvestris* (juv.) +, *Calamagrostis purpurea* 17, *Sanguisorba officinalis* 7, *Poa angustifolia* 3, *Hieracium umbellatum* 2, *Juncus filiformis* 1, *Carex juncella* 0,7, *Carex acuta* 0,3, *Hylotelephium triphyllum* 0,5, *Gentiana pneumonanthe* 0,3, *Chamaenerion angustifolium* +. Напочвенные мхи: *Polytrichum commune* 40, *Ceratodon purpureus* 9, *Polytrichum juniperinum* 0,5, *Climacium dendroides* 0,5, *Calliergonella lindbergii* +, *Drepanocladus aduncus* +, *Pohlia nutans* +.

В синтаксономическом отношении этот фитоценоз можно отнести к березовой фации (*betulosum pubescentis*) субассоциации *Spiraeo salicifoliae-Populetum tremulae franguletosum alni* Таран 1993 [22]. От сообществ субассоциации, изученных в Томской области, данное описание отличается более низкой видовой насыщенностью (13 видов сосудистых против 16–37 видов на 100 м²).

В заторфованных староречьях Ягмунъягуна отмечаются осоковые и осоково-сабельниковые болота. Приведем два примера.

Оп. 1 ВТ (В.Н. Тюрин), 08.09.2011, площадь УП 100 м², площадь фитоценоза 7 а. Пузырчатоосоковое болото. Почва аллювиальная болотная иловато-торфяно-глеевая, толщина торфа 22–32 см, ниже залегает сырой песок. ОПП травостоя 50%, высота 70 см. ОПП ветоши 75%, ОПП мхов 40%. Видовой состав: *Carex vesicaria* 40, *Agrostis stolonifera* 7, *Carex aquatilis* 3, *Comarum palustre* 3, *Ranunculus lingua* 0,5, *Calamagrostis neglecta* 0,5, *Naumburgia thyrsoiflora* 0,5, *Stellaria palustris* +, *Galium palustre* +, *Epilobium palustre* г. Напочвенные мхи: *Sphagnum obtusum* 38, *Calliergon cordifolium* 1, *Drepanocladus aduncus* 1.

Оп. 2 ВТ, 08.09.2011, площадь УП 100 м², площадь фитоценоза 9 а. Осоково-сабельниковое болото. Почва аллювиальная болотная иловато-торфяная, торфяной горизонт толщиной 52–67 см, мокрый. ОПП травостоя 50%, высота 80/35 см. ОПП мхов 75%. Видовой состав: *Salix lapponum* 1, *Comarum palustre* 40, *Carex lasiocarpa* 10, *Carex aquatilis* 3, *Calamagrostis neglecta* 3, *Carex rostrata* 2, *Agrostis stolonifera* 1, *Carex omskiana* 0,5, *Carex chordorrhiza* +, *Eriophorum polystachion* +, *Equisetum fluviatile* +, *Naumburgia thyrsoiflora* +,

Stellaria palustris +, *Galium palustre* +. Напочвенные мхи: *Sphagnum flexuosum* 72, *Sphagnum squarrosum* 2, *Sphagnum subsecundum* 1, *Calliergon cordifolium* +.

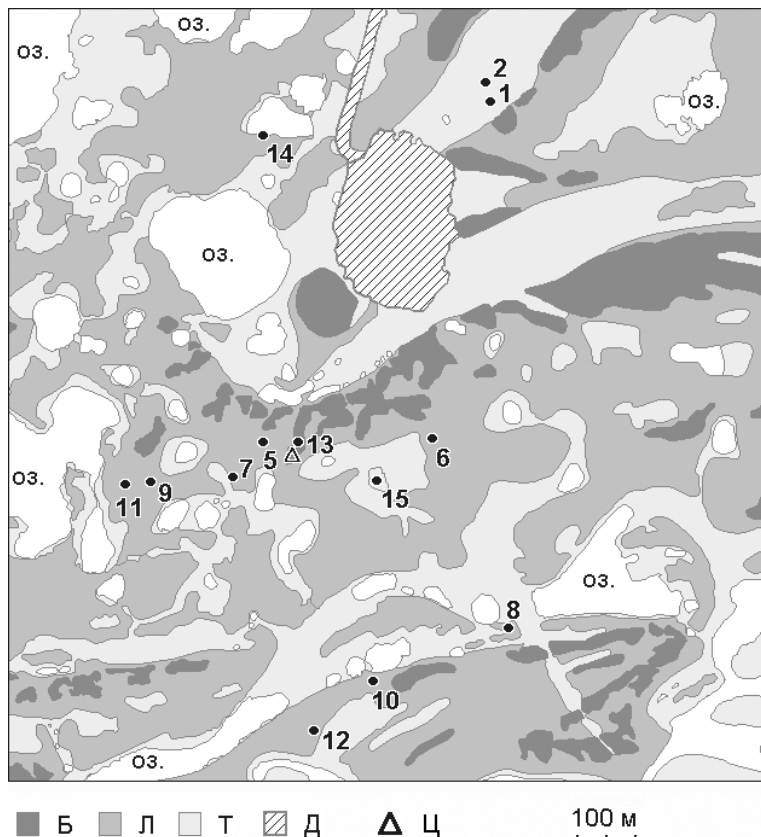


Рис. 2. Пространственная структура растительности Ягмуньягунского ключевого полигона. Номера точек соответствуют полевым номерам описаний. Прочие обозначения: Б – березовые леса; Л – лопарскоивняки; Т – болотистые луга и травяные болота; Д – насыпная дорога и песчаная отсыпка под промышленный объект; Ц – центр ключевого полигона (61°19'23" с.ш., 74°12'01" в.д.); оз. – озера [Fig. 2. Space structure of the Yagmuniyagun key plot area vegetation.

Numbers of the points correspond to the relevé field numbers. Other symbols: Б - Birch forests; Т - Swamy meadows and fens; Л - Downy willow scrubs; Д - Sandy road and sandy embankment for industrial object; Ц - The key plot area center (61°19'23"N, 74°12'01"E); оз. - Lakes]

Значительные площади на ключевом полигоне занимают пойменные озера, на мелководьях которых обычно заросли *Sparganium emersum*. Часть озер к осени пересыхает, и на их днищах развиваются эксплерентные группировки, характерные для внутриводных соросов [23].

Оп. 15 ГТ, 09.09.2011, площадь УП 100 м², площадь фитоценоза 3 а. Полевицево-лисохвостовый луг на илистом днище пересохшего водоема. ОПП

травостоя 90%, высота 20/4 см, ОПП мхов 10%. Видовой состав: *Alopecurus aequalis* 40 (высота 15–20 см), *Agrostis stolonifera* 40 (высота 4 см), *Sparganium emersum* 10 (высота 20 см), *Eleocharis acicularis* 3, *Ranunculus gmelinii* 2, *Rorippa amphibia* 0,5, *Eleocharis palustris* +, *Callitriche palustris* +, *Sium latifolium* +, *Alisma plantago-aquatica* +, *Potamogeton gramineus* f. *terrestris* +, *Persicaria minor* г, *Ranunculus lingua* г, *Elatine hydropiper* г. Мох на почве: *Drepanocladus aduncus* 10.

Общая площадь Ягмунъягунского ключевого полигона равна 162,4 га. Соотношение площадей различных типов растительных сообществ, пойменных водоемов и песчаных отсыпок на ключевом полигоне выражается следующими цифрами: лопарскоивняки – 43,4% (70,4 га); болотистые луга и травяные болота – 30,8% (50,1 га); березовые леса – 7,7% (12,5 га); водоемы – 14,9% (24,2 га); насыпная дорога и песчаная отсыпка под промышленный объект – 3,2% (5,2 га). Карта растительности составлена на основе перспективных аэроснимков В.Н. Тюрина (см. рис. 1) и космоснимка высокого разрешения, предоставленного в свободное использование интернет-сервисом Google Earth (рис. 2).

Результаты исследования и обсуждение

Изученные ценозы лопарскоивняков можно уверенно отнести к описанной на севере Томской области эколого-флористической ассоциации *Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993, входящей в союз *Salicion cinereae* Th. Müller et Görs ex Passarge 1961, порядок *Salicetalia auritae* Doing 1962, класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1943 [5] (таблица).

**Лопарскоивняки Ягмунъягунского ключевого полигона
(асс. *Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993)
[Downy willow scrubs of the Yagmunyagun key plot area
(ass. *Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993)]**

Порядковый номер описания [Successive relevé number]	1	2	3*	4	5	6	7	8	9	П ₂₋₉ С ₂₋₉
Полевой номер описания [Field relevé number]	14	5	6	7	8	9	10	11	12	
Дата описания в 2011 г., день/месяц [Date of a relevé in 2011, day/month]	8/9	5/9	5/9	7/9	6/9	7/9	7/9	8/9	7/9	
Площадь УП, м ² [Plot size, m ²]	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Уклон поверхности УП, градусы [Plot surface inclination, degrees]	0	1–3	0	0	0	0	3	0	1–2	
Высота ивы минимальная, м [Willow minimum height, m]	1,0	1,5	0,8	1,2	1,3	1,3	1,0	1,0	1,3	
Высота ивы максимальная, м [Willow maximum height, m]	1,8	1,9	2,2	2,5	2,1	1,8	1,5	1,5	2,0	
Высота ивы средняя, м [Willow mean height, m]	1,4	1,6	1,3	1,6	1,7	1,6	1,2	1,1	1,7	

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

Порядковый номер описания [Successive relevé number]	1	2	3*	4	5	6	7	8	9	П ₂₋₉ С ₂₋₉
<i>Agrostis stolonifera</i>	3	.	r	+	5	.	3	+	2	IV ⁺¹
<i>Lythrum salicaria</i>	1	+	r	0,5	.	.	+	+	.	IV
<i>Carex omskiana</i>	0,5	+	.	+	.	.	.	.	.	II
<i>Carex juncella</i>	.	.	1	+	.	.	.	.	.	II
Д. в. класса [D. s. of class] Molinio-Arrhenatheretea										
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	+	+	0,5	1	+	1	+	4	V ⁺¹
<i>Veronica longifolia</i>	.	+	+	+	+	+	1	1	1	V ⁺¹
<i>Thalictrum simplex</i>	.	1	0,5	+	+	+	0,5	1	.	V ⁺¹
<i>Sanguisorba officinalis</i>	.	.	.	+	.	.	18	30	+	III
<i>Galium boreale</i>	.	r	.	.	.	.	12	0,5	r	III
<i>Caltha palustris</i>	.	r	r	r	.	.	r	.	.	III
<i>Hieracium umbellatum</i>	.	r	.	.	.	.	r	+	.	II
Прочие виды [Other species]										
<i>Calamagrostis purpurea</i>	.	5	20	30	5	10	27	15	7	V ²⁻³
<i>Ptarmica cartilaginea</i>	.	+	.	r	r	r	r	+	.	IV
<i>Ranunculus repens</i>	.	3	.	+	r	.	+	0,5	.	IV
<i>Betula pubescens</i> (juv.)	.	.	r	.	.	.	r	r	.	II
<i>Poa angustifolia</i>	.	.	.	.	.	.	0,5	3	.	II
<i>Rhinanthus serotinus</i>	.	+	.	.	.	.	.	+	.	II
Мхи [Mosses]										
<i>Calliergonella lindbergii</i>	d ²⁸	d ⁺	d ^{0,5}	ed	d	d ⁺	d ⁸	d	d ^{0,5}	V
<i>Drepanocladus aduncus</i>	.	d ¹⁰	d ²	d	d ¹⁰	ed ¹⁰	d ³	d ³	d	V ¹⁻²
<i>Climacium dendroides</i>	.	d ⁺	d ¹	ed	d ¹	d ⁺	d ³	d ^{1,5}	.	V ⁺¹
<i>Drepanocladus polygamus</i>	d ²	d	d	ed	.	ed	.	d	d	IV
<i>Pohlia bulbifera</i>	.	d	.	d	.	d	d	d ²	.	IV
<i>Aulacomnium palustre</i>	.	d ^r	d	e	.	d	.	d	.	IV
<i>Calliergon cordifolium</i>	d ²	.	d ³	d	.	d	.	.	d ¹	III
<i>Pohlia nutans</i>	.	d	.	d	.	d	.	d ²²	.	III
<i>Polytrichastrum longisetum</i>	.	d ⁺	.	d	.	d ^r	.	d ^r	.	III
<i>Polytrichum commune</i>	.	.	.	d	.	d ^r	d ⁷	d ^{0,5}	.	III
<i>Fontinalis hypnoides</i>	.	.	.	ed ²	e	e	.	.	e ¹	III
<i>Calliergon giganteum</i>	.	.	.	d	d ¹⁰	d	.	.	.	II
<i>Leskea polycarpa</i>	.	.	d	e	.	e	.	.	.	II
<i>Sphagnum centrale</i>	.	.	.	.	d ⁺	.	d ⁺	.	d ¹	II
<i>Sphagnum subsecundum</i>	d	.	d ¹	d ^r	.	.	.	.	.	II
<i>Warnstorfia fluitans</i>	.	d	d	d	.	.	.	.	.	II
<i>Ceratodon purpureus</i>	.	d	.	d	.	.	.	.	.	II
<i>Leptodictyum riparium</i>	.	.	.	ed	.	ed	.	.	.	II
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	.	.	d	ed	.	.	.	.	.	II

Примечание. Виды, отмеченные в одном описании (оп.): сосудистые – *Cardamine dentata* 1(r); *Carex cespitosa* 4(+); *Carex chordorrhiza* 1(+); *Cicuta virosa* 1(r); *Lactuca sibirica* 2(r); *Melampyrum pratense* 2(+); *Myosotis caespitosa* 8(r); *Pinus sylvestris* (juv.) 3(r); *Ranunculus*

gmelinii 5(r); *Ranunculus lingua* 2(+); *Ranunculus reptans* 7(r); *Rumex thyrsiflorus* 7(r); *Senecio tataricus* 5(r); *Veronica scutellata* 2(r); мхи – *Amblystegium serpens* 3(d); *Bryum creberrimum* 4(e); *Leptobryum pyriforme* 4(d); *Polytrichum juniperinum* 2(d^r); *Pseudobryum cinclidioides* 1(d); *Sanionia uncinata* 4(e); *Sphagnum inundatum* 5(d^l); *Sphagnum obtusum* 1(d); печеночник – *Marchantia polymorpha* 5(d^r). Для мхов индексами e и d указана ярусная локализация: e – эпифитный ярус (стволики ив), d – напочвенный ярус; ПП (надстрочными цифрами после ярусного индекса) указано только для тех видов, которые удалось надежно распознать в поле. Условные обозначения: оп. 3* – голотип (*holotypus*) суббасс. ***Carici aquatilis-Salicetum lapponum juncetosum filiformis***; П₂₋₉ – постоянство видов в оп. 2–9; Д.в. – диагностические виды синтаксона; juv. – всходы. Римскими цифрами указан класс постоянства вида в оп. 2–9 (II – 21–40; III – 41–60; IV – 61–80; V – 81–100%); для обильных видов справа от римской цифры надстрочными арабскими цифрами указан квартильный интервал варьирования ПП, переведенный из % в баллы ПП: + – менее 1%; 1 – 1–5; 2 – 6–12; 3 – 13–25; 4 – 26–50; 5 – 51–75; 6 – 76–100%. Авторы описаний: В.Н. Тюрин – оп. 1, 3, 5, 7, 9; Г.С. Таран – оп. 2, 4, 6, 8.

[Note. Species noted in one relevé (rel.) only: vascular plants - *Cardamine dentata* 1(r); *Carex cespitosa* 4(+); *Carex chordorrhiza* 1(+); *Cicuta virosa* 1(r); *Lactuca sibirica* 2(r); *Melampyrum pratense* 2(+); *Myosotis caespitosa* 8(r); *Pinus sylvestris* (juv.) 3(r); *Ranunculus gmelinii* 5(r); *Ranunculus lingua* 2(+); *Ranunculus reptans* 7(r); *Rumex thyrsiflorus* 7(r); *Senecio tataricus* 5(r); *Veronica scutellata* 2(r); mosses - *Amblystegium serpens* 3(d); *Bryum creberrimum* 4(e); *Leptobryum pyriforme* 4(d); *Polytrichum juniperinum* 2(d^r); *Pseudobryum cinclidioides* 1(d); *Sanionia uncinata* 4(e); *Sphagnum inundatum* 5(d^l); *Sphagnum obtusum* 1(d); liverwort - *Marchantia polymorpha* 5(d^r). For the mosses, layer position is shown by e and d indices: e - epiphyte layer (willow trunks), d - ground layer. Projective cover is shown (with superlinear marks after layer index) only for species which were safely identified in a field. Symbols: rel. 3* - *holotypus* of the ***Carici aquatilis-Salicetum lapponum juncetosum filiformis***; C₂₋₉ - species constancy in rel. 2–9; D. s. - diagnostic species of a syntaxon; juv. - seedlings. Species constancy class in rel. 2–9 is shown by Roman numerals (II – 21–40; III – 41–60; IV – 61–80; V – 81–100%); for abundant species, quartile intervals of projective cover varying are shown by superline Arabic numerals, they are converted from % to marks of projective cover: + – less 1%; 1 - 1–5; 2 - 6–12; 3 - 13–25; 4 - 26–50; 5 - 51–75; 6 - 76–100%. Authors of the relevés are VN Tyurin (rel. 1, 3, 5, 7, 9) and GS Taran (rel. 2, 4, 6, 8).]

В верхнем ярусе лопарскоивняков доминирует *Salix lapponum*, и, несмотря на повторение двух маловодных лет подряд (2010 и 2011 гг.), с III классом постоянства отмечается *Carex aquatilis*. Оба вида диагностируют асс. ***Carici aquatilis-Salicetum lapponum***. Хорошо выражена комбинация сопутствующих болотных видов: *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Carex acuta*, *Carex vesicaria*, *Naumburgia thyrsiflora* и др.

Описания разделяются на две неравные группы: болотную и лугово-болотную. В оп. 1 (см. таблицу) представлен типичный болотный фитоценоз: лопарскоивняк осоково-сабельниково-гипновый. Он развит на приозерном торфянике мощностью 75–80 см, мокрым с поверхности; вода по следу не проступает. Торф низинный, хорошо разложившийся, по крайней мере, до 35 см от поверхности (глубина прикопки). Поверхность почвы ровная, изредка отмечаются кочки осок (*Carex aquatilis*, *C. omskiana*) высотой 10–20 см.

По составу доминирующих видов этот фитоценоз вполне подобен лопарскоивнякам, описанным в Томской области [5], на Вахе [6] и под Сургутом около водохранилища Сургутской ГРЭС [8, 9]. В синтаксономическом плане он относится к суббасс. ***Carici aquatilis-Salicetum lapponum typicum*** Taran 1993. От лопарскоивняков Ваха и севера Томской области оп. 1 и его

подсургутские аналоги отличаются наличием и заметным обилием *Carex lasiocarpa* и *Carex rostrata*. Два последних вида мы принимаем в качестве диагностических для нового варианта типичной субассоциации: var. *Carex lasiocarpa*.

Лугово-болотные ценозы ивы лопарской (см. таблицу, оп. 2–9) приурочены к минеральным почвам, что придает своеобразие их флористическому составу. На этом основании мы описываем их как новую субассоциацию: *Carici aquatilis-Salicetum lapponum juncetosum filiformis* Taran, Tyurin et Dyachenko **subass. nov. hoc loco**. Номенклатурный тип субассоциации (*holotypus*) – оп. 3* в таблице: оп. 6 ВТ, 05.09.2011, Сургутский район ХМАО, пойма р. Ягмуньягун, 61°19'23,9" с.ш., 74°12'16,5" в.д., площадь УП 100 м². Диагностические виды: *Juncus filiformis*, *Gentiana pneumonanthe*, *Phalaroides arundinacea*.

Кустарниковый ярус в ценозах субассоциации неравномерен по высоте и сомкнутости. Среднее ПП *Salix lapponum* равно 24%, средняя высота – 1,5 м. В пределах одной УП разница между нижней и верхней высотными группами побегов ивы может составлять 0,4–1,4 м, при этом единичные побеги могут достигать высоты 2,2 (оп. 6, 7), 2,9 (оп. 9) и 3,1 м (оп. 5).

Среднее ОПП травостоя – 48%. В оп. 2–9 одиннадцать видов отмечены с суммарным ПП 10% и более: *Calamagrostis purpurea* – 119, *Comarum palustre* – 88, *Sanguisorba officinalis* – 48, *Carex acuta* – 32, *Phalaroides arundinacea* – 24, *Naumburgia thyrsoflora* – 20, *Juncus filiformis* – 18, *Galium palustre* – 18, *Galium boreale* – 12, *Carex aquatilis* – 10, *Agrostis stolonifera* – 10. Наиболее гигрофильный вариант субассоциации представлен в оп. 5 и 9 (в травостое доминирует *Comarum palustre*), наиболее мезофильный – в оп. 8 (преобладает *Sanguisorba officinalis*). Всего в лугово-болотных лопарскоивняках отмечено 38 видов сосудистых растений, средняя видовая насыщенность сообществ сосудистыми составляет 20,5 вид/а.

Прошлоголетняя ветошь на УП отмечается с ПП 30–75%, и только в оп. 5 она почти полностью перегнила. Поверхность почвы в ценозах субассоциации, как правило, ровная, лишь в оп. 3 отмечены кочки *Carex juncella* высотой 10–20 см, суммарное ПП которых составило 2%.

Среднее ОПП мхов в оп. 2–9 равно 17%. Обычный доминант-содоминант яруса D (почва, подстилка, лежащие на почве обгорелые сучья) – *Drepanocladus aduncus*, реже в этом качестве отмечаются *Pohlia nutans* (оп. 8), *Calliergonella lindbergii* и *Polytrichum commune* (оп. 7), *Calliergon giganteum* (оп. 5). Характерный вид яруса E (основания и стволы ив) – *Fontinalis hypnoides*, который крепится на стволиках ив до высоты 40 см над уровнем почвы (оп. 4, 5, 7).

Средняя видовая насыщенность УП мхами составляет 10,6 вид/а, в том числе по ярусу D – 9,6, по ярусу E – 2,1 вид/а. Всего в оп. 2–9 отмечены 1 вид печеночника (*Marchantia polymorpha* L.) и 25 видов мхов.

Почвы. На УП 2–9 сделаны прикопки глубиной 53–75 см. Во всех случаях верхний горизонт представлен оторфованной подстилкой толщиной

от 4 до 11 см. Основная масса корней сосредоточена в верхнем слое почвы глубиной до 14–26 см (см. таблицу). Минеральные горизонты преимущественно песчаные; в верхней части профиля (до глубины 11–52 см) вскрываются легкие суглинки (оп. 2, 5, 6, 8, 9) либо супеси (оп. 3, 7). Изредка (оп. 4) профиль по всей глубине прикопки легкосуглинистый, с песчаными прослойками. Строение почвенного профиля на всех УП соответствует подтипу аллювиальных лугово-болотных оторфованных почв [15].

Ни в одной из прикопок уровень грунтовых вод не был достигнут. Вероятно, это обусловлено низкими уровнями половодий в 2010 и 2011 гг.

Режим затопления. О высоте затопления ягмуньягунских ивняков полыми водами в 2011 г. судили по косвенным признакам: наличию на ветках ив и почве ветоши, принесенной половодьем (оп. 5, 7–9), и высоте крепления на стволиках ив земноводного мха *Fontinalis hypnoides*. В гигрофильных ценозах ветошь наблюдалась на высотах 40–60 см (оп. 5), 45–60 см (оп. 9), в мезофильном оп. 7 – на высоте 15–50 см.

В наиболее мезофильном оп. 8 половодная ветошь в виде пятна размером 2–3 м² отмечена на почве и только на краю УП. Следовательно, в оп. 8 на пике затопления полые воды едва покрывали основную поверхность УП и, таким образом, в рельефе разница высот между местообитаниями гигро- и мезофильных ценозов субассоциации равна 60 см.

Максимальный уровень половодья по гидропосту г. Сургута в 2011 г. составил 619 см, что соответствует уровню 90–95%-ной обеспеченности [24] и одновременно служит показателем высотно-экологической приуроченности лугово-болотных лопарскоивняков в пойме Ягмуньягуна.

Ареал субассоциации и синтаксономические связи. Два сообщества ивы лопарской, которые можно отнести к субасс. *C. a.-S. l. juncetosum filiformis*, обнаружены в пойме Оби в 9 км к югу от Сургута [9]. Они сформированы на минеральных почвах невысоких грив, окруженных болотистыми осоковыми (*Carex acuta*, *Carex aquatilis*) лугами и осоково-сабельниковыми (*Comarum palustre*) болотами. Высота ив составляла 1,9–2,0 м, ОПП – 70%, видовая насыщенность ценозов сосудистыми растениями – 24–28 вид/а. Грунтовые воды под ивняками залегали на глубине 55–60 см.

В синтаксономическом и экологическом отношении субасс. *C. a.-S. l. juncetosum filiformis* занимает промежуточное положение между субасс. *C. a.-S. l. typicum* и асс. *Sanguisorbo officinalis-Salicetum rosmarinifoliae* Taran 1993 [5, 25].

Состав ценофлоры. На 9 УП ягмуньягунских лопарскоивняков выявлено 44 вида сосудистых растений, в том числе всходы 2 видов деревьев (*Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*), 1 вид кустарников (*Salix lapponum*) и 41 вид трав. Один вид сосудистых (*Carex omskiana*) ранее [26] для поймы Оби в пределах Сургутского района ХМАО не указывался.

Также отмечены 1 вид печеночника (*Marchantia polymorpha* L.) и 27 видов мхов. Три вида (*Sphagnum centrale*, *Warnstorfia fluitans*, *Calliergon giganteum*)

teum) на сургутском отрезке обской поймы относятся к числу редких [27, 28]. Один вид (*Sphagnum inundatum*) для бриофлоры ХМАО приводится впервые.

В ягмунъягунских лопарскоивняках отмечено 8 видов, новых для бриофлоры асс. ***Carici aquatilis-Salicetum lapponum***: *Amblystegium serpens*, *Bryum creberrimum*, *Ceratodon purpureus*, *Fontinalis hypnoides*, *Leskea polycarpa*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphagnum centrale*, *Sphagnum inundatum*. С учетом ранее полученных результатов [27, 29] бриофлора асс. ***Carici aquatilis-Salicetum lapponum*** к настоящему времени насчитывает 4 вида печеночников и 46 видов мхов.

Антропогенные факторы. В 2011 г. ягмунъягунские лопарскоивняки производили впечатление ненарушенных. При этом в большинстве ценозов часто встречались обгорелые пеньки ив, а на почве – горелые сучья.

Пожары в пойме Оби случаются почти ежегодно, а раз в 5–10 лет захватывают обширные площади [30]. Тем не менее за все время нашего изучения обской поймы (1986–2011 гг.) на других ключевых участках следы огня в лопарскоивняках ни разу не отмечались. Полагаем, в данном случае выгорание лопарскоивняков следует объяснять антропогенным воздействием, поскольку данный участок поймы после прокладки к нему насыпной дороги стал легкодоступным для населения.

Пожары происходят весной до прихода полых вод. Вероятность пожаров особенно высока, когда низкое половодье сочетается с сухой и жаркой весенней погодой. Такая ситуация в пойме Ягмунъягуна сложилась в 2005 г., что привело к выгоранию лопарскоивняков на больших площадях.

По наблюдениям В.Н. Тюрина, отрастание ивы лопарской после пожара происходит довольно быстро. Уже к концу вегетационного сезона, в начале которого случился пожар, кусты ивы могут отрасти в высоту на полметра–метр.

Прочие факторы. В 2011 г. лопарскоивняки Ягмунъягунского ключевого полигона были сильно повреждены ивовым листоедом *Phratora vulgatissima* (L.) (*Coleoptera*, *Chrysomelidae*). Столь массовое появление ивового листоеда в пойме Оби наблюдалось нами впервые с 1986 г. Изредка также отмечался листоед *Orsodacne cerasi* (L.) (*Coleoptera*, *Orsodacnidae*).

Заключение

Асс. ***Carici aquatilis-Salicetum lapponum*** Taran 1993 (союз *Salicion cinerea* Th. Müller et Görs ex Passarge 1961, порядок *Salicetalia auritae* Doing 1962, класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1943) – оригинальный, но слабо изученный компонент растительности, отмечаемый в поймах Оби и ее притоков в пределах подзоны средней тайги. Приведенные в статье материалы дают наиболее полное из ныне имеющихся в ботанической литературе описание западносибирских лопарскоивняков в пределах локального ключевого полигона. Одно из типичных местообитаний сообществ ассоциа-

ции – участки древнего меандрового пояса голоценовой террасы Оби, перемываемой в настоящее время низовыми отрезками обских притоков.

Лопарскоивняки р. Ягмунъягун представлены фитоценозами, которые разделяются на две субассоциации: типичную болотную (*Carici aquatilis-Salicetum lapponum typicum* Taran 1993, вар. *Carex lasiocarpa*) и нитевидноситниковую лугово-болотную. Последняя описана в качестве нового синтаксона: *C. a.-S. l. juncetosum filiformis* Taran, Tyurin et Dyachenko subass. nov.

Дальнейшая задача наших исследований – выявление границ ареала асс. *Carici aquatilis-Salicetum lapponum* в Западной Сибири и диапазона ее фитоценотической изменчивости в различных экологических и ландшафтных условиях.

Авторы выражают благодарность канд. биол. наук доценту кафедры экологии А.Н. Панькову (Сургутский государственный университет, г. Сургут) за определение жуков-листоедов.

Литература

1. Боч М.С., Смагин В.А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. 225 с.
2. Лапина Е.Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 296 с.
3. Бронзова Г.Я. Естественные луга в ландшафте таежной поймы р. Васюгана. М. : Издание Института луговой и болотной культуры, 1929. 29 с.
4. Львов Ю.А., Прокопьев Е.П. Растительность поймы р. Тыма // Известия Томского отделения Всесоюзного ботанического общества. Томск, 1973. Т. VI. С. 85–98.
5. Таран Г.С. Синтаксономический обзор кустарниковой растительности поймы средней Оби (Александровский отрезок) // Сибирский биологический журнал. 1993. Вып. 6. С. 79–84.
6. Титов Ю.В., Овечкина Е.С. Растительность поймы реки Вах. Нижневартовск : Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2000. 123 с.
7. Таран Г.С., Тюрин В.Н. К характеристике флоры и растительности поймы Оби в окрестностях Сургута // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : тез. докл. II Рос. науч. конф. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2000. С. 140–141.
8. Тюрин В.Н., Титов Ю.В. Эколого-морфологическая характеристика пойменных кустарниковых ивняков Среднего Приобья // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2001. Вып. 4. С. 38–51.
9. Таран Г.С., Тюрин В.Н. Очерк растительности поймы Оби у города Сургута // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2006. Вып. 9. С. 3–54.
10. Ильина И.С., Лапина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
11. Лапина Е.Д. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск, 2010. 186 с.
12. Малик Л.К. Гидрологические проблемы преобразования природы Западной Сибири. М. : Наука, 1978. 180 с.

13. Васильев С.В., Седых В.Н. Пойма Оби на аэрокосмических снимках. Красноярск : Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. 46 с.
14. Обедиентова Г.В. Эрозионные циклы и формирование долины Волги. М. : Наука, 1977. 239 с.
15. Классификация и диагностика почв СССР / сост.: В.В. Егоров, В.М. Фридланд, Е.Н. Иванова, Н.Н. Розов, В.А. Носин, Т.А. Фриев. М. : Колос, 1977. 224 с.
16. Чеботарев А.И. Гидрологический словарь. Л. : Гидрометеиздат, 1970. 306 с.
17. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
18. Коротков К.О. Леса Валдая. М. : Наука, 1991. 160 с.
19. Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11, № 5. P. 739–768. doi: [10.2307/3236580](https://doi.org/10.2307/3236580)
20. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.
21. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130. doi: [10.15298/arctoa.15.01](https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01)
22. Таран Г.С. Осиновые и березовые леса поймы Средней Оби (*Spiraeo salicifoliae-Ropuletum tremulae* Taran 1993) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1998. Вып. 4. С. 82–89.
23. Самойлова Г.С. Соры нижнего течения р. Оби и их хозяйственное использование // География и хозяйство. М., 1958. Вып. 3–4. С. 75–78.
24. Усачев В.Ф., Прокачева В.Г., Бородулин В.В. Оценка динамики озерных льдов, снежного покрова и речных разливов дистанционными средствами (практ. пособие). Л. : Гидрометеиздат, 1985. 104 с.
25. Таран Г.С. Ивняки и березово-кустарниковые болота с *Salix rosmarinifolia* L. на Вах-Тымском отрезке поймы Оби // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 4. С. 98–103.
26. Таран Г.С., Тюрин В.Н. Флора поймы Оби у города Сургута // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2006. Вып. 9. С. 55–79.
27. Таран Г.С., Писаренко О.Ю., Тюрин В.Н. Бриофлора сургутской поймы в пространстве синтаксонов классификации Браун-Бланке // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2005. Вып. 8. С. 32–65.
28. Лапина Е.Д., Писаренко О.Ю. Флора мхов Ханты-Мансийского автономного округа (Западная Сибирь) // Turczaninowia. 2013. Т. 16, № 2. С. 62–80.
29. Таран Г.С., Казановский С.Г., Мульдияров Е.Я. Бриофлора Вах-Тымского отрезка поймы Оби в пространстве растительных сообществ // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2006. Вып. 9. С. 80–108.
30. Тюрин В.Н. Пирогенный фактор в пойме Оби (интерпретация данных космосъемки) // Биологические ресурсы и природопользование. Сургут, 2007. Вып. 10. С. 36–41.

Поступила в редакцию 20.04.2016 г.; повторно 12.08.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

Таран Георгий Семенович (ответственный автор) – канд. биол. наук, с.н.с. Западно-Сибирского филиала Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

Е-mail: gтаран@mail.ru

Тюрин Валерий Николаевич – канд. биол. наук, доцент кафедры экологии Сургутского государственного университета (г. Сургут, Россия).

Е-mail: tyurin_vn@mail.ru

Дьяченко Александр Петрович – д-р биол. наук, профессор кафедры ботаники и методики обучения биологии географо-биологического факультета Уральского государственного педагогического университета (г. Екатеринбург, Россия).

Е-mail: eadyach@yandex.ru

Taran GS, Tyurin VN, Dyachenko AP. New locality of downy willow scrubs (*Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993, *Alnetea glutinosae*) in Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* – Tomsk State University Journal of Biology. 2016;3(35):74-91. doi: 10.17223/19988591/35/5. In Russian, English summary

Georgy S. Taran¹, Valery N. Tyurin², Alexander P. Dyachenko³

¹West-Siberian Branch of VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

²Surgut State University, Surgut, Russian Federation

³Urals State Pedagogical University, Yekaterinburg, Russian Federation

New locality of downy willow scrubs (*Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993, *Alnetea glutinosae*) in Western Siberia

We revealed a new locality of willow scrubs dominated by *Salix lapponum* L. in the Yagmuniyagun River floodplain, 37 km east of Surgut city, 61°19'23"N, 74°12'01"E, Surgut district of Khanty-Mansi Autonomous Okrug, Russia. The aim of this paper is to give detailed syntaxonomical and landscape characteristic for the original plant communities scantily reported in geobotanical literature. The study area is located in the middle taiga subzone. In geomorphological respect, the Yagmuniyagun floodplain occupies surfaces of the ancient meander belt of the Ob holocene terrace. In hydrological respect, it is a combined floodplain of 3 rivers: the Ob, the Tromyogan and the Yagmuniyagun.

The Yagmuniyagun key plot area equals 162.4 ha. The main elements of its phyto-geomorphological structure are: downy willow scrubs - 43.4% (70.4 ha), swampy meadows and fens - 30.8% (50.1 ha), wet birch forests - 7.7% (12.5 ha); lakes and channels - 14.9% (24.2 ha); sandy embankments under a road and industrial object - 3.2% (5.2 ha). According to Braun-Blanquet classification, the Yagmuniyagun downy willow scrubs belong to the association *Carici aquatilis-Salicetum lapponum* Taran 1993 (*Salicion cinereae* Th. Müller et Görs ex Passarge 1961, *Salicetalia auritae* Doing 1962, *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1943). The willow scrubs are divided into 2 subassociations: *C. a.-S. l. typicum* Taran 1993 (var. *Carex lasiocarpa*) and *Carici aquatilis-Salicetum lapponum juncetosum filiformis* Taran, Tyurin et Dyachenko subass. nov.; diagnostic species of the latter are *Juncus filiformis*, *Gentiana pneumonanthe* and *Phalaroides arundinacea*. The willow scrubs of *Carici aquatilis-Salicetum lapponum juncetosum filiformis* are formed on the meadow-boggy peaty soils and located on flood levels of 90-95% probability. Mean willow height in *C. a.-S. l. juncetosum filiformis* coenoses is 1.5 m, mean total projective cover of the willow - 24%, field layer - 48% and ground-layer mosses - 17%. Mean species saturation of the coenoses with vascular plants is 20.5, with mosses - 10.6 species per 100 m². In field

layer of 8 relevés of *C. a.-S. l. juncetosum filiformis* coenoses, 11 species of vascular plants are noted with the greatest summary projective cover: *Calamagrostis purpurea* - 119, *Comarum palustre* - 88, *Sanguisorba officinalis* - 48, *Carex acuta* - 32, *Phalaroides arundinacea* - 24, *Naumburgia thyrsiflora* - 20, *Juncus filiformis* - 18, *Galium palustre* - 18, *Galium boreale* - 12, *Carex aquatilis* - 10, *Agrostis stolonifera* - 10%. The most abundant species in ground layer of the subassociation coenoses are *Drepanocladus aduncus*, *Pohlia nutans*, *Calliergonella lindbergii*, *Polytrichum commune* and *Calliergon giganteum*. In all 9 relevés of the Yagmunyagun downy willow scrubs, we revealed 44 species of vascular plants, 1 species of liverworts and 27 species of mosses, including *Sphagnum inundatum*, new for moss flora of Khanty-Mansi Autonomous Okrug. Eight moss species (*Amblystegium serpens*, *Bryum creberrimum*, *Ceratodon purpureus*, *Fontinalis hypnoides*, *Leskea polycarpa*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphagnum centrale*, *Sphagnum inundatum*) found in the Yagmunyagun downy willow scrubs are new for bryoflora of *Carici aquatilis-Salicetum lapponum*. Taking into account our results obtained in Western Siberia earlier, now *Carici aquatilis-Salicetum lapponum* bryoflora numbers 4 species of liverworts and 46 ones of mosses.

Acknowledgments: Cand. Sci. (Biol.), Ass. Prof. AN Pankov (Department of Ecology, Surgut State University, Surgut, Russia) for defining Chrysomelidae.

The article contains 2 Figures, 1 Table, 30 References.

Key words: willow scrubs; *Salix lapponum*; bryoflora; syntaxonomy, floodplain vegetation; middle taiga subzone.

References

1. Botch MS, Smagin VA. Flora i rastitel'nost' bolot Severo-Zapada Rossii i printsipy ikh okhrany [Flora and vegetation of mires in the North-West of Russia and principles of their protection]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat; 1993. 224 p. In Russian
2. Lapshina ED. Flora bolot yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Flora of mires of the south-east of Western Siberia]. Tomsk: Tomsk State University Press; 2003. 296 p. In Russian
3. Bronzova GYa. Yestestvennyye luga v landshafte tayozhnoy poymy Vasyugana [Natural meadows in the landscape of taiga floodplain of the Vasyugan]. Moscow: Institute of Meadow and Mire Culture Press; 1929. 29 p. In Russian
4. L'vov YuA, Prokopiev EP. Rastitel'nost' poymy reki Tyma [Vegetation of the Tym River floodplain]. Tomsk: *Izvestiya Tomskogo otdeleniya Vsesoyuznogo botanicheskogo obshchestva* [Proceedings of the Tomsk Branch of the All-Union Botanical Society]. 1973;6:85-98. In Russian
5. Taran GS. Syntaxonomical survey of shrub vegetation of middle Ob flood-plain (Aleksandrovskoye piece). *Sibirskiy Biologicheskij Zhurnal – Siberian Journal of Biology*. 1993;6:79-84. In Russian
6. Titov YuV, Ovechkina ES. Rastitel'nost' poymy reki Vakh [Vegetation of the Vakh River floodplain]. Nizhnevartovsk: Nizhnevartovsk Pedagogical Institute Press; 2000. 123 p. In Russian
7. Taran GS, Tyurin VN. K kharakteristike flory i rastitel'nosti poymy Obi v okrestnostyakh Surguta [On the characteristic of the Ob floodplain flora and vegetation in the vicinities of Surgut]. In: *Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri* [Problems of study of vegetation cover of Siberia. Abstracts of the 2nd Russian Sci. Conf]. Tomsk: Tomsk State University Press; 2000. pp. 140-141. In Russian
8. Tyurin VN, Titov YuV. Ecological and morphological characteristics of the flooded willow beds in the middle Ob. In: *Biologicheskie resursy i prirodopol'zovanie* [Biological resources and nature anagement. Proc. of Sci.]. Surgut: Defis Publ.; 2001;4:38-51. In Russian

9. Taran GS, Tyurin VN. Review of the Ob floodplain vegetation near Surgut. In: *Biologicheskie resursy i prirodopol'zovanie* [Biological resources and nature anagement. Proc. of Sci.]. Surgut: Defis Publ.; 2006;9:3-54. In Russian
10. Ilyina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West-Siberian plain]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 1985. 251 p. In Russian
11. Lapshina ED. Rastitel'nost' bolot yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Vegetation of mires of the south-east of Western Siberia]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 2003. 296 p. In Russian
12. Malik LK. Gidrologicheskiye problemy preobrazovaniya prirody Zapadnoy Sibiri [Hydrological problems of transformation of nature of Western Siberia]. Moscow: Nauka Publ.; 1978. 180 p. In Russian
13. Vasiliev SV, Sedykh VN. Poyma Obi na aerokosmicheskikh snimkakh [The Ob floodplain in aerial and space views]. Krasnoyarsk: Institute of Forest and Wood of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR; 1984. 46 p. In Russian
14. Obedientova GV. Eroziionnyye tsikly i formirovaniye doliny Volgi [Erosion cycles and the Volga valley forming]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 239 p. In Russian
15. Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR [Classification and diagnostics of soils of the USSR]. Egorov VV, Fridland VM, Ivanova EN, Rozov NN, Nosin VA, Friev TA, compilers. Moscow: Kolos Publ.; 1977. 224 p. In Russian
16. Chebotarev AI. Gidrologicheskiy slovar' [Hydrological glossary]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1970. 306 p. In Russian
17. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in researches of vegetative cover: Text-book]. Tomsk: TML Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
18. Korotkov KO. *Valday forests*. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 160 p. In Russian
19. Weber HE, Moravec J, Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. *J. Veg. Sci.* 2000;11(5):739-768. doi: 10.2307/3236580
20. Czerepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR)]. Moscow: World and Family-95 Ltd.; 1995. 992 p. In Russian
21. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA, Abolina A, Akatova TV, Baisheva EZ, Bardunov LV, Baryakina EA, Belkina OA, Bezgodov AG, Boychuk MA, Cherdantseva VYa, Czernyadjeva IV, Doroshina GYa, Dyachenko AP, Fedosov VE, Goldberg IL, Ivanova EI, Jukoniene I, Kannukene L, Kazanovsky SG, Kharzinov ZKh, Kurbatova LE, Maksimov AI, Mamatkulov UK, Manakyan VA, Maslovsky OM, Napreenko MG, Otnyukova TN, Partyka LYa, Pisarenko OYu, Popova NN, Rykovsky GF, Tubanova DYa, Zheleznova GV, Zolotov VI. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
22. Taran GS. Asp and birch forests of middle Ob floodplain (Spiraeo salicifoliae-Populetum tremulae Taran 1993). In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical Investigations of Siberia and Kazakhstan]. Kypriyanov AN, editor. Barnaul: Altay State University Publ.; 1998;4:82-89. In Russian
23. Samoylova GS. Sors of the Ob River lower course and their economic management. In: *Geografiya i khozyaystvo* [Geography and Economy]. 1958:3-4;75-78. In Russian
24. Usachev VF, Prokacheva VG, Borodulin VV. Otsenka dinamiki ozernykh l'dov, snezhnogo pokrova i rechnykh razlivov distantsionnymi sredstvami [Evaluation of dynamics of lake ice, snow cover and river floods by remote means]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1985. 104 p. In Russian
25. Taran GS. Willow stands and birch-shrub bogs with *Salix rosmarinifolia* L. on Vakh-Tym section of the Ob River floodplain. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta – Bulletin of Orenburg State University*. 2009;4:98-103. In Russian

26. Taran GS, Tyurin VN. Flora of Ob River floodplain near Surgut city. In: *Biologicheskie resursy i prirodopol'zovanie* [Biological resources and nature management. Proc. of Sci.]. Surgut: Defis Publ.; 2006;9:55-79. In Russian
27. Taran GS, Pisarenko OYu, Tyurin VN. Bryoflora of Ob floodplain in Surgut city vicinities in space of Braun-Blanquet classification syntaxa. In: *Biologicheskie resursy i prirodopol'zovanie* [Biological resources and nature management. Proc. of Sci.]. Surgut: Defis Publ.; 2005;8:32-65. In Russian
28. Lapshina ED, Pisarenko OYu. Moss flora of the Khanty-Mansiysk Autonomous District (West Siberia). *Turczaninowia*. 2013;16(2):62-80.
29. Taran GS, Kazanovskiy SG, Mul'diyarov EYa. Bryoflora of Vakh-Tym section of the Ob River floodplain in space of plant communities. In: *Biologicheskie resursy i prirodopol'zovanie* [Biological resources and nature management. Proc. of Sci.]. Surgut: Defis Publ.; 2006;9:80-108. In Russian
30. Tyurin VN. Pyrogenic factor in the Ob floodplain (interpretation of data from space. In: *Biologicheskie resursy i prirodopol'zovanie* [Biological resources and nature management. Proc. of Sci.]. Surgut: Defis Publ.; 2007;10:36-41. In Russian

Received 20 April 2016; Revised 12 August 2016;

Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016

Author info:

Taran Georgy S, Corresponding Author, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, West-Siberian Branch of VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 100/1 Zhukovskogo Str., Novosibirsk 630082, Russian Federation.

E-mail: gтаран@mail.ru

Tyurin Valery N, Cand. Sci. (Biol.), Ass. Prof. of Department of Ecology, Surgut State University, 22 Energetikov Str., Surgut 628400, Russian Federation.

E-mail: tyurin_vn@mail.ru

Dyachenko Alexander P, Dr. Sci. (Biol.), Professor of Department of Botany and Methods of Teaching Biology, Urals State Pedagogical University, 26 Kosmonavtov Ave., Yekaterinburg 620017, Russian Federation.

E-mail: eadyach@yandex.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК 599.426-153.125.7(470.54)

doi: 10.17223/19988591/35/6

О.Р. Гизуллина, Е.М. Первушина

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

Определение фрагментов насекомых в питании двухцветного кожана в Среднем Зауралье

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ в рамках научного проекта № 12-04-31257.

Приведены описание и фотографии для определения фрагментов насекомых, поедаемых *Vespertilio murinus* L. (Chiroptera). Впервые на территории равнинного Среднего Зауралья изучен рацион этого вида. В составе рациона нами отмечены насекомые 8 отрядов: Diptera (Nematocera, Brachycera), Trichoptera, Hymenoptera (Ichneumonidae), Homoptera (Cicadinea, Aphidina), Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Neuroptera (Hemerobiidae, Chrysopidae) и представители кл. Arachnida (Acari). Самые высокие частоты встречаемости и обилия отмечены для Diptera (Nematocera), Coleoptera и Homoptera (Cicadinea). Выявленный состав рациона *Vespertilio murinus* L. сходен с рационом вида на территории Европы и России, но имеются различия в численном соотношении пищевых групп.

Ключевые слова: рукокрылые; *Vespertilio murinus*; питание.

Введение

Летучие мыши входят в состав большинства лесных биоценозов Палеарктики, поедая в массе сумеречных и ночных насекомых. Изучение питания этих насекомоядных млекопитающих представляет интерес не только с научной, но и с практической точки зрения. Они уничтожают большое количество насекомых – вредителей лесного и сельского хозяйства, а также переносчиков опасных инфекционных заболеваний человека и домашних животных, таких как малярия, филяриозы и различные комариные энцефалиты [1]. За рубежом имеется достаточное количество исследовательских работ в этой области [2–7]. Но на значительной территории России таких исследований мало [8–11], а для Урала они единичны [12]. Поэтому нами приняты исследования структуры рациона фонового и высокопластичного на Среднем Урале вида летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) – двухцветного кожана *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758. Исследования проведены с помощью анализа остатков насекомых в экскрементах животных – метод, который является доступным и общепризнанным в мировой практике

для изучения питания летучих мышей, наряду с современными методами секвенирования фекальных образцов [6–7]. К тому же, с помощью данного метода, используя современную цифровую технику, возможно создание атласа фотографий для определения остатков поедаемых насекомых. Цель настоящей работы – изучить структуру рациона двухцветного кожана и составить атлас-определитель фрагментов поедаемых этим видом насекомых с помощью цифрового стереомикроскопа.

Материалы и методики исследования

Сбор материала для исследований проводили на территории с. Скородумское (Ирбитский р-н Свердловской обл., 57°36' с.ш. и 62°52' в.д.) 11 и 16 июля 2012 г. Это таежные районы Западно-Сибирской равнины, примыкающие на востоке к макросклону Среднего Урала (равнинное Среднее Зауралье). Около населенного пункта протекают небольшие реки (ширина около 30 м) – Бобровка и Ирбитка. Село граничит с одной стороны со значительными по площади массивами леса, с другой стороны с сельскохозяйственными угодьями. Этот район расположен на границе подзоны южной тайги равнинного Среднего Зауралья. К селу примыкают участки темнохвойного леса с участием сосны, ели, пихты и незначительной примесью лиственных пород осины, березы, липы, рябины. Луговые сообщества представлены злаковым разнотравьем. В пойме луга чередуются с древесно-кустарниковыми сообществами, в которых эдификаторами являются черемуха, ольха и хмель [13]. В самом селе большое количество садовокультурных растений, в том числе деревьев и кустарников (тополь, яблоня, вишня, калина, рябина, сирень и т.д.).

Летучих мышей, отловленных паутинными сетями с 3 часов ночи после длительного ночного кормления, помещали в мешочки из ткани и держали в них на протяжении 12 часов, затем выпускали. Оставленные животными экскременты просушивали и упаковывали в бумажные пакеты для длительного хранения. В лаборатории нами из каждого пакета случайно отбирались 5–10 экскрементов близкого размера и формы (выборка). Образцы перед анализом опускали в мыльный раствор не менее чем на 24 ч, чтобы очистить их от загрязнений и удалить покрывающую оболочку. Каждый фекальный шарик (проба) перемещался на предметное стекло в каплю глицерина. Содержащиеся в нем остатки членистоногих равномерно распределяли по поверхности стекла (площадь 14 см²) с помощью препаровальной иглы. Для удобства определения и учета остатков под предметное стекло подкладывали миллиметровую бумагу, размеченную на квадраты в 1 см². Анализ проводили под увеличением стереомикроскопа «Olympus SZ61» (Япония) и «МБС-10» (Россия).

Определение таксономической принадлежности остатков членистоногих проводили до отряда, а в отдельных случаях до семейства с помощью определителей [2, 14], а также путем сравнения с коллекцией насекомых, пой-

манных с помощью светоловушки в месте отлова летучих мышей. С целью создания фотоколлекции остатков проводили фотографирование наиболее характерных элементов с помощью стереомикроскопа «Olympus SZ61» – изменение увеличения: 2х-4х (при фронтальной линзе 2х и окулярах 10х).

Для количественной оценки остатков рассчитывали встречаемость и обилие различных таксонов членистоногих. Относительная встречаемость – доля проб, в которых обнаружены остатки представителей таксона, от общего числа проб (для каждой выборки отдельно) [4, 10]. Относительное обилие – доля квадратов (1 см²), в которых встречается данный таксон, от суммы квадратов для всех найденных таксонов (для каждой выборки отдельно) [4]. Количественный учет непосредственно остатков не производился ввиду их сильной измельченности. Всего проанализировано 80 проб. Из них 40 проб (7 особей) экскрементов за 11 июля и 40 проб (2 особи) за 16 июля. Математическую обработку данных проводили с использованием пакета программ StatSoft STATISTICA for Windows 6.0. и Excel.

Результаты исследования и обсуждение

Особенности определения фрагментов насекомых. В экскрементах двухцветного кожана нами отмечены остатки насекомых 8 отрядов: двукрылые, чешуекрылые, жестkokрылые, равнокрылые, ручейники, полужестkokрылые, сетчатокрылые, перепончатокрылые и представители подкласса паукообразных – клещи (таблица).

Размеры встречаемых остатков варьируют от <0,1 до 8 мм. По степени раздробленности и определяемости их можно разделить на три группы: 1) фрагменты размером менее 0,5 мм – наиболее часто встречаются, но плохо различимы, лишь в очень редких случаях можно точно сказать, к какому таксону принадлежит тот или иной элемент (например, чешуйки Lepidoptera); 2) фрагменты размером от 0,5 до 2 мм – подобного размерного класса элементы встречаются часто, но далеко не всегда с уверенностью можно определить, к какому семейству (или даже отряду) принадлежит часть насекомого такого размера; 3) фрагменты размером более 2 мм встречаются редко (не более 2–3 остатков на стекло), но они наиболее информативные для определения, почти всегда можно с уверенностью установить их систематическое положение (до семейства). Наиболее точное определение можно провести по конечностям насекомых, которые хорошо различаются для разных отрядов. Эффективно, если на фрагменте лапки сохраняются коготки и/или «подушечка» (например, для Brachycera). Хорошим определительным признаком может служить наличие раздвоенных члеников на конечностях. Кроме того, определение остатков возможно по структуре крыльев. Так, в случае сохранности их фрагментов значение имеет расположение жилок. Даже по небольшому элементу крыла можно не только безошибочно установить наличие в пробах представителей отряда, но и определить, к какому

семейству принадлежит фрагмент насекомого, пример – фрагменты крыльев сетчатокрылых. В пробах часто отмечаются чешуйки двукрылых и чешуекрылых, а также различного рода волоски и щетинки ручейников и короткоусых двукрылых. Однако, как правило, они отделяются во время прохождения по пищеварительной системе летучих мышей и лишь дополнительно к другим фрагментам указывают на присутствие в пробах представителей той или иной таксономической группы насекомых. Следует более подробно остановиться на описании фрагментов разных таксономических групп членистоногих, поедаемых двухцветными кожанами.

**Перечень фрагментов членистоногих, обнаруженных
в экскрементах двухцветного кожана**
[List of arthropod fragments found in the droppings of Parti-coloured bat]

Таксоны [Taxa]			Остатки [Residues]	Обилие [Abundance]	Встречаемость [Occurrence]
				(M±m)	
Insecta	Diptera двукрылые	Nematocera длинноусые	Мелкие чешуйки и основания антенн, усики (антенны), лапки, фасетки и остатки брюшка [Small scales and antennal base, antennae, legs, facets and abdomen residues]	24,5±2,8	98,8±2,2
		Brachycera короткоусые	Фрагменты лапок [Leg fragments]	0,5±0,3	16,1±6,3
	Trichoptera ручейники		Фрагменты лапок, усиков [Leg and antennae fragments]	1,28±0,3	26,1±6,5
	Hymenoptera перепончатокрылые	Ichneumonidae наездники	Фрагменты лапок и крыльев [Leg and wing fragments]	1,6±0,5	35±9,3
	Homoptera равнокрылые	Cicadinea цикады	Элементы ног, головы, фрагменты крыльев [Leg, head and wing fragments]	6,8±1,8	72,7±7,9
		Aphidina тли	Элементы ног, усиков и головы [Leg, antennae and head fragments]	8,3±1,9	67,7±10,5

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

	Coleoptera жесткокрылые		Фрагменты лапок и надкрыльев [Leg and elytra fragments]	13,1±1,2	95±4,4
	Lepidoptera чешуекрылые		Многочисленные чешуйки, элементы ног [Numerous scales, leg fragments]	2,4±0,6	48,8±8,8
	Hemiptera полужестко- крылые		Элементы ног, хоботки [Leg fragments, probosces]	3,9±1,2	56,6±7,8
	Neuroptera сетчатокрылые	Hemerobiidae гемеробы	Фрагменты крыльев, усиков, ног [Wing, antennae and leg fragments]	5,1±1,0	58,8±10,02
		Chrysopidae златоглазки	Фрагменты крыльев [Wing fragments]	0,8±0,4	15±7,5
Arachnida	Acarī клещи		Целиком [Entire]	0,2±0,09	11,1±4,8
Неопред. остатки [Unidentified residues]	Самые разнообразные [The most diverse]			30,9±1,9	100

Примечание. (M±m) – среднее арифметическое и его ошибка.

[Note. (M ± m) - the arithmetic mean and the standard error of the mean].

Перепончатокрылые. В пробах фрагменты наездников хорошо выделяются, их конечности имеют два характерных зубчатых когтя, между которыми бывает «подушечка» (рис. 1, *a*). На крыльях жилок и ячеек немного; как правило, сохраняются волоски. Очень редко попадают остатки крыльев с сильно хитинизированным пятном – крыловым глазком (рис. 1, *b*). Членики четковидных усиков наездников имеют на поверхности продольные углубления (рис. 1, *c*).

Двукрылые. Различать элементы насекомых этого отряда затруднительно. В целом фрагменты длинноусых и короткоусых двукрылых похожи. Для представителей отряда характерно своеобразное строение ротового аппарата с хоботком, на конце которого расположены утолщения – губные щупики. В пробах в большом количестве встречались мелкие чешуйки представителей длинноусых двукрылых семейства Culicidae и покрытые чешуйками фрагменты крыльев Chironomidae (рис. 1, *d*). А также часто попадались сильно опушенные усики – антенны и их шарообразные основания, по которым определялись представители семейств Chironomidae и Ceratopogonidae (рис. 1, *e, f*). Фрагменты лапок короткоусых двукрылых определялись нами по наличию «подушечек» и характерному металлическому отблеску (рис. 1, *g*).

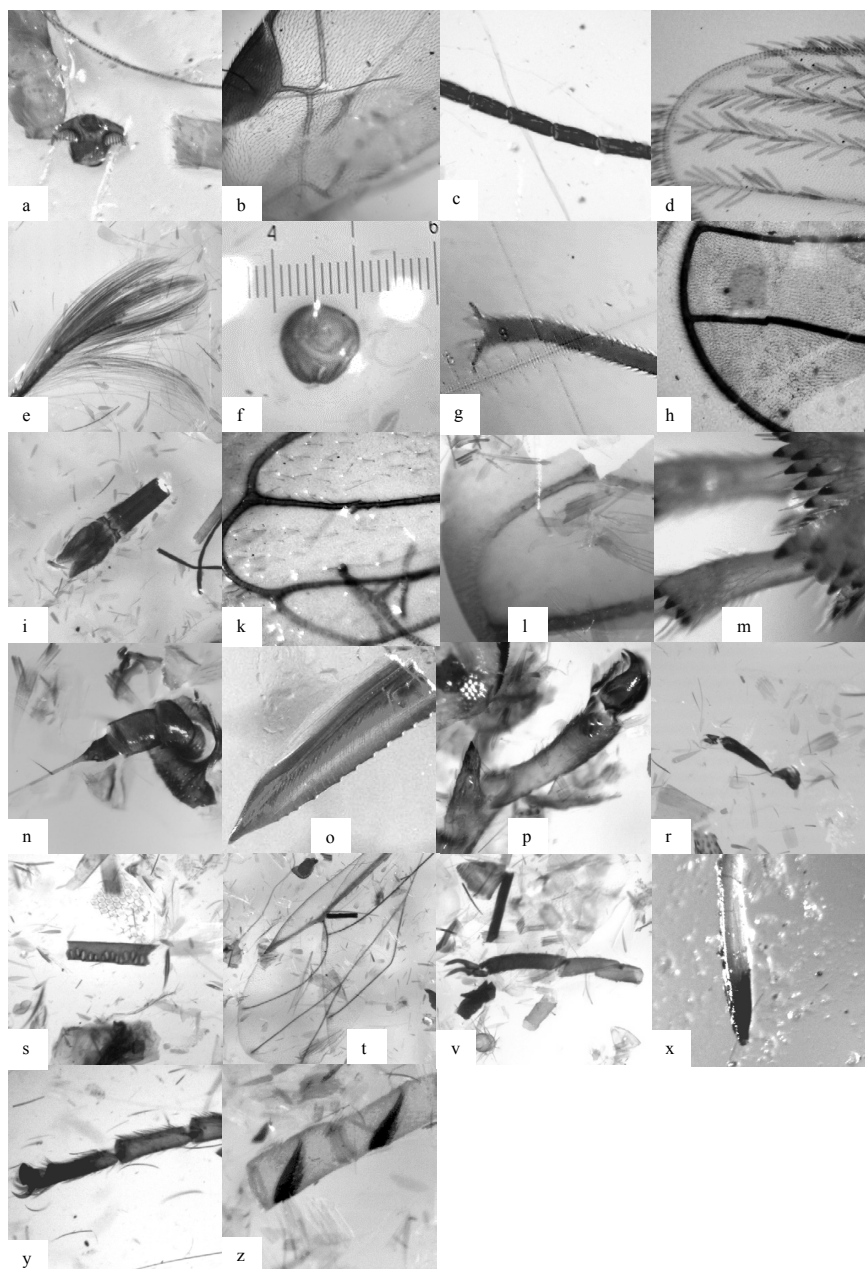


Рис. 1. Фотографии фрагментов членистоногих в экскрементах *Vespertilio murinus*: *a* – нога наездника; *b* – крыло наездника; *c* – усик наездника; *d* – крыло длинноусых двукрылых (Chironomidae); *e* – усик длинноусых двукрылых (Chironomidae); *f* – основание усика двукрылого; *g* – лапка короткоусого двукрылого; *h* – крыло короткоусого двукрылого; *i* – губные щупики ротового аппарата короткоусого двукрылого; *k* – крыло цикадовых с «псевдокраем»; *l* – надкрылье цикадовых

с вдавлениями; *m* – фрагмент конечностей цикадовых с выростами; *n* – фрагмент головы (усик) цикадовых; *o* – фрагмент яйцеклада цикадовых; *p* – лапка цикадовых; *r* – лапка тли; *s* – элемент усика тли с отверстиями; *t* – крыло тли; *v* – лапка клопа; *x* – хоботок клопа; *y* – лапка ручейника; *z* – часть усика ручейника (фото О.Р. Гизуллиной)

[Fig. 1. Photographs of arthropod fragments in *Vespertilio murinus* droppings: *a* - leg of Ichneumonids; *b* - Wing of Ichneumonids; *c* - Antenna of Ichneumonids; *d* - Wing of Nematocera Diptera (Chironomidae); *e* - Antenna of Nematocera Diptera (Chironomidae) *f* - Antennal base of Diptera; *g* - Leg of brachycera; *h* - Wing of brachycera; *i* - Labial palps (mouthparts) of Diptera; *k* - Wing of Auchenorrhyncha with "false margin"; *l* - Hemelytra of Auchenorrhyncha with depressions; *m* - Leg fragments of Auchenorrhyncha with spines; *n* - Fragment of the head (antenna) of Auchenorrhyncha; *o* - Fragment of ovipositor of Auchenorrhyncha; *p* - Leg of Auchenorrhyncha; *r* - Leg of aphids; *s* - Antennal fragments of aphids with holes; *t* - Wing of aphids; *v* - Leg of bug; *x* - Proboscis of bug; *y* - Leg of caddis; *z* - Antennal fragment of caddis (photographs made by OR Gizullina)]

Остатки крыльев мух очень схожи с остатками крыльев длинноусых, но имеют большое количество жестких волосков и более темную окраску (рис. 1, *h*). Изредка попадаются фрагменты ротового аппарата мух (рис. 1, *i*).

Равнокрылые. Остатки этих насекомых достаточно четко различались по размеру и по структурным элементам до подотрядов – Cicadinea (цикадовые) и Aphidina (тли). На фрагментах передних крыльев цикадовых заметны утолщенные, преимущественно продольные жилки, иногда с образованием «псевдокрая» (рис. 1, *k*). Остатки их более плотных надкрыльев имеют часто небольшие вдавления или отверстия на жилках (рис. 1, *l*). Встречаются также фрагменты мощных ног цикад, которые имеют характерные выросты – шипы или толстые щетинки, и широкие когти (рис. 1, *m*, *p*). В пробах отмечаются редко усики (рис. 1, *n*) и остатки брюшка цикадовых (рис. 1, *o*). По сравнению с цикадами фрагменты тлей более мелкие, их конечности очень тонкие с небольшими треугольными коготками (рис. 1, *r*). Попадают фрагменты усиков тлей, у основания которых имеются поперечные овальные отверстия (рис. 1, *s*). Крылья тлей часто попадают целые, они прозрачные с немногими жилками, на передних крыльях передняя жилка утолщена (рис. 1, *t*).

Полужесткокрылые. Фрагменты представителей этого отряда имеют сходство с равнокрылыми насекомыми. Но клопы хорошо определяются по остаткам лапок, которые имеют удлинённые членики и когти (рис. 1, *v*). Также в пробах мы часто находили острые кончики хоботков, характерные для колюще-сосущего ротового аппарата клопов (рис. 1, *x*).

Ручейники. Определение представителей отряда в пробах затруднено ввиду недостаточной сохранности остатков. Более четко определить ручейников можно по фрагментам их ног, которые характеризуются наличием крупных жестких шпор на нижней поверхности голени (рис. 1, *y*). Наиболее характерный признак присутствия в пробе ручейников – это наличие базальных члеников усиков с темной полосой (рис. 1, *z*).

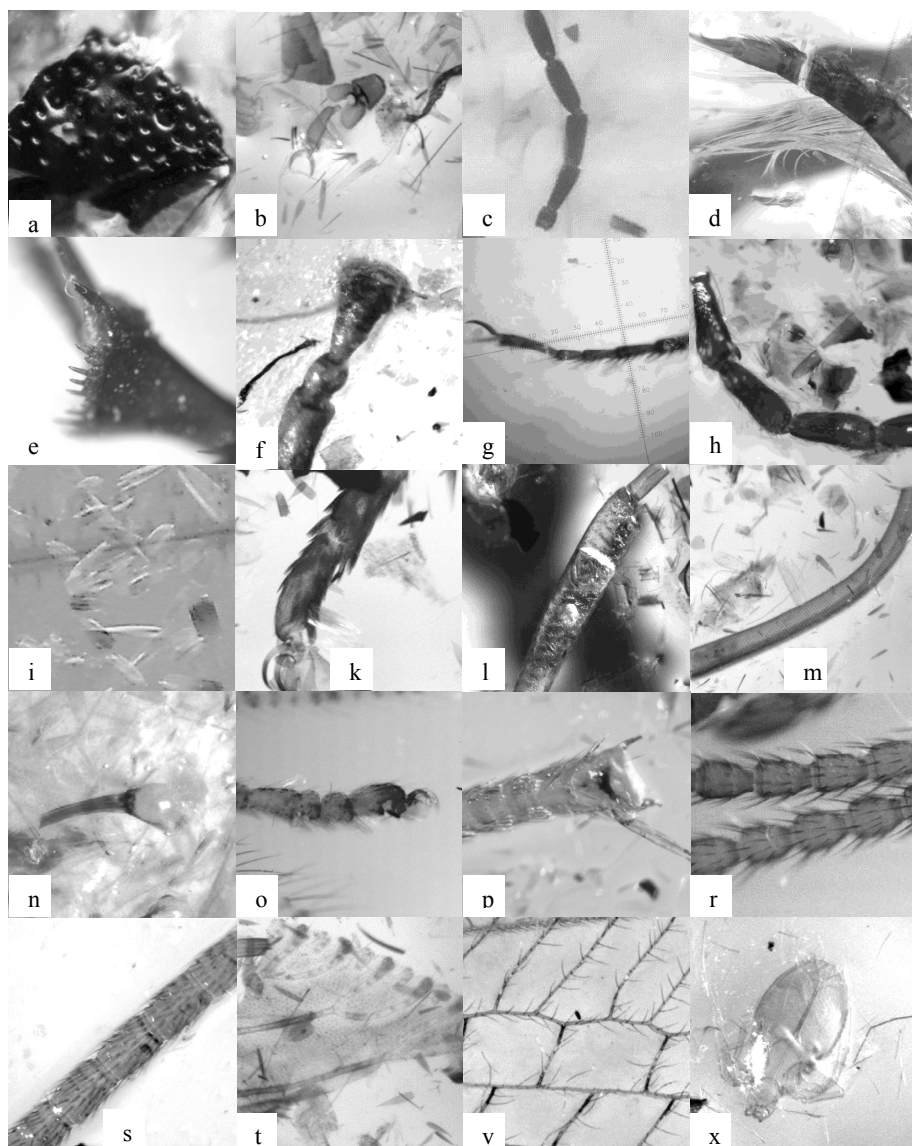


Рис. 2. Фотографии фрагментов членистоногих в экскрементах *Vespertilio murinus*: *a* – фрагмент надкрылья жука; *b* – лапка жука (Chrysomeloidea); *c* – усик жука (Chrysomelidae); *d* – лапка водного жука; *e* – лапка жука (Scarabaeidae); *f* – усик жука (Scarabaeidae); *g* – лапка жука (Carabidae); *h* – усик жука (Carabidae); *i* – чешуйки бабочек; *k* – лапка бабочки, покрытая чешуйками; *l* – фрагмент конечности бабочки с отверстиями для крепления чешуек; *m* – хоботок бабочки; *n* – сцепление передних и задних крыльев бабочек; *o* – лапка сетчатокрылых (Hemerobiidae); *p* – лапка сетчатокрылых (Chrysopidae); *r* – усики сетчатокрылых (Hemerobiidae); *s* – усик сетчатокрылых (Chrysopidae); *t* – крыло сетчатокрылых (Hemerobiidae); *v* – крыло сетчатокрылых (Chrysopidae); *x* – клещ (фото О.Р. Гизуллиной)

[Fig. 2. Photographs of arthropod fragments in *Vespertilio murinus* droppings:

- a* - Fragment of beetle elytra; *b* - Leg of beetle (Chrysomeloidea); *c* - Antenna of beetle (Chrysomelidae); *d* - Leg of water beetle; *e* - Leg of beetle (Scarabaeidae); *f* - Antenna of beetle (Scarabaeidae); *g* - Leg of beetle (Carabidae); *h* - Antenna of beetle (Carabidae); *i* - Scales of butterflies; *k* - Leg of butterfly, covered with scales; *l* - Fragment of a butterfly limb with holes for fixing scales; *m* - Proboscis of butterfly; *n* - Frenulum - wing-coupling device of butterflies; *o* - Leg of lacewing (Hemerobiidae); *p* - Leg of lacewing (Chrysopidae); *r* - Antennal fragments of lacewing (Hemerobiidae); *s* - Antenna of lacewing (Chrysopidae); *t* - Wing fragment of lacewing (Hemerobiidae); *v* - Wing of lacewing (Chrysopidae); *x* - Mite (photographs made by OR Gizullina)]

Жесткокрылые. Остатки представителей этого отряда характеризуются сильной хитинизацией и жесткостью (рис. 2, *a*). Определение фрагментов жуков в ряде случаев возможно до надсемейства и семейства. Принадлежность их остатков устанавливается в основном по форме члеников лапок и форме усиков. Например, присутствие в пробах представителей надсемейства Chrysomeloidea (сем. Chrysomelidae, Cerambycidae и другие) выявляли по наличию в пробах лапок с раздвоенным третьим члеником (рис. 2, *b*). Также найдены фрагменты непосредственно сем. Chrysomelidae – темно-окрашенные четковидные усики (рис. 2, *c*). Фрагменты водных жуков (сем. Hydrophilidae, Dytiscidae, Haliplidae и др.) определялись по наличию в пробах задних плавательных ног, которые приплюснуты и снабжены, по крайней мере на внутренней стороне, длинными волосками (рис. 2, *d*). Кроме того, в пробах обнаружены фрагменты пластинчатобулавых усиков и лапок представителей семейства Scarabaeidae (рис. 2, *e, f*) а также остатки бегательных ног и нитевидных усиков представителей Carabidae (рис. 2, *g, h*).

Чешуекрылые. В пробах обнаруживали большое количество отдельных чешуек бабочек (рис. 2, *i*). Само по себе присутствие чешуек в экскрементах не дает сведений о количественной оценке поедаемых насекомых, так как известно, что чешуйки бабочек сохраняются в кишечнике летучих мышей длительное время [3]. Следовательно, наличие чешуек свидетельствует о ранее съеденных представителях этого отряда. Поэтому в ходе анализа мы учитывали присутствие в пробах этой группы насекомых только при наличии каких-либо других остатков. Лапки и крылья чешуекрылых, как правило, хотя бы частично, сохраняют покрывавшие их чешуи (рис. 2, *к*), в противном случае видны места их прикрепления в виде мелких отверстий (рис. 2, *l*). Сложно перепутать с чем-либо элементы сосущего ротового аппарата чешуекрылых (рис. 2, *m*). Кроме того, в пробах часто отмечались остатки сцеплений передних и задних крыльев бабочек (рис. 2, *n*).

Сетчатокрылые. Отличаются от других отрядов насекомых своеобразным строением лапок, их когти расположены на значительном расстоянии друг от друга (рис. 2, *o, p*). В пробах попадались остатки представителей двух семейств – Hemerobiidae и Chrysopidae. Усики гемеробов обычно светлые и четковидные, отдельные членики усиков более короткие и широкие (рис. 2, *r*) по сравнению со златоглазками (рис. 2, *s*). Определение представителей этих семейств возможно также по фрагментам крыльев, имеющим различия в жилковании (рис. 2, *t, v*).

Помимо насекомых, в пробах отмечались очень мелкие экземпляры (менее 1 мм) *клещей*. Как правило, они обнаруживались не поврежденными (рис. 2, х). Появление клещей в экскрементах, мы предполагаем, является следствием их эктопаразитизма на насекомых, поедаемых летучими мышами. Именно поэтому они не могут считаться пищевыми объектами и исключены из анализа.

Структура рациона двухцветного кожана. Из-за сильной измельченности и деформации фрагментов мы не всегда могли точно оценить обилие в пробах отдельных семейств, поэтому основные результаты по соотношению поедаемых видов членистоногих представлены, как правило, по отрядам, реже по подотрядам и семействам (см. таблицу). В связи с трудностью определения мелких элементов неопределенные остатки преобладают над всеми другими.

Как отмечено выше, для оценки количественных различий использованы два показателя – обилие и встречаемость. Несмотря на то, что диаметрально противоположных результатов с их помощью не выявлено, скорее наоборот, они оказались высоко согласованными между собой, каждый из них имеет свои нюансы. Если встречаемость могла быть отмечена как стопроцентная вне зависимости от числа найденных фрагментов даже если в какой-то конкретной пробе присутствовал всего один опознанный фрагмент представителей данного отряда, то обилие численно отражает соотношение конкретных пищевых групп насекомых в каждой выборке (см. таблицу).

Наиболее часто в рационе двухцветного кожана встречаются двукрылые (см. таблицу). Среди их остатков большинство принадлежит подотряду длинноусых двукрылых (комары) – в среднем 98,8% встречаемости. Короткоусые двукрылые или мухи встречаются в меньшем количестве – 16,1%. Конечно, последние не являются типично ночными насекомыми, но поскольку двухцветные кожаны охотятся на протяжении всей ночи, то возможно, что они ловят мух в сумерках, вылетая сразу после захода солнца или на рассвете, залетая в убежище. Кроме того, летучие мыши могут охотиться на насекомых, летающих около фонарей, в том числе прилетающих на свет ловушки в сумерках мух. В питании вида также часто встречаются жуки (95%) и представители отряда равнокрылых (цикады) – 72,7%.

Второй показатель – относительное обилие – показал явное доминирование тех же таксонов: длинноусые двукрылые (24,5%), равнокрылые (15,1%), жесткокрылые (13%), которые вместе составляют более 3/4 всего опознанного состава рациона вида. Частота обилия всех остальных отрядов насекомых, кроме сетчатокрылых (5,9%), не превосходит пятипроцентный показатель. Таким образом, мы можем утверждать, что основой питания двухцветного кожана в изучаемом районе являются представители трех отрядов – двукрылые, равнокрылые и жесткокрылые. Удивляет низкий процент в изученных нами пробах обилия ручейников, которые в рационе вида, по данным других авторов, имеют важное значение [15]. Возможно, небольшое количество ручейников в пробах объясняется слабой дифференциацией

их остатков. В дальнейшем накопленная нами определительная база позволит более точно различать ручейников среди других членистоногих. Кроме того, небольшие частоты обилия и встречаемости отмечены нами по перепончатокрылым (см. таблицу), и это можно объяснить тем, что, по некоторым данным, двухцветный кожан избегает есть представителей этого отряда при наличии альтернативного корма [12].

В целом наши результаты согласуются с данными других авторов, полученными на территории Европы (Швеция, Польша, Белоруссия) [15–17] и России [10]. Но имеются различия в количественном соотношении поедаемых видом таксонов членистоногих. Так, на территории Польши наиболее важным компонентом рациона двухцветного кожана считаются длинноусые двукрылые [15]. Сходны результаты на территории Швеции [17]. В отличие от наших данных, на второе место по значимости эти авторы определяют ручейников и чешуекрылых. В нашем случае почти такое же значение, как двукрылые, имеют представители отрядов равнокрылые и жуки, а ручейники имеют довольно скромные показатели. В питании вида на территории Польши равнокрылые, наоборот, представлены в относительно небольших объемах, хотя и с достаточно высокой частотой, особенно для тлей. Среди остальных компонентов питания, по данным польских исследователей [15], довольно большое значение имеют сетчатокрылые, главным образом семейство гемеробы (в нашем случае эта группа выходит на 4-е место), и жесткокрылые. Кроме того, на территории Польши в рационе двухцветного кожана присутствуют в небольшом количестве Psocoptera (сеноеды), Plecoptera (веснянки), Dermaptera (уховертки) и Ephemeroptera (попенки). Отсутствие этих насекомых в рационе вида в Среднем Зауралье, по-видимому, обусловлено временем проведения сбора экскрементов – это вторая половина лета, когда насекомые этих групп не образуют крупных скоплений в результате массового размножения и, следовательно, не поедаются летучими мышами.

Несколько отличаются от вышеописанных и наших данных сведения о питании вида на территории Белоруссии [16]. Согласно этому источнику, основу рациона составляют чешуекрылые и жуки, а также ручейники. Такие отряды, как двукрылые и сетчатокрылые, в питании вида не обнаружены. Сходные сведения получены на территории России в Самарской области [10]. Учитывая сказанное выше, структура рациона двухцветного кожана на указанных территориях России и Европы имеет общие черты. Описанные изменения в численном соотношении разных пищевых групп, на наш взгляд, обусловлены целым комплексом факторов и необязательно связаны с географическим положением мест сбора экскрементов.

Заключение

Как показали наши исследования, встречаемые в экскрементах двухцветного кожана фрагменты членистоногих имеют небольшие размеры, которые

варьируют от <0,1 до 8 мм. В связи с трудностью определения мелких элементов неопределенные остатки преобладают над всеми другими. В условиях равнинного Среднего Зауралья в питании двухцветного кожана нами отмечены насекомые 8 отрядов: Diptera (Nematocera, Brachycera), Trichoptera, Hymenoptera (Ichneumonidae), Homoptera (Cicadinea, Aphidina), Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Neuroptera (Hemerobiidae, Chrysopidae). Наиболее часто и в большем количестве встречаются длинноусые двукрылые, жуки и равнокрылые (цикады). Наши данные в целом согласуются с данными по питанию вида, полученными другими авторами на территории Европы и России.

Выражаем глубокую признательность за помощь при сборе исследуемых материалов сотруднику Свердловского областного краеведческого музея в.н.с. А.А. Первушину, канд. биол. наук А.С. Влащенко (НИИ биологии ХНУ имени В.Н. Каразина) и д-ру биол. наук Д.Г. Смирнову (Пензенский государственный педагогический университет) за предоставленные литературные источники, необходимые для определения фрагментов насекомых.

Литература

1. Ботвинкин А.Д. Летучие мыши в Прибайкалье (биология, методы наблюдения, охрана). Иркутск : Время странствий, 2002. 208 с.
2. Shiel C., McAney C., Sullivan C., Fairley J. Identification of Arthropod Fragments in Bat Droppings. London : Mammal Society, 1997. 56 p.
3. Flavin D.A., Biggane S.S., Shiel C.B., Smiddy P., Fairley J.S. Analysis of diet of Daubenton's bat *Myotis daubentonii* in Ireland // Acta Theriologica. 2001. Vol. 46, № 1. P. 43–52.
4. Goiti U., Vecin P., Garin I., Salona M., Aihartza J.R. Diet and prey selection in *Kuhl's pipistrelle Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in south-western Europe // Acta Theriologica. 2003. Vol. 48, № 4. P. 457–468.
5. Williams C., Salter L., Jones G. The winter diet of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) in Britain and Ireland // Hystrixlt. J. Mamm. (n.s.). 2011. Vol. 22, № 1. P. 159–166.
6. Long B.L., Kurta A., Clemans D.L. Analysis of DNA from feces to identify prey of Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*) caught in apple orchards // American Midland Naturalist. 2013. Vol. 170. P. 287–297.
7. Zeale M.R.K., Butlin R.K., Barker G.L.A., Lees D.C., Jones G. Taxon-specific PCR for DNA barcoding arthropod prey in bat faeces // Molecular Ecology Resources. 2011. Vol. 11. P. 236–244.
8. Борисенко А.В., Сесина Н.И., Закеева И.Р., Букия А.Н. К изучению трофической биологии трех видов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) в Подмосковье // Plecotus et al. 1999. № 2. С. 36–43.
9. Никулин А.Д. Изменчивость кормодобывающего поведения рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) европейской части России // Plecotus et al. 2010. № 13. С. 44–47.
10. Смирнов Д.Г., Вехник В.П. Экология питания и дифференциация трофических ниш рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) в пойменных экосистемах Самарской Луки // Известия РАН. Серия биологическая. 2014. № 1. С. 53–64.
11. Казаков Д.В., Махов И.А. Питание сибирского ушана (*Plecotus ognevi*) в различного типа стациях в Байкальской Сибири // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». 2015. Т. 11. С. 32–42.

12. Гизуллина О.Р., Первушина Е.М. Избирательность питания летучих мышей // Экология: популяция, вид, среда : матер. конф. молодых ученых, 14–18 апреля 2014 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург : Гощицкий, 2014. С. 13–16.
13. Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1974. 174 с.
14. Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых. М. : ГУПМИП РСФСР, 1950. 543 с.
15. Bauerova Z., Ruprecht A. Contribution to the knowledge of the trophic ecology of the parti-coloured bat, *Vespertilio murinus* // Folia zool. 1989. Vol. 38, № 2. P. 227–232.
16. Курсков А.Н. Рукокрылые Белоруссии. Минск : БелНИИНТИ, 1981. 135 с.
17. Rydell J. The diet of the parti-coloured bat *Vespertilio murinus* in Sweden // Ecography. 1992. № 15. P. 195–198.

Поступила в редакцию 06.06.2016 г.; повторно 02.08.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

Гизуллина Олеся Рафаиловна – инженер-исследователь лаборатории популяционной экологии и моделирования Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: gizullina_OR@ipae.uran.ru

Первушина Евгения Михайловна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории популяционной экологии и моделирования Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: pervushina@ipae.uran.ru

Gizullina OR, Pervushina EM. Determination of insect fragments in the diet of *Vespertilio murinus* in the Middle Trans-Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):92-106. doi: 10.17223/19988591/35/6 In Russian, English summary

Olesya R. Gizullina, Evgenia M. Pervushina

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

Determination of insect fragments in the diet of *Vespertilio murinus* in the Middle Trans-Urals

Studies of bats diet are of scientific and practical interest. But in the vast territory of Russia such studies are rare. Therefore, we study the diet structure of the background and highly plastic bat species in the Middle Urals - *Vespertilio murinus* (Linnaeus, 1758) (Chiroptera, Vespertilionidae). The aim of the research was to study the species diet structure and to create an atlas qualifier of prey fragments, using a digital stereo microscope.

We collected the material in Skorodumskoye village (Irbit district of Sverdlovsk region, 57°36'N, 62°52'E) on the 11th and 16th July, 2012. We studied bat diet analyzing bat droppings. After collecting droppings, the bats were set free. In the laboratory, we selected 5-10 excrements of the close size and form for each individual. Each dropping (sample) was placed on a glass slide in a drop of glycerol. To determine and to count, the residues of arthropods were uniformly distributed on the glass surface (14 cm² area), graph paper marked up into squares of 1 cm² was placed under the slide. To create a photo collection of the residues we photographed the most characteristic elements, using the stereo microscope “Olympus SZ61” - 2x-4x magnification (2x front lens and 10x eyepieces). Totally, 80 samples were analyzed. For quantitative estimation of the residues we calculated the relative occurrence and abundance of various arthropod taxa.

The relative occurrence is the share of samples with the taxon residues in the total number of samples (for each individual). Relative abundance is the share of squares (1 cm²) with the taxon residues in the total number of squares of all found taxa (for each individual).

The paper describes fragments of arthropods eaten by *V. murinus*, and gives photos for identification. Fragments of arthropods found in the droppings were from <0.1 to 8 mm. We identified limb and wing residues of insects most precisely which were specific in various orders. Indefinite residues predominated due to the difficulty to identify small elements. Basing on the results of the research on *V. murinus* diet in the plain of the Middle Trans-Urals we noted 8 orders of insects: Diptera (Nematocera, Brachycera), Trichoptera, Hymenoptera (Ichneumonidae), Homoptera (Cicadinea, Aphidina), Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Neuroptera (Hemerobiidae, Chrysopidae); and representatives of Arachnida (Acari). The most abundant and frequent were the following groups: Diptera (Nematocera) - 24.5% abundance, 98.8% occurrence, Homoptera Homoptera (Cicadinea) - 15.1% abundance, 72.7% occurrence, and Coleoptera -13% abundance, 95% occurrence. Our data agree with the data obtained by other authors in Europe and Russia, but with differences in quantitative ratios of prey (arthropod) groups.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 12-04-31257).

Acknowledgments: We express our deep gratitude to AA Pervushin (Sverdlovsk Regional Local Lore Museum, Yekaterinburg, Russia) for assistance in the collection of the material and Cand. Sci. (Biol.) AS Vlaschenko (Research Institute of Biology of VN Karazin Kharkiv National University, Charkiv, Ukraine) and Dr. Sci. (Biol.) DG Smirnov (Penza State Pedagogical University, Penza, Russia) for providing literary sources, necessary for determining insect fragments.

The article contains 2 Figures, 1 Table, 17 References.

Key words: bats; *Vespertilio murinus*; feeding.

References

1. Botvinkin AD. Letuchie myshi v Pribaykal'e (biologiya, metody nablyudeniya, okhrana) [Bats in the Baikal region (biology, methods of surveillance, security)]. Irkutsk: Vremya stranstviy Publ.; 2002. 208 p. In Russian
2. Shiel C, McAney C, Sullivan C, Fairley J. Identification of Arthropod Fragments in Bat Droppings. *Occasional Publication of the Mammal Society*. 1997;17:56
3. Flavin DA, Biggane SS, Shiel CB, Smiddy P, Fairley JS. Analysis of the diet of Daubenton's bat *Myotis daubentonii* in Ireland. *Acta Theriologica*. 2001;46:43-52. doi: [10.1007/BF03192415](https://doi.org/10.1007/BF03192415)
4. Goiti U, Vecin P, Garin I, Salona M, Aihartza JR. Diet and prey selection in Kuhl's pipistrelle *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in south-western Europe. *Acta Theriologica*. 2003;48:457-468. doi: [10.1007/BF03192492](https://doi.org/10.1007/BF03192492)
5. Williams C, Salter L, Jones G. The winter diet of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* in Britain and Ireland. *Hystrix*. 2011;22(1):159-166. doi: [10.4404/hystrix-22.1-4498](https://doi.org/10.4404/hystrix-22.1-4498)
6. Long BL, Kurta A, Clemans DL. Analysis of DNA from feces to identify prey of Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*) caught in apple orchards. *American Midland Naturalist*. 2013;170:287-297. doi: [10.1674/0003-0031-170.2.287](https://doi.org/10.1674/0003-0031-170.2.287)
7. Zeale MRK, Butlin RK, Barker GLA, Lees DC, Jones G. Taxon-specific PCR for DNA barcoding arthropod prey in bat faeces. *Molecular Ecology Resources*. 2011;11:236-244. doi:[10.1111/j.1755-0998.2010.02920.x](https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02920.x)

8. Borisenko AV, Sesina NI, Zakeeva IR, Bukiya AN. K izucheniyu troficheskoy biologii trekh vidov rukokrylykh (Chiroptera: Vespertilionidae) v Podmoskov'e [On studying the trophic biology of three bat species (Chiroptera: Vespertilionidae) in Moscow oblast]. *Plecotus et al.* 1999;2:36-43. In Russian
9. Nikulin AD. Variability of foraging behaviour of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in European part of Russia. *Plecotus et al.* 2010;13:44-47. In Russian, English summary
10. Smirnov DG, Vekhnik VP. Ecology of nutrition and differentiation of the trophic niches of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in floodplain ecosystems of the Samara Bend. *Biology Bulletin.* 2014;41(1):60-70. doi: [10.1134/S1062359014010105](https://doi.org/10.1134/S1062359014010105)
11. Kazakov DV, Makhov IA. Diet of *Plecotus ognevi* in Various Types of Stations in the Baikalian Siberia. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Biologiya. Ekologiya» – The Bulletin of Irkutsk State University. Series “Biology. Ecology”.* 2015;11:32-42. In Russian, English summary
12. Gizullina OR, Pervushina EM. Izbiratel'nost' pitaniya letuchikh myshey [Feeding selectivity of bats]. In: *Ekologiya: populyatsiya, vid, sreda. Materialy konf. molodykh uchenykh* [Ecology: population, species, environment. Proc. Conf. Young Scientists (Yekaterinburg, Russia, 14-18 April 2014)]. Yekaterinburg: Goshchitskii Publ.; 2014. pp. 13-16. In Russian
13. Kolesnikov BP, Zubareva RS, Smolonogov EP. Lesorastitel'nye usloviya i tipy lesov Sverdlovskoy oblasti [Forest growth conditions and forest types of Sverdlovsk region]. Sverdlovsk: Ural. Fil. Akad. Nauk SSSR Publ.; 1974. 174 p. In Russian
14. Plavil'shchikov NN. Opredelitel' nasekomykh [Insect indicator]. Moscow: UCPEDGIZ Publ.; 1950. 543 p. In Russian
15. Baueroва Z, Ruprecht A. Contribution to the knowledge of the trophic ecology of the parti-coloured bat, *Vespertilio murinus*. *Folia Zoologica.* 1989;38(2):227-232.
16. Kurskov AN. Rukokrylye Belorussii [Chiroptera of Belorussia]. Minsk: Nauka i Tekhnika Publ.; 1981. 135 p. In Russian
17. Rydell J. The diet of the parti-coloured bat *Vespertilio murinus* in Sweden. *Ecography.* 1992;15(2):195-198. doi:[10.1111/j.1600-0587.1992.tb00024.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1992.tb00024.x)

Received 6 June 2016; Revised 2 August 2016;

Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016

Author info:

Gizullina Olesya R, Research Engineer, Laboratory of Population Ecology and Modeling, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 March Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

E-mail: gizullina_OR@ipae.uran.ru

Pervushina Evgenia M, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Population Ecology and Modeling, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 March Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

E-mail: pervushina@ipae.uran.ru

УДК 574.24

doi: 10.17223/19988591/35/7

В.И. Пономарев, Г.И. Клобуков, В.В. Напалкова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

**Зависимость морфофизиологических показателей
постэмбриональных стадий непарного шелкопряда
Lymantria dispar (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae)
от температурных условий в период эмбрионального развития**

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы
УрО РАН на 2015–2017 гг. № 15-12-4-19.

Исследовано влияние суммы летне-осенних эффективных температур (СЭТ), получаемых на эмбриональной стадии развития, на морфофизиологические показатели особей непарного шелкопряда из двух популяций разного широтного происхождения в постэмбриональный период. Актуальность обусловлена необходимостью уточнения адаптационных механизмов выживания насекомых на северной границе ареала в связи с глобальным изменением климата. В лабораторных условиях установлено значительное влияние минимальной летне-осенней СЭТ, необходимой для формирования эмбрионов, на длительность развития гусениц из популяции северного происхождения (зауральской), в отличие от гусениц из популяции южного происхождения (нижневолжской). При уменьшении длительности развития гусениц отмечено увеличение массы куколок. Сделано предположение, что выраженная реакция гусениц популяции из северной части ареала на снижение летне-осенней СЭТ, получаемой эмбрионами, может быть адаптивным признаком, связанным с периодическим риском недополучения потомством летне-осенней СЭТ, необходимой для завершения формирования эмбриона до наступления холодов в этой части ареала. Изменение сроков лёта самцов северной популяции, отмеченное по результатам феромонного мониторинга, может быть обусловлено не только условиями развития личиночной стадии, но и температурными условиями раннеэмбрионального развития.

Ключевые слова: *сумма эффективных температур; длительность развития; масса куколок, феромонный мониторинг; диапауза.*

Введение

Непарный шелкопряд является одним из наиболее хозяйственно значимых вредителей лесных насаждений, дающим грандиозные вспышки массового размножения. Уточнение адаптационных механизмов выживания этого вида на северных границах ареала позволит значительно увеличить точность прогноза вспышек массового размножения и изменения ареала вида при глобальном изменении климата.

Lymantria dispar относят к весенне-летней фенологической группе насекомых-филлофагов [1]. Особи этого вида переживают зиму в стадии эмбриона, сформировавшегося внутри яйцевой оболочки. Вид моновольтинный, эмбриональная диапауза облигатная. В литературе имеются сведения о возможности предотвращения диапаузы обработкой эмбрионов производным имидазола (КК-42), ингибирующим синтез экистероидов [2]. Влияние фотопериода на прохождение диапаузы незначительно [3]. Классически считается [4, 5], что весенне-летнее развитие особей непарного шелкопряда до имаго (включая весеннее доразвитие эмбрионов) требует 930–990 градусо-дней, а летне-осеннее развитие яиц – около 300 градусо-дней суммы эффективных температур (СЭТ) при пороге с 7°C. Для разных популяций и в пределах одной популяции эти суммы и пороги развития могут значительно отличаться. В частности, согласно анализу литературы, проведенному В.Л. Мешковой [6], СЭТ, необходимые для осеннего развития эмбрионов, по данным разных авторов, составляют от 260 до 500 градусо-дней. При этом отмечают значительную вариабельность в пределах одной популяции.

Ареал непарного шелкопряда в широтном градиенте простирается от 20 до 60° северной широты [7]. Возможность получения СЭТ, необходимой для формирования эмбриона, является одним из основных факторов, определяющих северные границы ареала этого вида. СЭТ, необходимая для формирования эмбриона и развития постэмбриональных стадий, является также одним из основных предикторов в прогнозных моделях изменения ареала этого вида при глобальном изменении климата и инвазиях на другие континенты [8, 9]. В более южных частях ареала, где лёт имаго этого вида проходит в июне–июле [6], летне-осенняя СЭТ может значительно превышать минимальную, необходимую для формирования эмбриона. Наиболее объективным методом определения срока лёта имаго, особенно при низкой плотности популяции, а соответственно и расчета СЭТ, получаемой эмбрионами, является феромонный мониторинг. Ранее нами показано, что, несмотря на генетическую детерминацию диапаузы у популяций разного происхождения [10], СЭТ, получаемая эмбрионом в летне-осенний период до наступления холодов, влияет на длительность диапаузы, длительность весеннего доразвития эмбриона и дружность выхода гусениц из яиц [11]. Данные о влиянии этого фактора на показатели развития постэмбриональных стадий *L. dispar* отсутствуют как в отечественной, так и зарубежной литературе.

Величина летне-осенней СЭТ может значительно различаться в разные годы, в зависимости от скорости развития гусениц и соответственно сроков лёта имаго и откладки яиц – здесь различия в сроках лёта могут достигать 25–30 дней [12]; а также – температурных условий летне-осеннего периода. При этом на северной границе ареала, при прохладных летних сезонах, активный лёт имаго может проходить очень поздно [12]. В отдельные годы он может проходить в середине и даже конце августа. Такой поздний лёт связан с риском недобора эмбрионами СЭТ, необходимой для формирования эм-

бриона и впадения его в диапаузу, что в свою очередь, может привести при периодически повторяющихся прохладных летних сезонах к сокращению ареала непарного шелкопряда на его северных границах.

Цель представленной работы – выяснение возможности воздействия величины летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами непарного шелкопряда, на показатели развития постэмбриональных стадий и анализ возможных причин такого воздействия в случае обнаружения.

Материалы и методики исследования

В работе использовали кладки из двух популяций непарного шелкопряда: нижеволжской и зауральской. Кладки зауральской популяции собраны в Свердловской области в березовых насаждениях Покровского мастерского участка Свердловского лесничества (56°28'16" N, 61°36'39" E) в конце июля 2011 г. (заключительный год эруптивной фазы, плотность – 10–15 кладок на дерево) и в середине июля 2012 г. (фаза кризиса, плотность – 0,1–0,2 кладки на дерево), в период активной откладки яиц самками. Кладки нижеволжской популяции собраны в Волгоградской области в тополевых насаждениях Волго-Ахтубинской поймы близ с. Репино (48°33'22" N, 44°47'43" E) в 2012 г. в начале августа и в 2013 г. в начале июля. Оба года популяция находилась в эруптивной фазе вспышки (10–20 кладок на дерево).

Собранные кладки разделяли на два варианта для набора разных сумм летне-осенних эффективных температур, после чего помещали в холодильник при 0...+2°C для прохождения холодовой реактивации диапаузы. Даты лёта имаго, сбора кладок, прохождения холодовой части диапаузы и начала выращивания гусениц указаны в табл. 1.

Кладки зауральской популяции 2011 г. для набора летне-осенних СЭТ содержали при комнатной температуре 38 и 60 дней. При средней комнатной температуре +22...+24°C полученные СЭТ приблизительно составили 620 и 980 градусо-дней соответственно (тут и далее с учетом пороговой величины +7°C).

Кладки нижеволжской популяции, собранные в 2012 г., с учетом средних температур за период между окончанием активного лёта имаго самцов (конец июня), определенного по результатам феромонного мониторинга и сбора кладок, могли получить более 700 градусо-дней летне-осенних СЭТ. После сбора кладки закладывали в климатическую камеру Sanyo MLR-352 (Panasonic, Япония) при температуре +24°C и влажности 60% на 46 и 70 дней. С учетом ранее набранных температур для одного варианта общая СЭТ составила примерно 1 500 градусо-дней, а для второго варианта – 1 900 градусо-дней.

Кладки зауральской популяции, собранные в 2012 г., и нижеволжской популяции, собранные в 2013 г., в период активного лета для завершения формирования эмбриона содержали в климатической камере 26 суток при 24°C и влажности 60% для набора 430 градусо-дней СЭТ. Для набора боль-

шей летне-осенней СЭТ – 1 230 градусо-дней – часть кладок дополнительно содержали в климаткамере 52 дня. Во все годы фотопериод в климатической камере составлял 16 ч – день, 8 ч – ночь.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Хронологическая схема вариантов эксперимента
[The chronological scheme of the experiment options]

Год [Year]	Лет самцов (число, месяц) [Male flight (day, month)]	Сбор кладок (число, месяц) [Harvesting egg mass (day, month)]	СЭТ, полученные эмбрионами (градусо-дни) [Sum of effective temperatures (SET), derived by embryos (grade-days)]	Помещение кладок в холо- дильник [Putting eggs in the fridge]	Начало выращивания гусениц [Starting caterpillar cultivation]
Зауральская популяция [Ural population]					
2011	19.07–10.08	29.07	620	05.09	30.01 2012
			980	27.09	02.02 2012
2012	03.07–20.07	13.07	430	08.08	08.02 2013
			1 230	29.09	10.02 2013
Нижеволжская популяция [Volga population]					
2012	04.06–27.06	01.08	1 500	16.09	23.03 2013
			1 900	09.10	31.03 2013
2013	14.06–22.07	08.07	430	03.08	26.01 2013
			1 230	24.09	31.01 2013

Время завершения диапаузы и начала дружного отрождения гусениц оценивали по результатам регулярного (через каждые две недели) выставления части кладок на отрождение в климатическую камеру при температуре +24°C и влажности 60% после 1,5 месяца холодовой реактивации каждого из вариантов.

Выращивание гусениц из кладок начинали в период дружного отрождения (доля отродившихся гусениц за 2 дня не менее 2/3 от общего количества яиц, выставленных на отхождение (не менее 300 шт.), когда длительность весеннего доразвития эмбриона варьировала незначительно. Гусениц обеих популяций выращивали как в групповом, так и в одиночном режиме содержания на искусственной питательной среде (ИПС) [13] в двух вариантах: 1) стандартном и 2) с добавлением кристаллогидрата сульфата железа ($\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$) из расчета 150 мг на 500 г среды, в климатической камере при температуре +24°C и влажности 60%, фотопериод: 16 ч – день, 8 ч – ночь. Вариант ИПС с добавлением $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ введен в связи с тем, что ранее нами отмечено снижение выживаемости на стандартном корме гусениц зауральской популяции и увеличение потребности во внешних активаторах свободнорадикальных процессов [14], что, по всей видимости, вызвано холодовыми стрессами в течение развития гусениц природной популяции в 2006–2008 гг. В эти годы в период развития гусениц (май–июнь) среднесуточные температуры до двух недель не поднимались выше +10...11°C.

Добавление сульфата железа – сильного катализатора окислительных процессов – в искусственную питательную среду снимало данный синдром: отмечалось сокращение времени развития, увеличение массы куколки, снижение смертности. Использование как одиночного, так и группового режимов выращивания обусловлено значительными различиями в проявлении эффекта группы в зависимости от адаптационных характеристик популяции, которые могли повлиять на результаты при групповом режиме выращивания [15].

Выращивание гусениц в групповом режиме проводили до окукливания, в одиночном режиме – до 3-го возраста, после чего их ликвидировали, кроме гусениц нижеволжской популяции сбора 2013 г., которых выращивали до окукливания. Групповое выращивание проводили по следующей схеме: в чашках Петри объемом 100 мл содержали 20 гусениц 1-го возраста, 10 гусениц 2-го возраста, 5 гусениц 3-го возраста, 3 гусеницы 4-го возраста, по 2 гусеницы 5-го и последующих возрастов. При одиночном выращивании до 3-го возраста включительно гусениц выращивали в чашках Петри объемом 10 мл, в дальнейшем, до окукливания, – в чашках Петри объемом 100 мл. В течение эксперимента проводили учет возрастов гусениц, время перехода на следующий возраст, гибель особей, определяли пол куколок и замеряли их массу.

Учет СЭТ, полученной при весенне-летнем развитии особей непарного шелкопряда до имаго и полученной эмбрионами, проводили на основании учета сроков лёта самцов (точка отсчета – медиана лета – около половины особей популяции завершили развитие) с использованием посуточных погодных данных метеостанций г. Екатеринбурга и г. Волгограда [16]. Отчет полученных СЭТ вели до даты перехода среднесуточных температур через + 7°C.

Учет сроков лёта самцов непарного шелкопряда на северной границе ареала (г. Екатеринбург и его окрестности) проводили с 2010 по 2015 г. с помощью закрытых феромонно-инсектицидных ловушек типа «молочный пакет», с диспенсерами, содержащими 500 мкг (+)-диспарлюра (производство США). Ловушки устанавливали непосредственно в городе (Юго-Западный район г. Екатеринбурга, далее – «городская микропопуляция») и на втором километре Чусовского тракта (коллективный сад «Запад», далее «пригородная микропопуляция»). Ловушки проверяли один раз в день (утром).

Для анализа возможного влияния теплового загрязнения урбанизированной среды на показатели развития постэмбриональных стадий непарного шелкопряда [17, 18] в 2010 г. осенью собраны яйцекладки непарного шелкопряда в лесонасаждениях близ оз. Глухое (20 км в юго-западном направлении от г. Екатеринбурга – «лесная микропопуляция») и в Парке им. 50-летия ВЛКСМ («городская микропопуляция»). Лесные насаждения близ оз. Глухого представлены сосново-березовыми насаждениями с долей кормовых пород березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в составе древостоя около 30%. Парк представлен смешанными насаждениями, кормовая порода – береза повислая – составляет 20% древостоя (около 200 деревьев). Гусениц из собранных кладок выращивали

в групповом режиме на двух вариантах среды, аналогично вышеприведенной методике.

Для статистической обработки материала использованы биометрические методы с применением элементарной описательной статистики, дисперсионного анализа в стандартном пакете программ StatSoft STATISTICA 6.0. for Windows. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой.

Результаты исследования и обсуждение

Выявление возможного влияния летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами непарного шелкопряда, на показатели развития постэмбриональных стадий тесно связано с уточнением адаптационных механизмов в зависимости от широтного происхождения популяции, что, в свою очередь, приводит к необходимости коррекции прогнозов влияния изменения климата на инвазийные процессы.

Проведенные нами исследования показали наличие статистически значимого влияния летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, на показатели развития гусениц на следующий сезон. В то же время анализ полученных результатов показал, что проявление влияния летне-осенних СЭТ на показатели роста и развития постэмбриональных стадий непарного шелкопряда различается в зависимости от родительской популяции, года сбора и величины летне-осенней СЭТ.

В зауральской популяции наиболее значимые различия в длительности развития гусениц до окукливания и массе куколок при групповом выращивании отмечены при значительной разнице в летне-осенней СЭТ (кладки 2012 г.) на обоих вариантах ИПС (см. табл. 2). Самые устойчивые различия – в длительности развития, вне зависимости от варианта питательной среды. При этом основной вклад в различия вносит длительность развития в младших возрастах.

Отмеченные различия в массе куколок между вариантами, получившими различную летне-осеннюю СЭТ, по-видимому, являются опосредованным эффектом зависимости массы куколок от длительности развития гусениц. Так, ранее нами для зауральской популяции показана отрицательная, но невысокая ($-0,53$) корреляция между средней длительностью развития гусениц и средней массой куколок на ИПС в разные годы выращивания в период депрессии численности *L. dispar* (с 1994 по 2003 г.) [11]. На опосредованную связь массы куколок с СЭТ указывает и отсутствие различий при выращивании гусениц на ИПС в варианте с добавлением сульфата железа (кладки 2012 г.), где в целом скорость развития более высока, по сравнению с вариантом на стандартной ИПС.

Результаты выращивания гусениц из тех же вариантов в одиночном режиме (табл. 3) показали, что и в этом случае при значительной разнице в

летне-осенней СЭТ, полученной в эмбриональном периоде, отмечены различия в длительности развития гусениц младших (I–II) возрастов. То есть различия, зафиксированные при групповом выращивании, сохраняются и при одиночном.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Показатели развития гусениц и масса куколок особей непарного шелкопряда, выращенных в групповом режиме из кладок, собранных в ареале зауральской популяции и получивших различные СЭТ
в летне-осенний период после откладки яиц
[Larva development indices and pupa weight of gypsy moth individuals reared in groups from egg masses collected in the Trans-Ural population area with different sums of effective temperatures in summer-autumn period after oviposition]

Показатели [Parameters]	Кладки 2011 г. [Egg mass, 2011]				Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]			
	Питательная среда [Artificial diet, AD]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	620	980	620	980	430	1230	430	1230
N исходное, шт. [N primary]	100	75	100	75	100	80	100	80
Длительность раз- вития до 3-го воз- раста, дни [Development duration until the 3 rd instar, days]	20,3 ±0,5 a	22,3 ±0,6 b	12,2 ±0,3 a	13,3 ±0,4 b	20,2 ±0,6 a	25,6 ±0,8 b	15,3 ±0,5 a	21,8 ±0,7 b
Выживаемость до 3-го возраста, % [Survival rate until the 3 rd instar, %]	62	57	96	99	73	60	78	75
Развитие до оку- кливания ♀, дни [Development until pupation ♀, days]	55,5 ±1,5	52,8 ±2,4	36,5 ±0,7 a	38,4 ±0,6 b	48,3 ±1,2 a	54,4 ±1,2 b	41,6 ±1,0 a	49,1 ±1,0 b
Развитие до оку- кливания ♂, дни [Development until pupation ♂, days]	50,5 ±2,0	55,4 ±2,9	31,7 ±0,5	31,9 ±0,6	44,1 ±0,8 a	53,7 ±3,5 b	39,5 ±1,0 a	46,1 ±1,3 b
Масса куколки ♀, мг [Pupa weight ♀, mg]	1061 ±77	981 ±51	1310 ±43	1334 ±59	1016 ±49 a	830 ±70 b	806 ±47	837 ±47
Масса куколки ♂, мг [Pupa weight ♂, mg]	391 ±83	327 ±21	526 ±16 a	479 ±15 b	432 ±14 a	342 ±25 b	376 ±15	386 ±33
Выживаемость до окукливания, % [Survival rate until pupation, %]	34	31	89	97	65	47	77	70
Половой индекс [Sexual index] ♀/(♀±♂)	0,59	0,39	0,55	0,60	0,57	0,46	0,55	0,66

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Показатели [Parameters]	Кладки 2011 г. [Egg mass, 2011]				Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]			
	Питательная среда [Artificial diet, AD]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	620	980	620	980	430	1230	430	1230
Кол-во возрастов у гусениц, ♀ [Number of instars in caterpillars, ♀]	6,8 ±0,1	6,6 ±0,2	5,7 ±0,1	5,8 ±0,1	6,1 ±0,1	6,2 ±0,1	5,9 ±0,1	6,1 ±0,1
Кол-во возрастов у гусениц, ♂ [Number of instars in caterpillars, ♂]	5,9 ±0,2 a	6,5 ±0,1 b	5,1 ±0,1	5,0 ±0,1	5,8 ±0,1 a	6,2 ±0,1 b	5,4 ±0,1 a	5,9 ±0,1 b

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; статистически значимые различия внутри ежегодного варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимых различий по выживаемости и половому индексу не установлено.

[Note. The data are presented as the arithmetic mean with the standard error. Statistically significant differences in the annual medium version ($p < 0.05$) are shown by different letters; no statistically significant differences in the survival rate and sexual index are observed].

В то же время обращает на себя внимание тот факт, что при небольшом различии в летне-осенней СЭТ (кладки 2011 г.) в одиночном режиме выращивания на обоих вариантах ИПС различия отсутствуют, а в групповом режиме (см. табл. 2) отмечены статистически значимые различия длительности развития гусениц до 3-го возраста в 1–2 дня. При значительном различии в летне-осенней СЭТ в одиночном режиме эти различия составляют 3,5–4 дня, а в групповом – 5–6 дней. То есть при групповом выращивании происходит дополнительное замедление развития в младших возрастах гусениц, эмбрионы которых получили более высокую летне-осеннюю СЭТ. Механизм этого явления в настоящий момент не ясен.

В целом по результатам анализа проведенных выращиваний можно заключить, что гусеницы зауральской популяции при значительном увеличении летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, демонстрируют замедленное развитие. Факт замедления развития не зависит ни от состава корма, ни от режима выращивания и связан, в первую очередь, с замедлением развития в младших возрастах.

Выращивание гусениц нижеволжской популяции с разной летне-осенней СЭТ дало менее однозначные, по сравнению с данными, полученными при выращивании гусениц зауральской популяции, результаты (табл. 4). В случае получения эмбрионами в обоих вариантах большой летне-осенней СЭТ и незначительной ее разницы между вариантами различий в морфофизиологических показателях постэмбриональных стадий не отмечено вне зависимости от состава ИПС (кладки 2012 г.).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Длительность развития и выживаемость гусениц непарного шелкопряда, выращенных индивидуально до 3-го возраста из кладок, собранных в ареале зауральской популяции и получивших различные СЭТ

в летне-осенний период после откладки яиц

[Development duration and survival rate of gypsy moth larvae reared individually until the 3rd instar from egg masses collected in the Trans-Ural population area with different sums of effective temperatures in summer-autumn period after oviposition]

Показатели [Parameters]	Кладки 2011 г. [Egg mass, 2011]				Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]			
	Питательная среда [Artificial diet]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	620	980	620	980	430	1230	430	1230
N исходное, шт. [N primary]	40	40	40	40	50	40	50	40
Длительность развития до 3-го возраста, дни [Duration until the 3 rd instar, days]	20,4 ±0,5	20,2 ±0,6	11,7 ±0,3	11,4 ±0,3	16,6 ±0,6 a	20,8 ±0,7 b	12,9 ±0,4 a	16,4 ±0,8 b
Выживаемость до 3-го возраста, % [Survival rate until the 3 rd instar]	93	100	100	100	82	90	92	88

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; статистически значимые различия внутри ежегодного варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимых различий по выживаемости не отмечено.

[Note. The data are presented as the arithmetic mean with the standard error. Statistically significant differences in the annual medium version ($p < 0.05$) are shown by different letters. No statistically significant differences in the survival rate are observed].

Не отмечено и различий по длительности развития гусениц в младших возрастах при одиночном выращивании (табл. 4, 5). При значительной разнице летне-осенней СЭТ между вариантами (кладки 2013 г.) отмечено достоверное увеличение длительности развития самок из варианта с большой летне-осенней СЭТ как при групповом, так и при одиночном выращивании. У самцов также отмечено увеличение длительности развития, но недостоверное. При этом увеличение длительности развития особей происходит не за счет увеличения длительности развития гусениц в младших возрастах, как у зауральской популяции, а за счет увеличения длительности развития старших возрастов. Отмечено также снижение массы куколок при большей летне-осенней СЭТ, но также статистически не значимое. То есть у гусениц нижеволжской популяции эффект влияния дополнительных летне-осенних СЭТ выражен значительно слабее, чем у гусениц зауральской популяции.

Каковы же возможные причины этих межпопуляционных отличий?

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Показатели развития гусениц и масса куколок непарного шелкопряда, выращенных в одиночном и групповом режиме из кладок, собранных в ареале нижеволжской популяции и получивших различные СЭТ в летне-осенний период после откладки яиц
[Larva development indices and pupa weight of gypsy moth individuals reared individually and in groups from egg masses collected in the Lower-Volga population area with different sums of effective temperatures in summer-autumn period after oviposition]

Показатели [Parameters]	Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]				Кладки 2013 г. [Egg mass, 2013]			
	Групповое выращивание [Group cultivation]				Групповое выращивание [Group cultivation]		Одиночное выращивание [Single cultivation]	
	Питательная среда [Artificial diet]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС [AD]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	1500	1900	1500	1900	430	1230	430	1230
N исходное, шт. [N primary]	100	80	100	80	100	100	50	50
Развитие до 3-го возраста [Duration until the 3 rd instar, days]	21,2 ±0,8	19,5 ±0,8	21,0 ±0,7	20,4 ±0,1	20,2 ±0,9	19,7 ±0,5	16,7 ±0,6	17,7 ±0,7
Выживаемость до 3-го возраста, % [Survival rate until the 3 rd instar]	54	74	53	66	82	85	92	94
Развитие до оку- кливания, дни, ♀ [Development until pupation ♀, days]	62,8 ±4,0	65,3 ±3,7	50,6 ±1,5	47,1 ±1,3	62,3 ±1,4 a	69,1 ±1,7 b	61,8 ±1,7 a	67,9 ±2,3 b
Развитие до оку- кливания, дни ♂ [Development until pupation ♂, days]	54,0 ±2,3	49,0 ±3,6	47,1 ±1,4	45,1 ±1,4	58,0 ±1,5	60,1 ±1,0	57,4 ±2,4	63,4 ±2,5
Масса куколки ♀, мг [Pupa weight ♀, mg]	598 ±77	626 ±99	1109 ±80	1262 ±79	992 ±64	844 ±60	1418 ±109	1237 ±122
Масса куколки ♂, мг [Pupa weight ♂, mg]	254±11	343±49	435±25	421±23	377±22	335±18	432±29	398±30
Выживаемость до окукливания, % [Survival rate until pupation]	9	20	47	52	64	69	82	82
Половой индекс [Sexual index] ♀/(♀±♂)	0,57	0,63	0,43	0,49	0,55	0,49	0,49	0,49
Кол-во возрастов у гусениц, ♀ [Number of instars in caterpillars ♀]	7,3±0,5	7,0±0,3	6,9±0,1	7,1±0,1	6,9±0,1	7,1±0,1	6,9±0,1	7,0±0,1

О к о н ч а н и е т а б л. 4 [Table 4 (end)]

Показатели [Parameters]	Кладки 2012 г. [Egg mass, 2012]				Кладки 2013 г. [Egg mass, 2013]			
	Групповое выращивание [Group cultivation]				Групповое выращивание [Group cultivation]		Одиночное выращивание [Single cultivation]	
	Питательная среда [Artificial diet]							
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС [AD]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]							
	1500	1900	1500	1900	430	1230	430	1230
Кол-во возрастов у гусениц, ♂ [Number of instars in caterpillars ♂]	6,0±0,0	6,2±0,3	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,3±0,1	6,5±0,1

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; статистически значимые различия ежегодного варианта среды ($p < 0,05$) показаны разными буквами; статистически значимых различий по количеству возрастов у гусениц, выживаемости и половому индексу не отмечено.

[Note. The data are presented as the arithmetic mean with the standard error. Significant differences in the annual medium version ($p < 0.05$) are shown by different letters; no significant differences in the number of instars in caterpillars, survival rate and sexual index are observed].

Во-первых, популяции находились в разных фазах динамики численности: в зауральской популяции 2011 г. – последний год эруптивной фазы, 2012 г. – первый год кризиса. В нижеволжской популяции – оба года (2012 и 2013 гг.) – эруптивная фаза. Мог ли этот факт повлиять на результаты? Вполне вероятно. Но в 2011 г. зауральская популяция еще находилась в эруптивной фазе, и тем не менее при выращивании гусениц в групповом режиме по отдельным показателям эффект влияния дополнительной летне-осенней СЭТ на показатели развития гусениц отмечен, в то время как у гусениц нижеволжской популяции (кладки 2012 г.) такой эффект полностью отсутствовал.

При этом летне-осенняя СЭТ в 2011 г. у эмбрионов зауральской популяции и в 2012 г. – нижеволжской популяции существенно превышала минимально необходимую для эмбрионального развития и ухода эмбриона в диапазирующее состояние. То есть фактор влияния фазы динамики численности требует дополнительного изучения. Во-вторых, широтное расположение популяций. Район, в котором отобраны кладки зауральской популяции, находится на северной границе зоны вспышек массового размножения. В более северных районах за 50 лет наблюдений вспышек никогда не фиксировали. Северная граница распространения вида располагается в 150 км севернее, на широте г. Нижнего Тагила, где в феромонную ловушку попадались единичные самцы. Как мы отмечали выше, получение летне-осенней СЭТ, необходимой для формирования эмбриона, является одним из основных факторов, определяющих северные границы ареала этого вида. При прохладных летних сезонах лёт имаго может начинаться очень поздно [11]. В отдельные годы мы отмечали массовую откладку яиц самками в середине–

конце августа. То есть при сохранении прохладных летних сезонов в течение нескольких лет и при отсутствии реакции популяции на температурные режимы при формировании эмбрионов велика опасность исчезновения вида в этой части ареала. В таком случае ускорение развития гусениц при получении эмбрионами малой летне-осенней СЭТ может быть реакцией на этот фактор. Адаптивное значение этой реакции – минимизация рисков нехватки летне-осенней СЭТ для формирования эмбрионов. То есть корректнее говорить не о замедлении развитии гусениц при увеличении летне-осенних СЭТ, а об ускорении развития при их снижении до критических величин.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Длительность развития и выживаемость гусениц непарного шелкопряда, выращенных индивидуально до 3-го возраста из кладок, собранных в ареале нижеволжской популяции в 2012 г. и получивших различные СЭТ в летне-осенний период после откладки яиц
[Growth duration and survival rates of gypsy moth larvae reared individually until the 3rd instar from egg masses collected in the Lower-Volga population area in 2012 with different sums of effective temperatures in summer-autumn period after oviposition]

Показатели [Parameters]	Питательная среда [Artificial diet]			
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Летне-осенняя СЭТ, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]			
	1500	1900	1500	1900
N исходное, шт. [N primary]	50	50	50	50
Длительность развития, дни [Development duration until the 3 rd instar, days]	15,0±0,6	15,1±0,5	13,3±0,3	13,0±0,4
Выживаемость, % [Survival rate until the 3 rd instar]	96	92	98	90

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой.
[Note. The data are presented as the arithmetic mean with the standard error].

Для южных популяций такой сценарий практически невероятен, и реакция этих особей на снижение летне-осенней СЭТ может либо отсутствовать, либо быть крайне незначительной. Согласно данным феромонного мониторинга, проведенного в дубовых насаждениях Волго-Ахтубинской поймы в течение четырех лет (с 2010 по 2013 г.), пик лёта самцов в ловушки приходился в разные годы на период с середины июня до середины июля. Анализ погодных условий после лёта имаго показал, что эмбрионы получили от 1 000 до 1 750 градусо-дней летне-осенней СЭТ.

Проверить эти предположения в естественных условиях крайне сложно по многим причинам: изменение нормы реакции популяции филлофага, изменение фенологии кормового растения и связанное с ней изменение биохимии листы, слабая прогнозируемость длительности развития гусениц как по СЭТ, так и по фенологическим датам [6]. Кроме того, для возможности

выявления влияния летне-осенней СЭТ на показатели развития гусениц в естественных условиях необходимо наличие самого явления снижения летне-осенних СЭТ до критического значения, что возможно только на северной границе ареала. При этом плотность популяции должна быть достаточной, чтобы получить возможность проконтролировать лёт имаго с помощью феромонных ловушек и собрать кладки для контроля длительности развития гусениц в лабораторных условиях. В настоящий момент мы располагаем данными, в достаточной степени соответствующими этим требованиям, полученными в ходе мониторинга непарного шелкопряда в насаждениях г. Екатеринбурга и его окрестностей в 2010–2015 гг.

Феромонный мониторинг лёта самцов непарного шелкопряда в течение шести лет дал следующие результаты уловов (табл. 6).

За исключением 2012 и 2013 гг., зафиксирована разница между пиками лёта в городе и пригороде. В 2010 г. она составляла (по медиане лета) 7 дней, в 2011 г. – 12 дней, в 2014 г. – 9 дней, при этом в этот год уловистость в городе незначительна – 8 самцов (см. табл. 6). По данным 2015 г. проводить какой-либо анализ различий в лёте сложно, так как уловистость и в городе, и в пригороде крайне незначительна (3 и 5 самцов соответственно).

Влияние урбанизации на температурный режим достаточно хорошо известно. Функционирование городских конгломератов влечет за собой тепловое загрязнение, формируя специфический температурный режим в урбанизированных природных сообществах (лесопарки, пригородные лесные массивы). Результатом изменения теплового баланса является образование «тепловой шапки» – слоя теплого воздуха высотой до 200 м, что обуславливает более высокую температуру в городе по сравнению с пригородной зоной (выше на 0,5–5,0°C) [16, 17]. Фенологический сдвиг в крупном городе в условиях южной тайги составляет у березы повислой, по сравнению с загородными насаждениями, около 4–5 дней [19]. Эти сведения подтверждаются и нашими наблюдениями за фенологией распускания листвы березы повислой в г. Екатеринбурге и его окрестностях.

Нам представляется, что не беря в расчет популяционные показатели филофага, объяснить сдвиг в лёте самцов в пригороде по сравнению с городом фенологическими различиями кормового растения можно только для данных 2010 и 2014 гг. (7 и 9 дней). Почти двухнедельный сдвиг в 2011 г. и отсутствие различий в 2012 г. и особенно в 2013 г. с этой позиции не объяснимы.

Зимой 2011 г. для выявления возможных морфофизиологических различий городской и лесной микропопуляций произведено выращивание гусениц непарного шелкопряда до стадии имаго из кладок городской и лесной микропопуляций.

Как уже отмечено в методике, ранее нами установлено снижение выживаемости на стандартном корме гусениц зауральской популяции и увеличение потребности во внешних активаторах свободнорадикальных процессов

[14], что, по всей видимости, вызвано холодовыми стрессами в течение развития гусениц природной популяции в 2006–2008 гг. В эти годы в период развития гусениц (май–июнь) среднесуточные температуры до двух недель не поднимались выше +10...+11°C. Добавление сульфата железа – сильно-го катализатора окислительных процессов – в искусственную питательную среду снимало отмеченный синдром: отмечалось сокращение времени развития, увеличение массы куколки, снижение смертности.

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

Распределение уловов самцов непарного шелкопряда феромонными ловушками в городе и пригороде г. Екатеринбурга в 2010–2015 гг.
[Temporal distribution of male catches into pheromone baited traps in urban and rural stands of Yekaterinburg in 2010–2015]

Даты учета [Dates]	Годы учета [Year]											
	2010		2011		2012		2013		2014		2015	
	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]
	Улов самцов за сезон, шт. [Male catch per season, pieces]											
	207	267	38	168	16	46	664	801	8	38	3	5
	Распределение улова самцов по датам учета, % [Distribution of males catches according to accounting dates, %]											
04.07	7	3	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0
08.07	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12.07	7	0	3	0	35	2	0	0	0	0	0	0
16.07	9	0	0	0	41	41	0	0	0	0	33	0
20.07	14	2	5	0	12	44	0	0	0	0	0	0
24.07	30	15	8	1	0	9	0	0	0	0	67	0
28.07	16	14	40	10	0	2	38	31	0	0	0	20
01.08	12	38	29	20	0	2	47	41	20	0	0	0
05.08	5	21	0	6	0	0	15	25	20	0	0	40
09.08	1	4	0	16	0	0	0	2	40	24	0	0
13.08	0	1	13	39	0	0	0	1	0	8	0	20
17.08	0	0	0	9	0	0	0	1	20	11	0	0
21.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29	0	20
25.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0
29.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
02.09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0

Результаты выращивания (табл. 7) показали большую выживаемость особей городской микропопуляции как на стандартной ИПС, так и на ИПС с добавлением сульфата железа по сравнению с особями лесной микропопуляции. Таким образом, можно с уверенностью говорить об отсутствии острой потребности в экзогенных активаторах свободнорадикальных процессов у особей из городской микропопуляции, тогда как особи лесной микропопуляции сохранили необходимость в подобных компонентах корма. В то же время для нас важно (в соответствии с целью данного исследования), что

на обоих вариантах сред гусеницы лесной микропопуляции развивались на 3–5 дней дольше, чем гусеницы городской микропопуляции. То есть двухнедельная разница в пиках лёта в 2011 г. непротиворечиво объясняется суммарным эффектом сдвига фенологии кормовых пород и более длительным развитием лесной микропопуляции.

Расчет приблизительной летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами в разные годы, и СЭТ весенне-летнего развития особей до стадии имаго производили при пороге $+7^{\circ}\text{C}$, начало отсчета – медиана лёта самцов (табл. 8). В приведенных данных обращает на себя внимание тот факт, что СЭТ весенне-летнего развития в большинстве случаев значительно меньше классической [4, 5] – 930–990 градусо-дней. Возможно, этот факт связан с адаптационными характеристиками популяции на северной границе ареала вида.

Т а б л и ц а 7 [Table 7]

Различия в морфофизиологических показателях особей непарного шелкопряда разного пола, выращенных в групповом режиме на двух вариантах ИПС из кладок, собранных в городских и пригородных насаждениях г. Екатеринбурга, кладки 2010 г.
[Differences in morphophysiological indices of individuals of different sex reared in groups on two types of artificial diet from egg masses collected in urban and rural stands of Yekaterinburg in 2010]

Показатели [Parameters]	Городская микропопуляция [City micropopulations]				Лесная микропопуляция [Forest micropopulations]			
	ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]		ИПС [AD]		ИПС+Fe ²⁺ [AD+Fe ²⁺]	
	Самцы [Males]	Самки [Females]	Самцы [Males]	Самки [Females]	Самцы [Males]	Самки [Females]	Самцы [Males]	Самки [Females]
Масса ку- колки, мг [Pupa weight, mg]	441 ±15 a	1257 ±81 ab	477 ±16 a	1334 ±99 b	522 ±67 ab	1087 ±63 a	548 ±15 b	1794 ±72 c
Развитие гусениц, дни [Caterpillar develop- ment until pupation, days]	36± 0,9 a	40,7 ±1,3 a	30,9 ±0,8 b	33,7 ±1,4 b	42,1 ±0,8 c	45,9 ±0,9 c	33,9 ±0,8 a	36,5±0,9 b
Выживае- мость, % [Survival rate until pupation]	94		97		78		85	

Примечание. Данные представлены в виде среднего арифметического со стандартной ошибкой; буквами показаны статистически значимые ($p < 0,01$) различия значений в пределах одного показателя для каждого пола (самцы и самки заглавными и прописными соответственно).

[Note. Different letters show significant ($p < 0.01$) differences of values within one parameter for each individual (males and females by capital letters, correspondingly). The data are presented as the arithmetic mean with the standard error].

Значительное уменьшение СЭТ развития происходило после годов, в которые летне-осенние СЭТ формирования эмбриона достигали минимума [20], необходимого для развития эмбриона и перехода в диапаузу (2011 г. – пригород; 2014 – город и пригород). Более существенные колебания СЭТ весенне-летнего развития отмечены в пригороде (1 031–879 градусо-дней), здесь же отмечены более существенные колебания СЭТ при формировании эмбриона (633–188 градусо-дней). Корреляционный анализ летне-осенних СЭТ раннеэмбрионального развития и СЭТ, накопленных за период развития на следующий сезон, показал значимую положительную связь ($r = 0,82$, $p < 0,05$), т.е. чем меньше летне-осенняя СЭТ, тем быстрее развитие следующего поколения. Это может быть обусловлено как влиянием отбора особей по длительности развития, так и прямым воздействием накопленных летне-осенних СЭТ на длительность развития следующих стадий особей.

Т а б л и ц а 8 [Table 8]

Медиана дат лёта самцов непарного шелкопряда, суммы эффективных температур, набранные особями в течение весенне-летнего развития до имагинальной стадии, и плотность кладок в городских и пригородных насаждениях г. Екатеринбурга
[Median of flight dates of gypsy moth males, sums of effective temperatures (SET), received during spring-summer period of development to imago and egg mass density in urban and rural stands of Yekaterinburg]

Год учета [Year]	Медиана дат лёта самцов непарного шелкопряда [Median of flight dates of the male gypsy moth]		СЭТ, накопленные за сезон при развитии до имагинальной стадии, градусо-дни [SET development to adult, grade-days]		Летне-осенние СЭТ, накопленные эмбрионами, градусо-дни [Summer-autumn SET, grade-days]		Плотность кладок, шт./дерево [The density of egg mass, number / tree]	
	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]	Город [City]	Пригород [Suburb]
2010	23.07	30.07	874	1031	642	533	0,04	0,01
2011	28.07	09.08	838	943	465	360	<0,008	0,01
2012	14.07	17.07	850	906	689	633	<0,008	0,005
2013	29.07	29.07	882	882	488	488	0,03	0,01
2014	09.08	18.08	855	951	284	188	0,008	0,005
2015	23.07	02.08	772	879	410	304	<0,008	<0,005

Наиболее вероятен отбор по длительности развития у поколения 2014 г. В этот год в городе лёт завершился во второй декаде августа, а в пригороде – в начале сентября. Возможно, эмбрионы большей части кладок не пережили зимовку. В 2015 г. в ловушки и в городе, и в пригороде попадали единичные самцы. Кладок при осеннем учете обнаружить не удалось. Корреляция между летне-осенней СЭТ, полученной эмбрионами, и плотностью кладок на следующий год также очень высока (для пригородной микропопуляции $r = 0,93$, $p < 0,05$).

Заключение

Температурные условия в период диапаузы влияют не только на прохождение «зимовки» эмбрионами непарного шелкопряда, но и на дальнейшие этапы онтогенеза особей этого вида. При снижении летне-осенней СЭТ, получаемой эмбрионами, установлено снижение длительности развития гусениц двух географических популяций: нижеволжской (центральная часть ареала) и зауральской (северная граница ареала). При схожих тенденциях в различии показателей роста и развития гусениц, в зависимости от полученных эмбрионами летне-осенних СЭТ, выраженность этих различий значительно выше в зауральской популяции. Эти различия в реакции особей популяций на температурные условия после откладки яиц самками могут определяться широтным происхождением. Более значительная реакция гусениц зауральской популяции на снижение летне-осенней СЭТ может быть обусловлена тем, что на северной границе ареала непарного шелкопряда высока вероятность получения эмбрионами летне-осенней СЭТ, недостаточной для их полного формирования, что приводит к риску сокращения ареала. Результаты шестилетнего мониторинга сроков лёта самцов непарного шелкопряда на северной границе ареала (зауральская популяция, городская и пригородная микропопуляции г. Екатеринбурга) могут быть непротиворечиво объяснены с этих позиций.

Литература

1. Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса. М. : Высшая школа, 1960. 342 с.
2. Lee K.-Y., Horodyski F.M., Valaitis A.P., Denlinger D.L. Molecular characterization of the insect immune protein hemolin and its high induction during embryonic diapause in the gypsy moth, *Lymantria dispar* // Insect Biochemistry and Molecular Biology. 2002. № 32. P. 1457–1467.
3. Tauber M.J., Tauber C.A., Ruberson J.H., Tauber A.J., Abrahamson L.P. Dormancy in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae): analysis of photoperiodic and thermal responses // Annals of the Entomological Society of America. 1990. № 83(3). P. 494–503.
4. Кожанчиков И.В. Фауна СССР. М. : АН СССР, 1950. Т. 12. 582 с.
5. Ильинский А.И., Тропин И.В. (ред.) Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М. : Лесн. пром-ть, 1965. 525 с.
6. Мешкова В.Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых. Харьков : Планета-принт, 2009. 396 с.
7. Giese R.L., Schneider M.L. Cartographic comparisons of Eurasian gypsy moth distribution (*Lymantria dispar* L. Lepidoptera: Lymantriidae) // Ent. new. 1979. № 90(1). P. 1–16.
8. Vanhanen H., Veteli T.O., Päävinen S., Kellomäki S., Niemelä P. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth – a model study // Silva Fennica. 2007. Vol. 41, № 4. P. 621–638.
9. Matsuki M., Kay M., Serin J., Floyd R., Scott J.K. Potential risk of accidental introduction of Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*) to Australasia: effects of climatic conditions and suitability of native plants // Agricultural and Forest Entomology. 2001. № 3(4). P. 305–320.

10. Keena M.A. Comparison of the hatch of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) eggs from Russia and the United States after exposure to different temperatures and durations of low temperature // Annals of the Entomological Society of America. 1996. Vol. 89(4). P. 564–572.
11. Пономарев В.И., Ильиных А.В., Гниненко Ю.И., Соколов Г.И., Андреева Е.М. Непарный шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири. Екатеринбург : УрО РАН, 2012. 320 с.
12. Пономарев В.И., Клобуков Г.И. Влияние урбанизированной среды на динамику плотности лесных насекомых-филлофагов // Известия Санкт-Петербургского ГЛТУ. 2013. Вып. 205. С. 42–53.
13. Ильиных А.В. Оптимизированная искусственная питательная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) // Биотехнология. 1996. № 1. С. 42–43.
14. Пономарев В.И., Андреева Е.М., Шаталин Н.В., Клобуков Г.И., Стрельская Т.М. Уровень эффективности эндогенных активаторов перекисного окисления липидов мембран у разных возрастов гусениц непарного шелкопряда // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1(2). С. 129–131.
15. Пономарев В.И., Андреева Е.М., Шаталин Н.В. Эффект группы у непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.)) (Lepidoptera: Lymantriidae) в зависимости от состава корма и популяционных характеристик // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 4. С. 446–453.
16. Метеостанции Волгограда и Екатеринбурга. Сайт «Погода и климат». URL: <http://www.pogodaiklimat.ru>
17. Ландсберг Г.Е. Климат города. Л. : Гидрометеиздат, 1983. 248 с.
18. Бухарина И.Л., Поварничина Т.М., Ведерников К.Е. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск : ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2007. 216 с.
19. Куклина Т.Э. Весеннее развитие березы повислой и березы пушистой в озеленении города Томска и пригороде // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири: III Международный интернет-семинар, 1–31 мая 2007. Материалы III Междунар. интернет-семинара. Томск : ТГУ, 2007. С. 168–186.
20. Пантюхов Г.А. Влияние положительных температур на различные географические популяции златогузки *Euproctis chrysorrhoea* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) // Энтомологическое обозрение. 1962. Вып. 2. С. 274–284.

Поступила в редакцию 06.06.2016 г.; повторно 02.08.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

Пономарев Василий Иванович – д-р биол. наук, зав. лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

Клобуков Георгий Игоревич – м.н.с. лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: klobukov_g_i@mail.ru

Напалкова Виктория Валерьевна – аспирант лаборатории лесовосстановления, защиты леса и лесопользования Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический сад УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: viktoriyaoz@mail.ru

Ponomarev VI, Klobukov GI, Napalkova VV. The dependence of the morphological and physiological indices of *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) postembryonic stages from temperature conditions during embryogenesis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):107-127. doi: 10.17223/19988591/35/7 In Russian, English summary

Vasiliy I. Ponomarev, Georgiy I. Klobukov, Viktoriya V. Napalkova

Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

**The dependence of the morphological and physiological indices of
Lymantria dispar (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) postembryonic
stages from temperature conditions during embryogenesis**

In the light of global climatic changes the urgency of refining the adaptive mechanisms of insect survival in the northern part of their range increases. Gypsy Moth *Lymantria dispar* (L.) is considered to be a spring-summer phyllophagous-insect species. Individuals of this species overwinter in the embryonic stage inside the eggshells. It is classically considered that summer-autumn development of the gypsy moth embryo requires about 300 grade days with a threshold above 7°C. The summer-autumn sum of effective temperatures (SET) that is received by embryos may significantly vary both with weather conditions of summer season and for different populations or inside the range of one population. The aim of this work was to determine the possible effect of this factor on development indices of gypsy moth larvae and to analyze the possible causes in case of such effect.

In this work we used egg masses from the Trans-Ural and the Lower-Volga populations of gypsy moth. We collected clutches of the Trans-Urals population in Sverdlovsk oblast in birch plantations (56°28'16"N, 61°36'39"E) in late July 2011. Clutches of the Lower Volga population were collected in Volgograd oblast in poplar plantations of the Volga-Akhtuba floodplain near Repino village (48°33'22"N, 44°47'43"E) in early August 2012 and in early July 2013. The collected egg masses were divided into two variants for getting different sums of summer-autumn effective temperatures at +24°C, following which egg masses were placed in refrigerator at 0...+2°C for passing through the cold reactivation of diapause. After diapause completion we carried out laboratory rearing of larvae from these egg masses in climatic chambers at +24°C and humidity of 60% with using artificial diet for rearing. Under natural conditions we assessed the seasonal distribution of gypsy moth male flight in 2010-2013 using pheromone-baited milk-carton traps with dispensers that contained 500 mkg (+)-dusparlure (produced in the USA). For calculation of the sum of effective temperatures of natural populations' development we used weather stations' data of daily average temperatures in Yekaterinburg and in Volgograd. The biometric methods with using elementary descriptive statistics in the StatSoft STATISTICA 6.0 software package were used for statistical processing of collected data.

We analyzed the effect of the sum of summer-autumn effective temperatures, received at gypsy moth embryonic stage of development, on larvae development duration after overwintering, depending on latitudinal origination of population (northern border of the area - the Trans-Ural population and the central part of the area - the Lower-Volga population). We showed that the lowest sum of summer-autumn temperatures had the most significant influence on gypsy moth development in the northern population. We suggested that a significant response of larvae of the Trans-Ural population to the

decreasing of the sum of summer-autumn effective temperatures can exist due to the fact that it is highly probable that embryos receive the sum of summer-autumn effective temperatures which are not sufficient to complete the development on the northern border of gypsy moth area that can result in extinction and subsequent area reduction. From these positions we analyzed the results of a six-year monitoring of gypsy moth flight period on the northern border of the area - the Trans-Ural population, urban and rural micropopulations of Yekaterinburg, and laboratory rearing of larvae from these micropopulations. We concluded that findings do not contradict the previously stated assumption.

Funding: This work was supported by the Comprehensive Program of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences for 2015-2017 (No 15-12-4-19).

The article contains 8 Tables, 20 References.

Key words: sum of effective temperatures; duration of development; pupa weight, pheromone monitoring; diapause.

References

1. Vorontsov AI. Biologicheskie osnovy zashchity lesa [Biological fundamentals of forest protection]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1960. 342 p. In Russian
2. Lee KY, Horodyski FM, Valaitis AP, Denlinger DL. Molecular characterization of the insect immune protein hemolin and its high induction during embryonic diapause in the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 2002;32(11):1457-1467. doi: [10.1016/S0965-1748\(02\)00066-8](https://doi.org/10.1016/S0965-1748(02)00066-8)
3. Tauber MJ, Tauber CA, Ruberson JH, Tauber AJ, Abrahamson LP. Dormancy in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae): analysis of photoperiodic and thermal responses. *Annals of the Entomological Society of America*. 1990;83(3):494-503. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aesa/83.3.494>
4. Kozhanchikov IV. Fauna USSR. Moscow: Academy of Sciences the USSR Publ.; 1950. 582 p. In Russian
5. Nadzor, uchet i prognoz massovykh razmnozheniy khvoe- i listogryzushchikh nasekomykh v lesakh SSSR [Control, accounting and forecast of conifer and leaf chewing insects' reproduction in forests of the USSR]. Il'inskiy AI, Tropin IV, editors. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1965. 525 p. In Russian
6. Meshkova VL. Seasonal development of foliage browsing insects. Khar'kov: Planeta-print Publ.; 2009. 396 p. In Russian, English summary.
7. Giese RL, Schneider ML. Cartographic comparisons of Eurasian gypsy moth distribution (*Lymantria dispar* L. Lepidoptera: Lymantriidae). *Entomological News*. 1979;90(1):1-16.
8. Vanhanen H, Veteli TO, Päävinen S, Kellomäki S, Niemelä P. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth - a model study. *Silva Fennica*. 2007;41(4):621-638. doi: <http://dx.doi.org/10.14214/sf.469>
9. Matsuki M, Kay M, Serin J, Floyd R, Scott JK. Potential risk of accidental introduction of Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*) to Australasia: effects of climatic conditions and suitability of native plants. *Agricultural and Forest Entomology*. 2001;3:305-320. doi: [10.1046/j.1461-9555.2001.00119.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-9555.2001.00119.x)
10. Keena MA. Comparison of the hatch of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) eggs from Russia and the United States after exposure to different temperatures and durations of low temperature. *Annals of the Entomological Society of America*. 1996;89(4):564-572. doi: <http://dx.doi.org/10.1093/aesa/89.4.564>
11. Ponomarev VI, Il'inykh AV, Gninenko YuI, Sokolov GI, Andreeva EM. Neparnyy shelkopryad v Zaural'e i Zapadnoy Sibiri [Gypsy moth in the Urals and Western Siberia]. Yekaterinburg: Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2012. 320 p. In Russian, English summary

12. Ponomarev VI, Klobukov GI. Influence of urban area on population dynamics of the phyllophagous insects. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy Lesotekhnicheskoy Akademii*. 2013;205:42-53. In Russian, English summary
13. Il'inykh AV. Optimizirovannaya iskusstvennaya pitatel'naya sreda dlya kul'tivirovaniya neparnogo shelkopryada (*Ocneria dispar* L.) [Optimized artificial culture medium for cultivation of *Ocneria dispar* L.]. *Biotehnologiya*. 1996;1:42-43. In Russian
14. Ponomarev VI, Andreeva EM, Shatalin NV, Klobukov GI, Strel'skaya TM. Level of efficiency of endogenic activators of peroxide lipid oxidation of membranes at different age of unpaired silkworm caterpillars. *Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2009;11(1-2):129-131. In Russian, English summary
15. Ponomarev VI, Andreeva EM, Shatalin NV. Group effect in the gypsy moth (*Lymantria dispar*, Lepidoptera, Lymantriidae) related to the population characteristics and food composition. *Entomological Review*. 2009;89(3):257-263. doi: [10.1134/S0013873809030026](https://doi.org/10.1134/S0013873809030026)
16. Meteostantsii Volgograda i Ekaterinburga. Sayt «Pogoda i klimat» [Meteostations of Volgograd and Yekaterinburg. Site "Weather and climate"]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru> (accessed 29.02.2016).
17. Landsberg GE. Klimat goroda [City climate]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1983. 248 p. In Russian
18. Bukharina IL, Povarnitsina TM, Vedernikov KE. Ekologo-biologicheskie osobennosti drevnykh rasteniy v urbanizirovannoy srede [Ecological and biological characteristics of wooden plants in urban environment]. Izhevsk: Izhevskaya gosudarstvennaya sel'skokhozyaystvennaya akademiya Publ.; 2007. 216 p. In Russian
19. Kuklina TE. Vesennee razvitiye berezy povisloy i berezy pushistoy v ozelenenii goroda Tomska i prigorode [Spring development of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in landscaping of Tomsk and its suburbs]. In: *Lesnoe khozyaystvo i zelenoe stroitel'stvo v Zapadnoy Sibiri. Materialy III mezhdunar. internet-seminara* [Forestry and green construction in Western Siberia. Proc. of the III International Internet-Seminar]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2007. pp. 168-186. In Russian
20. Pantyukhov GA. Vliyaniye polozhitel'nykh temperatur na razlichnye geograficheskie populyatsii zlatoguzki *Euproctis chrysorrhoea* L. i neparnogo shelkopryada *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae) [Influence of positive temperatures on various geographical populations of *Euproctis chrysorrhoea* L. and *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Orgyidae)]. *Entomologicheskoe obozrenie – Entomological review*. 1962;2:274-284. In Russian

Received 6 June 2016; Revised 2 August 2016;

Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016

Author info:

Ponomarev Vasily I, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Reforestation, Forest Protection and Forest Management, Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

E-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

Klobukov George I, Junior Researcher, Laboratory of Reforestation, Forest Protection and Forest Management, Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

E-mail: klobukov_g_i@mail.ru

Napalkova Victoria V, Postgraduate Student, Laboratory of Reforestation, Forest Protection and Forest Management, Institute Botanic Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta Str., Yekaterinburg 620130, Russian Federation.

E-mail: viktoriyaoz@mail.ru

УДК 598.2.9591.553(571.56)

doi: 10.17223/19988591/35/8

А.А. Романов¹, Е.В. Мелихова¹, Е.В. Шемякин^{2,3}, В.О. Яковлев⁴

¹Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

²Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия

³Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, г. Якутск, Россия

⁴Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира, г. Москва, Россия

Высотно-поясная дифференциация населения птиц центральной части Верхоянского хребта (Восточная Сибирь, Россия)

Публикация подготовлена при поддержке гранта РНФ № 14–50–00029.

Проанализированы экологические особенности высотно-поясной дифференциации населения птиц в горных условиях Верхоянского хребта. Определено обилие фоновых видов для каждого из высотных поясов. Установлено, что структура населения птиц и его высотно-поясная дифференциация на Верхоянском хребте и в других горах Азиатской Субарктики весьма сходны. В обследованных районах Верхоянского хребта гнездится 67 видов птиц, в том числе 62 вида – на южном макросклоне и 42 – на северном. Видовое богатство и плотность населения птиц сокращаются с высотой: от 409–544 особей/км² в горно-таежном поясе до 56–126 – в гольцовом. Сходство населения птиц северного и южного макросклонов максимально на уровне горно-таежного пояса (50%), минимально – на уровне подгольцового (20%). Установлено, что значительное количество видов (22–40%) обитает в широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов.

Ключевые слова: сообщества птиц; горы Северной Азии; распространение; горно-таежный пояс; подгольцовый пояс; гольцовый пояс; фаунистические комплексы.

Введение

Итоги представленных исследований лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку биоразнообразия гор Северной Азии на примере модельного региона – Верхоянского хребта. Несмотря на то, что известны крупные обобщающие орнитологические и орнитогеографические работы по горным районам Северной Азии [1–3], эколого-географические аспекты формирования фауны и населения птиц обширных горных территорий Верхоянского хребта до сих пор изучены неудовлетворительно. В подавляющем большинстве опубликованных орнитологических работ, посвященных Верхоянскому хребту или каким-либо его частям, изучение формирования фауны и населения птиц в условиях высотной поясности не ставилось основной целью исследований

[4–12]. Поэтому в плане познания экологических особенностей высотно-поясной дифференциации фауны птиц в горных условиях Верхоянского хребта эти работы фрагментарны, а существующие обзорные работы [13–17] генерализованы по отношению к рассматриваемой территории.

При этом в сфере изучения биологического разнообразия познание эколого-географических закономерностей формирования фауны и населения птиц горных регионов можно считать одним из актуальных вопросов современной орнитологии. Все это послужило причиной организации в 2014 и 2015 гг. экспедиций на Верхоянский хребет с целью выявления структуры фауны и населения птиц основных высотно-ландшафтных поясов региона. Полученные данные позволят расширить общие представления о формировании орнитофауны гор Северной Азии.

Основная цель работы – установление специфики высотной дифференциации населения птиц Верхоянского хребта для использования этой информации при мониторинге и разработке мер сохранения биологического разнообразия. Экосистемы Верхоянского хребта сохранились в состоянии, близком к естественному. Такие природные комплексы, предполагая преимущественно естественные пути их развития, можно рассматривать в качестве модели для решения фундаментальных проблем экологии и как «точку отсчета» для последующего мониторинга естественной динамики и антропогенной трансформации горно-субарктических экосистем. Последнее весьма актуально в свете планов более широкого вовлечения горных территорий в хозяйственную деятельность. В этой связи наибольшее опасение вызывает активность в сфере добычи рудных полезных ископаемых открытым способом, добычи и транспортировки нефти, строительства гидроэлектростанций. Очень быстро под угрозой могут оказаться естественный облик природы субарктических гор Азии, сохранение их биоразнообразия и устойчивость воспроизводства биоресурсов.

Материалы и методики исследования

Полевые исследования проводили с 14 мая по 1 июля 2014 г. на южном макросклоне хребта в бассейне р. Няمني – второстепенного притока р. Алдан ($64^{\circ}30'$ с.ш., $132^{\circ}32'$ в.д.) и с 3 по 9 июня 2015 г. на северном макросклоне в районе Аркачанского плато ($65^{\circ}43'$ с.ш., $130^{\circ}10'$ в.д.). Подробное описание физико-географических условий Верхоянского хребта приведено в ряде монографий [18–20]. В районах работ четко выражены три высотных пояса: горно-таежный (до 1 000 м над ур. м.), подгольцовый (1 000–1 200 м над ур. м.) и гольцовый (1 200–1 700 м над ур. м.) [21]. В пределах гольцового пояса распространены горные тундры и гольцовые пустыни. В процессе обследования учеты птиц вели маршрутным методом на трансектах неограниченной ширины [22, 23]. Численность водных и околотовных видов птиц определяли прямыми подсчетами с последующим пересчетом количества

особей на единицу длины береговой линии. Для уточнения фаунистического состава исследуемого участка проводили отлов птиц паутинными сетями. Суммарная протяженность учетных маршрутов на р. Нямни составила 317 км, из которых 147 км – в горно-таежном поясе, 93,5 км – в подгольцовом, 42,5 км – в гольцовом, 34 км – на реках. В районе Аркачанского плато с учетами пройдено 50 км, из которых 20 км – в горно-таежном поясе, 18 км – в подгольцовом и 12 км – в гольцовом. Исследования проводили в интервале высот 750–1700 м над ур. м. Достоверность гнездования определяли в соответствии с критериями, рекомендованными Европейским комитетом по учету птиц [24]. Гнездование считалось подтвержденным при обнаружении гнезд с птенцами или яйцами, встрече взрослых птиц с кормом, встрече слетков или выводков; вероятным – при наблюдении территориального или брачного поведения птиц в подходящих для гнездования местообитаниях, строительства гнезд; возможным – при встрече вида в подходящих для гнездования местообитаниях.

Фауна гнездящихся птиц проанализирована по принадлежности видов к фаунистическим комплексам [25, 26] и географо-генетическим группам [2, 27–29]. В обеих категориях использован условный термин «широкораспространенные виды». При этом в категории фаунистических комплексов за широкораспространенные приняты виды с обширным ареалом и неясным центром происхождения. В категории географо-генетических групп широкораспространенными считали виды с обширным ареалом, современное распространение которых совпадает с несколькими природными зонами.

Сходство орнитофаун сравниваемых районов и высотных поясов определяли по коэффициенту фаунистической общности Серенсена:

$$\text{КФО} = \frac{2c}{a+b} 100\%$$

и Жаккара:

$$\text{КФО} = \frac{c}{a+b-c} 100\%,$$

где a и b – число видов в каждой из двух фаун, c – количество видов, общих для двух фаун [30–32]. Первым указывается КФО Серенсена, в скобках – Жаккара. Для выявления отличий в населении птиц разных участков использован коэффициент сходства, рассчитанный по формуле

$$\text{КСН} = \frac{a}{(b+c)-a} 100\% [33],$$

где a – сумма наименьших из двух показателей обилия видов, общих для обоих сравниваемых районов, b и c – общее обилие птиц первого и второго районов.

В номенклатуре и при составлении списков птиц мы следовали Л.С. Степаняну [34]. Названия некоторых видов приняты по Списку птиц Российской Федерации [35].

Выявлены доминантные и субдоминантные виды высотных поясов исследованных районов. Доминантными считали виды, численность которых составила более 10% от общей плотности населения всех видов высотного пояса, субдоминантными – от 1 до 10%.

Результаты исследования

Структура гнездовой фауны птиц Верхоянского хребта. Опубликованный пять лет назад список птиц Центрального Верхоянья состоял из 79 видов [16]. Всего на двух обследованных нами участках Центрального Верхоянья зарегистрировано 76 видов птиц разного статуса пребывания. Из них 71 вид – в бассейне р. Нямни и 42 вида – в районе Аркачанского плато. Из общего списка птиц 67 видов – с подтвержденным, вероятным или возможным гнездованием (в дальнейшем такие виды условно будем называть гнездящимися). Это составляет 88% от всей фауны изученной территории.

Видовой состав птиц двух обследованных районов имеет более 50% схожих видов: одновременно в оба года отмечено 37 гнездящихся видов. При этом только в 2014 г. наблюдали 25 видов, а в 2015 г. – 5. Коэффициент общности орнитофаун бассейна р. Нямни и Аркачанского плато составил 71% (55%).

Таксономическая структура гнездовой орнитофауны Верхоянского хребта соответствует зональным и ландшафтным особенностям рассматриваемого региона. Гнездящиеся виды птиц Центрального Верхоянья являются представителями 8 отрядов. Наиболее разнообразен отряд воробьинообразных (Passeriformes), включающий в себя 42 вида, что составляет 63% всей гнездовой орнитофауны. За ним следуют два примерно равнозначных отряда: ржанкообразные (Charadriiformes), включающий 9 видов, или 12% гнездовой орнитофауны, и соколообразные (Falconiformes), включающий 6 видов, или 9% гнездовой орнитофауны. Остальные 5 отрядов (гусеобразные (Anseriformes), курообразные (Galliformes), кукушкообразные (Cuculiformes), совообразные (Strigiformes), дятлообразные (Piciformes)) включают 10 видов и вместе составляют 16% от общего числа гнездящихся видов. При этом доли воробьинообразных и ржанкообразных в двух обследованных районах примерно одинаковы: 66 и 11% на р. Нямни, 64 и 12% на Аркачанском плато. Соколообразные занимают большую долю на р. Нямни (10 и 5%). Доли остальных отрядов птиц на двух участках отличаются незначительно. Отряд совообразных представлен только в районе Аркачанского плато.

Орнитофауны каждого из трех высотных поясов Верхоянского хребта, прежде всего, различаются количеством видов. Наиболее разнообразная из них представлена в горно-таежном поясе – в горных долинах и нижних ча-

стях горных склонов. На р. Нямни в лесном поясе встречены 49 из 62 гнездящихся видов, что составляет 79% всей гнездовой фауны региона, на Аркачанском плато – 36 видов, или 86% всех гнездящихся видов. С увеличением высоты заметно снижаются теплообеспеченность и продолжительность бесснежного периода, поэтому видовое богатство птиц тоже уменьшается. Орнитофауна подгольцового пояса в бассейне р. Нямни объединяет 38 видов, или 61% всей гнездовой фауны. Видовой состав фауны птиц подгольцового пояса Аркачанского плато снижается более резко и составляет 29% (12 видов) от гнездящихся в регионе видов. В экстремальных условиях гольцового пояса орнитофауна беднее. В бассейне р. Нямни она состоит всего из 16 видов птиц, что составляет 26% от общего числа гнездящихся в регионе видов. В районе Аркачанского плато гольцовая орнитофауна составляет только 17% (7 видов) от всей фауны региона. Экологические условия среды на вершинах практически соответствуют условиям зональных арктических тундр или зональных полярных пустынь.

Несмотря на то, что границы высотных поясов Верхоянского хребта извилисты, с проникновением одних поясов в другие, они тем не менее четко выражены и визуальнo хорошо различимы. При этом смена видового состава птиц с высотой происходит не столь резко, а значительно более плавно, что особенно заметно в бассейне р. Нямни. При наличии в каждом поясе набора специфичных, свойственных только ему птиц соседние высотные пояса имеют и много общих видов. На р. Нямни из 49 гнездящихся видов птиц в горно-таежном поясе и 38 – в подгольцовом, 29 из них обитают в обоих поясах. Из 38 видов гнездящихся птиц в подгольцовом поясе и 16 видов – в гольцовом, 12 общих видов. На Аркачанском плато смена видового состава между горно-таежным и подгольцовым поясами происходит тоже постепенно. Из 36 и 12 гнездящихся видов общих 10. Между двумя верхними поясами видовой состав меняется резче: из 12 и 7 гнездящихся видов общих только 3. Всего в долине р. Нямни зарегистрировано около 50% (29 видов) гнездящихся видов, обитающих только в одном высотном поясе. Из них свойственны только горно-таежному поясу 20, подгольцовому – 5 и гольцовому – 4 вида. На Аркачанском плато только в одном поясе обитает 74% (31 вид) гнездящихся видов, при этом в горно-таежном – 27, в подгольцовом – 1, а в гольцовом – 3 вида.

На Верхоянском хребте значительное количество видов обитает в широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов. Ареал их принимает явно выраженный трехмерный характер. В долине р. Нямни всего отмечено 25 видов, обитающих в двух поясах (40%). На Аркачанском плато таких видов 9 (22%). Из тех, кто предпочитает два нижних пояса, – 21 и 8 видов соответственно, среди которых в обоих районах представлены: пятнистый конек (*Anthus hodgsoni* (Richmond, 1907)), пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* (Blasius, H, 1858)), черноголовый чекан (*Saxicola torquata* (Linnaeus, 1766)), бурый дрозд (*Turdus eunomus* Temminck, 1831),

вьюрок (*Fringilla montifringilla* Linnaeus, 1758), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla* Pallas, 1776); на р. Нямни к таким птицам также относятся белая куропатка (*Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758)), кедровка (*Nucifraga caryocatactes* (Linnaeus, 1758)), пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus* (Blyth, 1842)), соловей-красношейка (*Luscinia calliope* (Pallas, 1776)), синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pallas, 1773)) и др., а на Аркачанском плато – сероголовая гаичка (*Parus cinctus* (Boddaert, 1783)) и обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus* Linnaeus, 1758). Общих видов двух верхних поясов на р. Нямни 4: беркут (*Aquila chrysaetos* (Linnaeus, 1758)), рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758)), гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall, 1771)) и обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758)). На Аркачанском плато в подгольцовом и гольцовом поясах одновременно обитает только обыкновенная каменка. Кроме того, есть виды, обитающие во всех трех высотных поясах. Их доля в бассейне р. Нямни составляет 13% (8 видов) от всех гнездящихся видов, а на Аркачанском плато – 5% (2 вида). Это тундрная куропатка (*Lagopus mutus* (Montin, 1781)) и обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus* (Linnaeus, 1758)) в обоих районах, а также обыкновенная пустельга, сибирский пепельный улит (*Tringa brevipes* (Vieillot, 1816)), азиатский бекас (*Gallinago stenura* (Bonaparte, 1831)), горная трясогузка (*Motacilla cinerea* Tunstall, 1771), белая трясогузка (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758) и обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758)) в бассейне р. Нямни.

Анализ сходства орнитофаун высотных поясов с помощью коэффициентов фаунистической общности (КФО) Серенсена и Жаккара позволил выявить следующие особенности: максимальное взаимное сходство имеют орнитофауны горно-таежного и подгольцового поясов обоих районов: 67% (50%) на р. Нямни и 42% (26%) на Аркачанском плато, минимальное – орнитофауны горно-таежного и гольцового поясов: 25% (14%) и 9% (5%). КФО орнитофаун подгольцового и гольцового поясов занимают промежуточное положение между вышеуказанными коэффициентами: 44% (29%) и 32% (19%).

Сравнение орнитофаун двух обследованных районов в пределах одних и тех же высотных поясов выявило, что наибольшее сходство проявляется на уровне горно-таежного пояса – 71% (55%), также сходны орнитофауны гольцов – 52% (35%). Наименее сходны фауны птиц в пределах подгольцового пояса обследованных районов – 44% (28%). Высокая специфичность подгольцовых орнитофаун обследованных участков обусловлена повышенной ландшафтно-биотопической мозаичностью подгольцового пояса, неодинаковой полнотой представленности кустарников и стлаников на склонах разной экспозиции, а также многолетними колебаниями численности различных видов, населяющих или периодически проникающих в подгольцы. Эти флуктуации связаны, главным образом, с особой неустойчивостью погодных условий как постоянного фактора формирования населения подгольцового пояса. Усугубляется все это еще и тем, что подгольцовые орнитокомплексы формируются в значительной степени за счет видов, слабо или

почти не адаптированных к экстремальным условиям горных вершин и, следовательно, особенно зависимых от метеоусловий и режима их изменения. Таким образом, нестабильные экологические условия подгольцового пояса обуславливают существенную изменчивость местных сообществ птиц, формирующихся на разных участках и в разные годы.

В бассейне р. Нямни соотношение таксономических групп, составляющих ядро орнитофаун высотных поясов, сохраняется в общих чертах по всему высотному профилю. Наиболее значимы виды отрядов воробьинообразных, ржанкообразных и соколообразных. Доля воробьинообразных возрастает в подгольцовом поясе по сравнению с горно-таежным лишь на 3%, тогда как в гольцовом поясе их доля резко уменьшается. Это служит показателем того, что в нижних поясах имеются экологически подходящие для большинства видов этого отряда местообитания. В горно-таежном поясе это разреженные опушки, открытые участки ерниковых пустошей и ивовый подрост, а в подгольцовом – повсеместные заросли ерника и мозаично встречающиеся ивовые и чозениевые рощи. Доля ржанкообразных в двух нижних поясах одинакова, а в гольцовом поясе она резко возрастает, что говорит о схожести условий среды горных и равнинных тундр. Доля соколообразных и курообразных незначительно увеличивается от подножия к вершинам. Доля кукушкообразных из всех высотных поясов максимальна в гольцах. В силу экологических условий дятлообразные присутствуют только в горно-таежном поясе, а гусеобразные – в горно-таежном и подгольцовом. В отличие от бассейна р. Нямни соотношение представителей различных таксономических групп на уровне трех высотно-ландшафтных поясов в районе Аркачанского плато более изменчиво.

Во всех трех поясах преобладает отряд воробьинообразных, причем его доля одинакова в горно-таежном и подгольцовом поясах, а в гольцах несколько уменьшается. В горно-таежном поясе вторым по значимости следует отряд ржанкообразных, за которым следуют отряды гусеобразных, курообразных и кукушкообразных. Совсем малую долю занимают оставшиеся два отряда – дятлообразных и соколообразных. В подгольцовом и гольцовом поясах таксономическое разнообразие снижается. В подгольцовом поясе представлены только 4 отряда, на втором по значимости месте – ржанкообразные, и такую же долю в сумме составляют курообразные и кукушкообразные. В гольцах все присутствующие отряды, кроме воробьинообразных, занимают равные доли.

Соотношение доли видов разных фаунистических комплексов, составляющих ядро орнитофауны гольцового, подгольцового и горно-таежного поясов, сохраняется в общих чертах по всему профилю на р. Нямни. Наиболее значимы по доле сибирский фаунистический комплекс и широкораспространенные виды. Но в то время как доля видов сибирского комплекса составляет в горно-таежном поясе абсолютное большинство и снижается с высотой, доля широкораспространенных видов, напротив, возрастает с вы-

сотой и составляет большинство уже в гольцах. Кроме них, еще один только фаунистический комплекс присутствует во всех трех высотных поясах – арктический. Его доля с высотой также заметно возрастает. Европейский, китайский и сибирско-американский комплексы представлены в небольших количествах в двух нижних высотных поясах, причем с высотой их доля увеличивается. Виды тибетского фаунистического комплекса присутствуют только в гольцах.

В районе Аркачанского плато структура фаунистических комплексов сходна в горно-таежном и подгольцовом поясах: преобладают виды сибирского фаунистического комплекса и широкораспространенные виды, на втором по значимости месте – виды китайского и арктического комплексов. Наименьшую долю в горно-таежном поясе составляют присущие только ему европейский (пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817))) и сибирско-американский (каменушка (*Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758))) виды. В гольцах наряду с широкораспространенными начинают преобладать арктические виды. Сибирских видов в гольцах нет совсем. Меньшую долю занимает присутствующий только в этом поясе тибетский вид (сибирский выюрок (*Leucosticte arctoa* Pallas, 1811)).

Географо-генетическая группа широкораспространенных видов наиболее значима и стабильна по участию во всех высотных поясах бассейна р. Нямни. Доля ее несколько сокращается при пересечении границы горно-таежного пояса, но все же в двух верхних высотных поясах она составляет большинство. Группа бореальных видов хотя и занимает наибольшую долю в горно-таежном поясе, в подгольцовом поясе резко сокращается, а в гольцах она не встречена. Две группы видов, присутствующие во всех трех поясах, достигают максимума в подгольцовом поясе: бореально-гипоарктическая и гипоаркты. Доли географо-генетических групп альпийских и арктоальпийских видов резко возрастают с высотой и занимают второе по значимости место в гольцовом поясе. Это связано с возрастанием вертикальной расчлененности рельефа и более широким распространением типично горных местообитаний на вершинах хребтов. При этом группа альпийских видов не встречена в горно-таежном поясе. Самую незначительную долю составляют гемиаркты, только один вид (сапсан (*Peregrine falcon* Tunstall, 1771)) этой группы отмечен в горно-таежном и подгольцовом поясах.

На Аркачанском плато широкораспространенные виды также преобладают в двух нижних поясах. В гольцах их доля уменьшается, и на первое место выходят арктоальпийские виды, чье присутствие возрастает с высотой. Доля бореальных и бореально-гипоарктических видов, напротив, с высотой уменьшается до нуля в гольцовом поясе. Гипоаркты хоть и составляют небольшую часть от общего числа гнездящихся видов, заметно возрастают в числе в подгольцовом поясе, что объясняется близостью экологических условий этого высотного пояса и южных тундр. Один вид альпийской группы (сибирский выюрок) присутствует только в гольцах.

Гнездовое население птиц Верхоянского хребта. При смене высотных поясов от подножия к вершинам происходит сокращение соответствующих орнитофаун. С высотой также уменьшается общая плотность населения птиц (табл. 1, 2).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Гнездовое население птиц бассейна р. Нямни
[Nesting bird population of the Nyamni river basin]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Горно-таежный [Forest]		Подгольцовый [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]
<i>Histrionicus histrionicus</i>	0,4	0,1	2	0,5	—	—
<i>Accipiter gentilis</i>	0,3	0,07	—	—	—	—
<i>Aquila chrysaetos</i>	—	—	0,01	0,004	0,05	0,04
<i>Falco rusticolus</i>	—	—	0,001	0,001	—	—
<i>Falco peregrinus</i>	0,01	0,002	0,01	0,004	—	—
<i>Falco subbuteo</i>	0,01	0,001	—	—	—	—
<i>Falco tinnunculus</i>	0,2	0,05	0,9	0,3	0,8	0,6
<i>Lagopus lagopus</i>	13	3	6	2	—	—
<i>Lagopus mutus</i>	4	1	15	5	1	1
<i>Charadrius morinellus</i>	—	—	—	—	6	5
<i>Tringa glareola</i>	0,01	0,002	—	—	—	—
<i>Tringa brevipes</i>	0,04	0,01	0,9	0,3	0,05	0,04
<i>Actitis hypoleucos</i>	—	—	0,02	0,01	—	—
<i>Calidris tenuirostris</i>	—	—	—	—	0,9	0,8
<i>Gallinago stenura</i>	0,02	0,01	2	0,6	2	2
<i>Numenius minutus</i>	0,01	0,003	—	—	—	—
<i>Cuculus canorus</i>	4	0,9	7	2	4	3
<i>Cuculus saturatus</i>	0,5	0,1	—	—	—	—
<i>Jynx torquilla</i>	0,02	0,01	—	—	—	—
<i>Dryocopus martius</i>	0,01	0,002	—	—	—	—
<i>Picoides tridactylus</i>	0,5	0,1	—	—	—	—
<i>Eremophila alpestris</i>	—	—	0,03	0,01	28	22
<i>Anthus hodgsoni</i>	13	3	1	0,4	—	—
<i>Anthus rubescens</i>	—	—	34	11	39	31
<i>Motacilla flava</i>	0,6	0,2	3	0,8	—	—
<i>Motacilla cinerea</i>	3	0,8	15	5	2	2
<i>Motacilla alba</i>	3	0,8	31	10	5	4
<i>Lanius cristatus</i>	1	0,3	5	2	—	—

Продолжение табл. 1 [Table 1 (cont.)]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Горно-таежный [Forest]		Подгорный [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]
<i>Perisoreus infaustus</i>	6	1	0,01	0,002	—	—
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	23	6	11	4	—	—
<i>Corvus corone</i>	0,04	0,01	—	—	—	—
<i>Corvus corax</i>	0,08	0,02	0,06	0,02	—	—
<i>Bombycilla garrulus</i>	2	0,5	—	—	—	—
<i>Prunella collaris</i>	—	—	—	—	9	7
<i>Prunella montanella</i>	7	2	9	3	—	—
<i>Locustella lanceolata</i>	0,04	0,01	—	—	—	—
<i>Phylloscopus trochilus</i>	—	—	2	0,7	—	—
<i>Phylloscopus collybita</i>	0,7	0,2	—	—	—	—
<i>Phylloscopus borealis</i>	13	3	12	4	—	—
<i>Phylloscopus inornatus</i>	81	20	12	4	—	—
<i>Phylloscopus fuscatus</i>	2	0,4	—	—	—	—
<i>Ficedula parva</i>	5	1	—	—	—	—
<i>Saxicola torquata</i>	4	0,9	17	6	—	—
<i>Oenanthe oenanthe</i>	—	—	3	1	18	14
<i>Luscinia calliope</i>	7	2	10	3	—	—
<i>Luscinia svecica</i>	—	—	2	0,7	—	—
<i>Tarsiger cyanurus</i>	50	12	3	1	—	—
<i>Turdus naumanni</i>	5	1	10	3	—	—
<i>Turdus eunomus</i>	58	14	20	7	—	—
<i>Turdus iliacus</i>	0,02	0,01	—	—	—	—
<i>Parus montanus</i>	1	0,3	—	—	—	—
<i>Parus cinctus</i>	5	1	—	—	—	—
<i>Sitta europaea</i>	0,7	0,2	—	—	—	—
<i>Fringilla montifringilla</i>	37	9	3	1	—	—
<i>Acanthis flammea</i>	15	4	17	6	0,1	0,07
<i>Leucosticte arctoa</i>	—	—	—	—	10	8
<i>Carpodacus erythrinus</i>	5	1	17	6	—	—
<i>Carpodacus roseus</i>	0,5	0,1	—	—	—	—

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Горно-таежный [Forest]		Подгольцовый [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]
<i>Loxia leucoptera</i>	0,3	0,07	—	—	—	—
<i>Emberiza pallasi</i>	3	0,6	11	4	—	—
<i>Emberiza pusilla</i>	34	8	14	5	—	—
<i>Emberiza aureola</i>	—	—	0,2	0,07	—	—
Всего [Total]	409	100	296	100	126	100

Примечание. «—» — в процессе учетов вид не зарегистрирован.

[Note: «—» indicates that the species was not registered during the survey].

Установлено, что в обоих исследованных районах Центрального Верхоянья плотность населения максимальна в горно-таежном поясе (409 особей/км² на р. Нямни и 544 на Аркачанском плато), минимальна — в гольцовом (126 и 56), а для подгольцового пояса отмечены промежуточные значения (296 и 112).

Основное сокращение плотности населения птиц на р. Нямни происходит при переходе от подгольцового пояса к гольцовому (на 57%), тогда как на Аркачанском плато — при переходе от горно-таежного пояса к подгольцовому (на 79%). Менее существенно плотность сокращается на р. Нямни при переходе от горно-таежного пояса к подгольцовому (на 28%), а на Аркачанском плато — при переходе от подгольцового пояса к гольцам (на 50%).

Сокращение плотности населения птиц с высотой соответствует общему понижению продуктивности сообществ от подножий к вершинам в горах Азиатской Субарктики [3] и демонстрирует относительную самостоятельность населения птиц каждого высотного пояса. Оценка населения птиц высотных поясов с помощью коэффициента сходства населения не только подтверждает эту самостоятельность, но и указывает на выраженную автономность формирования населения птиц разных высотных поясов Верхоянского хребта. В бассейне р. Нямни уровень сходства населения горно-таежного и подгольцового поясов составляет только 24%, подгольцового и гольцового — 14%, а горно-таежного и гольцового — всего 2%. На Аркачанском плато сходство населения еще меньше. Наиболее сходно население подгольцового и гольцового поясов (20%). Уровень сходства горно-таежного и подгольцового поясов — 14%, а сходство населения горно-таежного и гольцового поясов очень невелико (0,7%). При сравнении населения в пределах высотных поясов двух исследованных регионов большее сходство обнаруживается на уровне горно-таежного пояса — 50%. Население в пределах гольцового пояса сходно на 28%, а наименее сходно население подгольцов — 20%.

В горно-таежных поясах обоих районов доминируют пеночка-зарничка и синехвостка и, кроме них, на р. Нямни – бурый дрозд, а на Аркачанском плато – белая трясогузка. Субдоминанты в обоих районах: вьюрок, овсянка-крошка, обыкновенная чечетка, белая куропатка, пеночка-таловка, пятнистый конек, соловей-красношейка, обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770)) и сероголовая гаичка. Только на р. Нямни: кедровка, сибирская завирушка (*Prunella montanella* (Pallas, 1776)), кукушка (*Perisoreus infaustus* (Linnaeus, 1758)), дрозд Науманна (*Turdus naumanni* Temminck, 1820), малая мухоловка (*Ficedula parva* (Bechstein, 1792)), тундрная куропатка. Только на Аркачанском плато: бурый дрозд, черноголовый чекан, овсянка-ремез (*Emberiza rustica* (Pallas, 1776)), сибирский пепельный улит, свиристель (*Bombycilla garrulus* (Linnaeus, 1758)), перевозчик (*Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758)), белокрылый клест (*Loxia leucoptera* Gmelin, 1789), горная трясогузка (*Motacilla cinerea* Tunstall, 1771), каменушка и пеночка-теньковка.

В доминантные виды подгольцового пояса на р. Нямни входят гольцовый конек и белая трясогузка, а на Аркачанском плато – обыкновенная каменка и овсянка-крошка. Субдоминанты в обоих районах: бурый дрозд, черноголовый чекан, тундрная куропатка, пеночка-таловка, вьюрок. Только на р. Нямни это обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, горная трясогузка, овсянка-крошка, пеночка-зарничка, кедровка, полярная овсянка (*Emberiza pallasi* (Cabanis, 1851)), дрозд Науманна, соловей-красношейка, сибирская завирушка, обыкновенная кукушка, белая куропатка, сибирский жулан (*Lanius cristatus* Linnaeus, 1758), обыкновенная каменка. Только на Аркачанском плато в это число входят сероголовая гаичка, пятнистый конек, обыкновенная пустельга.

К доминантным видам гольцового пояса обоих районов могут быть отнесены рогатый жаворонок и обыкновенная каменка. Доминантом этого пояса на р. Нямни также является гольцовый конек, а на Аркачанском плато – хрустан (*Charadrius morinellus* Linnaeus, 1758). Субдоминанты в обоих районах – сибирский вьюрок и обыкновенная кукушка, и только на р. Нямни: альпийская завирушка (*Prunella collaris* (Scopoli, 1769)), хрустан, белая и горная трясогузки, азиатский бекас. Лишь на Аркачанском плато это тундрная куропатка.

Выявлено, что только по одному виду в исследованных районах занимают доминантное положение одновременно в двух поясах. На р. Нямни это гольцовый конек, а на Аркачанском плато – обыкновенная каменка. Остальные виды входят в число доминантов в пределах лишь одного пояса. Большинство доминирующих видов каждого района принадлежит к сибирскому фаунистическому комплексу (42–62%), среди них также присутствуют широкораспространенные виды (25–29%) и виды арктического комплекса (12–29%). К географо-генетическим группам альпийских, арктоальпийских и бореальных видов относится основной состав доминантов на р. Нямни

(по 25%). Оставшиеся виды составляют группы широкораспространенных и бореально-гипоарктических видов (по 12%). Основная часть доминантных видов Аркачанского плато относится к арктоальпийской и бореальной географо-генетическим группам (42 и 29%), остальные – к группам широкораспространенных и гипоарктических видов (по 14%).

Среди субдоминантных видов занимают это положение одновременно в двух поясах 13 видов на р. Нямни и 7 на Аркачанском плато. Так же, как и у доминантов, основную долю в каждом районе составляют виды сибирского фаунистического комплекса (52–58%). Среди субдоминантов присутствуют также широкораспространенные виды (15–18%), виды арктического (9–12%), китайского и тибетского комплексов (9–10 и 4–5%). Кроме того, на Аркачанском плато среди субдоминантов представлено по 1 виду сибирско-американского и европейского фаунистических комплексов (по 4%).

Большая часть субдоминантов каждого района относится к географо-генетическим группам бореальных (23–29%), широкораспространенных (24–35%) и бореально-гипоарктических (22–30%) видов. Остальную часть субдоминантов составляют гипоаркты (4–10%), арктоальпийцы (4–10%) и альпийцы (4–5%).

В речных учетах на р. Нямни всего отмечено 6 видов птиц из отрядов ржанкообразных (3 вида, 50%), воробьинообразных (2 вида, 33%) и гусеобразных (1 вид, 17%). Доминантными видами являются: сибирский пепельный улит, белая и горная трясогузки, перевозчик. Субдоминантный вид – каменушка. Для серебристой чайки (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763) зарегистрирована лишь единичная встреча.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Гнездовое население птиц Аркачанского плато
[Nesting bird population of the Arkachan plateau]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Горно-таежный [Forest]		Подгольцовый [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]
<i>Histrionicus histrionicus</i>	8	1	–	–	–	–
<i>Mergus serrator</i>	3	0,5	–	–	–	–
<i>Aquila chrysaetos</i>	–	–	0,3	0,3	–	–
<i>Falco tinnunculus</i>	2	0,4	2	2	–	–
<i>Lagopus lagopus</i>	16	3	–	–	–	–
<i>Lagopus mutus</i>	3	0,6	11	10	4	7
<i>Charadrius morinellus</i>	–	–	–	–	11	20

Продолжение табл. 2 [Table 2 (cont.)]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Горно-таежный [Forest]		Подгольцовый [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]
<i>Tringa ochropus</i>	1	0,3	—	—	—	—
<i>Tringa brevipes</i>	12	2	—	—	—	—
<i>Actitis hypoleucos</i>	9	2	—	—	—	—
<i>Larus canus</i>	1	0,2	—	—	—	—
<i>Cuculus canorus</i>	4	0,7	1	0,9	1	2
<i>Cuculus saturatus</i>	0,8	0,1	—	—	—	—
<i>Bubo bubo</i>	—	—	—	—	0,4	0,7
<i>Dryocopus martius</i>	1	0,3	—	—	—	—
<i>Eremophila alpestris</i>	—	—	—	—	11	20
<i>Anthus hodgsoni</i>	13	3	6	5	—	—
<i>Motacilla cinerea</i>	8	2	—	—	—	—
<i>Motacilla alba</i>	59	11	—	—	—	—
<i>Lanius cristatus</i>	1	0,3	—	—	—	—
<i>Perisoreus infaustus</i>	3	0,5	—	—	—	—
<i>Corvus corax</i>	1	0,2	—	—	—	—
<i>Bombycilla garrulus</i>	8	2	—	—	—	—
<i>Phylloscopus collybita</i>	6	1	—	—	—	—
<i>Phylloscopus borealis</i>	12	2	11	10	—	—
<i>Phylloscopus inornatus</i>	87	15	—	—	—	—
<i>Ficedula parva</i>	4	0,8	—	—	—	—
<i>Saxicola torquata</i>	23	4	11	10	—	—
<i>Oenanthe oenanthe</i>	—	—	24	21	26	46
<i>Luscinia calliope</i>	10	2	—	—	—	—
<i>Luscinia svecica</i>	3	0,6	—	—	—	—
<i>Tarsiger cyanurus</i>	83	14	—	—	—	—
<i>Turdus eunomus</i>	28	5	11	10	—	—
<i>Parus montanus</i>	3	0,5	—	—	—	—
<i>Parus cinctus</i>	17	3	11	10	—	—
<i>Fringilla montifringilla</i>	32	6	6	5	—	—
<i>Acanthis flammea</i>	8	2	—	—	—	—
<i>Leucosticte arctoa</i>	—	—	—	—	3	5
<i>Carpodacus erythrinus</i>	14	3	—	—	—	—

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Горно-таежный [Forest]		Подгольцовый [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]	Обилие, особей/км ² [Abundance, ind./km ²]	Доля, % [Part, %]
<i>Loxia leucoptera</i>	8	2	—	—	—	—
<i>Emberiza rustica</i>	18	3	—	—	—	—
<i>Emberiza pusilla</i>	34	6	18	15	—	—
Всего [Total]	544	100	112	100	56	100

Примечание. «—» – в процессе учетов вид не зарегистрирован.

[Note: «—» indicates that the species was not registered during the survey].

Заключение

Структура населения птиц и экологические закономерности его высотной поясной дифференциации на Верхоянском хребте и других горах Азиатской Субарктики весьма сходны. Обусловлено это аналогичными экологическими условиями и единым типом высотной поясности. Фауна и население птиц Верхоянского хребта формируются в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей. Сокращение видового разнообразия птиц происходит в северном направлении и с высотой – от подножий к вершинам. Общность структуры населения птиц поддерживается в горизонтальной плоскости видами, лидирующими по обилию одновременно в обоих обследованных районах, а в вертикальной – одновременно лидирующими в двух обычно смежных высотно-ландшафтных поясах. Широкое вертикальное распространение многих видов птиц определяет большое общее биоразнообразие даже в высотных поясах с экстремальными условиями и как следствие сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития горных сообществ птиц и формирования горной орнитофауны в целом.

Литература

1. Воробьев К.А. Птицы Якутии. М. : Изд-во АН СССР, 1963. 336 с.
2. Куинский А.А. Орнитофауна северо-востока Азии. М. : Наука, 1988. 288 с.
3. Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики : закономерности формирования и динамики. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М., 2013. 360 с.
4. Ткаченко М.И. Путевой дневник Верхоянского Зоологического отряда Якутской экспедиции Академии наук СССР в 1927 г. // Труды Совета по изучению производительных сил. М. ; Л., 1932. Вып. 5. С. 5–81.
5. Капитонов В.И., Чернявский Ф.Б. Воробьиные птицы низовьев Лены // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1960. Вып. 3. С. 80–97.

6. Наумов С.П., Лабутин Ю.В. Материалы по авифауне Верхоянской складчатой страны // Бюллетень МОИП. Отделение биол. 1961. Т. 6 (6). С. 116–125.
7. Капшионов В.И. Орнитологические наблюдения в низовьях Лены // Орнитология. М. : Изд-во МГУ, 1962. Вып. 4, 5. С. 37–48.
8. Борисов З.З., Исаев А.П. К экологии тундряной куропатки в Центральном Верхоянье // Орнитологические проблемы Сибири. Барнаул : БГУ, 1991. С. 118–119.
9. Исаев А.П. Тетеревиные птицы Центрального Верхоянья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1994. 19 с.
10. Борисов З.З., Исаев А.П., Яковлев Ф.Г., Борисов Б.З. К состоянию охраняемых видов животных Якутии в Центральном Верхоянье // Экологические и генетические исследования в Якутии : тезисы докладов региональной конференции. Якутск, 1995. С. 15–16.
11. Борисов З.З., Исаев А.П., Яковлев Ф.Г., Борисов Б.З., Луковцев Ю.С., Гаврильев И.П. Видовой состав летнего населения птиц в горах Центрального Верхоянья // Популяционная экология животных Якутии : сборник научных трудов. Якутск : Изд-во Якутского госуниверситета, 1996. С. 80–91.
12. Борисов Б.З., Борисов З.З., Исаев А.П. Климатические особенности и население гнездящихся птиц на макроструктурах гор Центрального Верхоянья // Влияние климатических и экологических изменений на мерзлотные экосистемы : труды Третьей Международной конференции «Роль мерзлотных экосистем в глобальном изменении климата» / отв. ред. Н.Г. Соломонов. Якутск : Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2007. С. 218–224.
13. Соломонов Н.Г., Охлопков И.М., Винокуров Н.Н., Борисов З.З., Николин Е.Г. Биологическое разнообразие горных экосистем Центрального Верхоянья // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 9, № 5. С. 589–595.
14. Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 1. С. 101–121.
15. Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения // Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы / под ред. Ю.С. Равкина, Г.С. Джамирзоева и С.А. Букреева. Махачкала, 2009. С. 70–77.
16. Борисов З.З., Исаев А.П., Борисов Б.З. Распространение фауны гнездящихся птиц Верхоянского хребта // Труды ИСиЭЖ СО РАН «Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций» / отв. ред. Л.Г. Вартапетов. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 52–78.
17. Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И. Орнитофаунистическое районирование Средней и Восточной Сибири // Труды ИСиЭЖ СО РАН «Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций» / отв. ред. Л.Г. Вартапетов. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 7–28.
18. Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. Азия. М. : Мысль, 1987. 512 с.
19. Голубчиков Ю.Н. География горных и полярных стран. М. : Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
20. Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 568 с.
21. Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий». Масштаб 1 : 8 000 000. Серия карт природы для высшей школы. М. : Экспресс, 1999.
22. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае / отв. ред. А.А. Максимов. Новосибирск : Наука, 1967. С. 66–75.
23. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука, 2008. 204 с.
24. The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance. Hagemmeijer WJM, Blair MJ, editors. London : T&A D Poyser Publ., 1997. 903 p.

25. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1, вып. 2 / отв. ред. С.А. Зернов. М. ; Л. : АН СССР, 1938. 157 с.
26. Кищинский А.А. Основные элементы горных фаун Северо-Востока Сибири и Северо-Запада Америки и этапы формирования этих фаун (по данным биогеографического анализа) // Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое». Владивосток, 1976. С. 368–375.
27. Чернов Ю.И. Животный мир Субарктики и зональные факторы среды : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. : МГУ, 1976. 52 с.
28. Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М. : Мысль, 1980. 236 с.
29. Кищинский А.А. Понятие о гипоарктической и зоарктической авифаунах // VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев, 1977. С. 65–67.
30. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.
31. Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М. : Наука, 1975. С. 160–216.
32. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.
33. Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
34. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М. : Наука, 2003. 727 с.
35. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 256 с.
36. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии: Численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск : Наука, 2005. 303 с.

*Поступила 26.04.2016 г.; повторно 27.07.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.*

Авторский коллектив:

Романов Алексей Анатольевич – д-р биол. наук, профессор кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (г. Москва, Россия).
E-mail: putorana05@mail.ru

Мелихова Евгения Владимировна – аспирант кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (г. Москва, Россия).
E-mail: max-kun@yandex.ru

Шемякин Евгений Владимирович – м.н.с. лаборатории горных и субарктических экосистем института Биологических проблем криолитозоны (г. Якутск, Россия); специалист лаборатории экологии и устойчивости экосистем Севера Северо-восточного Федерального университета им. М.К. Аммосова (г. Якутск, Россия).
E-mail: shemyakine@mail.ru

Яковлев Владимир Олегович – ответственный секретарь Русского общества сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира (г. Москва, Россия).
E-mail: bird-yakovlev@yandex.ru

Romanov AA, Melikhova EV, Shemyakin EV, Yakovlev VO. Altitudinal belt differentiation of bird population in the central part of the Verkhoyansk Range (Eastern Siberia, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):128-148. doi: 10.17223/19988591/34/8 In Russian, English summary

Aleksey A. Romanov¹, Evgeniya V. Melikhova¹,
Evgeniy V. Shemyakin^{2,3}, Vladimir O. Yakovlev⁴

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

²Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation

³North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russian Federation

⁴BirdsRussia, MA Menzbir Russian Society for Bird Conservation and Studies, Moscow, Russian Federation

Altitudinal belt differentiation of bird population in the central part of the Verkhoyansk Range (Eastern Siberia, Russia)

The knowledge of ecological and geographical patterns of mountain bird fauna and population formation is considered to be one of the most vital issues of modern ornithology. The obtained data can be used in the monitoring and development of biodiversity conservation measures. In our study, we analyzed ecological patterns of the altitudinal belt differentiation of bird population in the central part of the Verkhoyansk Range.

We collected data during expeditions carried out in summer 2014 in the Nyamni river basin (64°30'N, 132°32'E) and in 2015 - on the Arkachan plateau (65°43'N, 130°10'E). We conducted studies in the regions with three distinct altitudinal belts: forest (1000 m asl), subalpine (1000-1200 m asl) and alpine (1200-1700 m asl). The survey was conducted by the method of route accounting in transects of unlimited width. We analyzed the fauna of nesting birds in terms of species belonging to the faunal complexes and the geographical-genetic groups. We determined the avifauna similarity of the compared areas and altitudinal belts by the Sørensen and Jaccard faunal commonness coefficient. We used the population similarity coefficient to identify differences in the bird population of several areas.

Our studies established that 67 species of birds nest in the surveyed areas of the Verkhoyansk Range including 62 species in the Nyamni river basin and 42 species on the Arkachan plateau. Species richness reduces with height. The avifauna basis of the three belts of both regions is formed by passerine species (44-71%). In the Nyamni river basin, groups of waders (8-25%) and birds of prey (8-13%) are also significant in each belt. The ratio of different taxonomic groups' representatives in each altitudinal belt is more unstable on the Arkachan plateau, and more similar in the Nyamni river basin. We proved that due to the large number of common species in neighboring belts, changes in bird species composition with height take place gradually. The maximum relative similarity in both areas is typical of the avifauna of forest and subalpine belts (42 (26)-67 (50)%), the minimum - the avifauna of forest and alpine belts (9 (5)-25 (14)%). The similarity of the avifauna of two areas at the level of the forest belt is 71 (55)%, the subalpine belt - 44 (28)% and the alpine belt - 52 (35)%. We noted that the proportion of species of different faunal complexes is variable within the entire vertical profile. The most significant part is taken by species of Siberian (31-61%) and widespread (25-43%) faunal complexes. In addition, we revealed that the most significant part in avifauna formation of two lower altitudinal belts belongs to species of widespread (31-41%), boreal (17-37%) and boreal-hypoarctic (17-25%) geographical-genetic groups. In the alpine belt, a group of arctic-alpine species (25-57%) also plays an important role. Thus, the nesting bird population density decreases with height. The bird population density in the forest belt ranges from 409 to 544 ind./km², in the subalpine belt - from 112 to 296 ind./km² and in the alpine belt - from 56 to 126 ind./km². The similarity of bird populations in two areas at the level of the forest belt is 50%, the subalpine belt - 20% and the alpine belt - 28%.

Funding: This work was partially supported by the Russian Scientific Foundation (Grant No 14–50–00029).

The article contains 2 Tables, 36 References.

Keywords: birds community; North Asia mountains; distribution; forest belt; subalpine belt; alpine belt; faunal complexes.

References

1. Vorob'ev KA. Ptitsy Yakutii [Birds of Yakutia]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1963. 336 p. In Russian
2. Kishchinskiy AA. Ornitofauna severo-vostoka Azii [Bird fauna of the north-east of Asia]. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 288 p. In Russian
3. Romanov AA. Bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic: Principles of development and dynamics. Moscow: Birds Russia Publ.; 2013. 360 p. In Russian.
4. Tkachenko MI. Putevoy dnevnik Verhoyanskogo Zoologicheskogo otryada Yakutskoy ekspeditsii Akademii nauk SSSR v 1927 g. [Travel diary of Verkhoyansk Zoological squad of Yakutia expedition of the Academy of Sciences of the USSR in 1927]. *Trudy Soveta po izucheniyu proizvoditel'nyh sil – Proceedings of the Council for studying productive forces.* 1932;5:5-81. In Russian
5. Kapitonov VI, Chernyavsky FB. Vorob'inye ptitsy nizov'ev Leny [Passerine birds of the Low Lena]. *Ornithologia – Ornithology.* 1960;3:80-97. In Russian
6. Naumov SP, Labutin YuV. Materialy po avifaune Verhoyanskoy skladchatoy strany [Materials for avifauna of Verkhoyansk folded country]. *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdel biologicheskoy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1961;6:116-125. In Russian
7. Kapitonov VI. Ornitologicheskie nablyudeniya v nizov'yah Leny [Bird watching in the Low Lena]. *Ornithologia – Ornithology.* 1962;4,5:37-48. In Russian
8. Borisov ZZ, Isaev AP. K ekologii tundryanoy kuropatki v Tsentral'nom Verhoyan'e [On the ecology of Rock Ptarmigan in Central Verkhoyansk region]. In: *Ornitologicheskie problemy Sibiri. Tezisy dokladov konferentsii [Ornithological problems of Siberia. Proc of the Conf.]*. Barnaul: BGU Publ.; 1991. pp. 118-119. In Russian
9. Isaev AP. Teterevinye ptitsy Tsentral'nogo Verhoyan'ya [Tetraonidae of Central Verkhoyansk region. CandSci. Dissertation, Biology]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University; 1994. 226 p. In Russian
10. Borisov ZZ, Isaev AP, Yakovlev FG, Borisov BZ. K sostoyaniyu ohranyaemykh vidov zhivotnykh Yakutii v Tsentral'nom Verhoyan'e [On the state of Yakutia protected species in Central Verkhoyansk region]. In: *Ekologicheskie i geneticheskie issledovaniya v Yakutii. Tezisy dokladov regional'noy konf. [Ecological and genetic studies in Yakutia. Proc. of the Regional Conf.]*. Yakutsk: 1995. pp.15-16. In Russian
11. Borisov ZZ, Isaev AP, Yakovlev FG, Borisov BZ, Lukovtsev YuS, Gavril'ev IP. Vidovoy sostav letnego naseleniya ptits v gorah Tsentral'nogo Verhoyan'ya [Species composition of summer population of birds in the mountains of Central Verkhoyansk region]. In: *Populyatsionnaya ekologiya zhivotnykh Yakutii [Population ecology of animals in Yakutia]*. Yakutsk: Yakutsk State University Publ.; 1996. pp. 80-91. In Russian
12. Borisov BZ, Borisov ZZ, Isaev AP. Klimaticheskie osobennosti i naselenie gnezdyashchihsya ptits na makrostrukturah gor Tsentral'nogo Verhoyan'ya [Climate peculiarities and population of nesting birds of macrostructures of Central Verkhoyansk region]. In: *Vliyaniye klimaticheskikh i ekologicheskikh izmeneniy na merzlotnye ekosistemy [The impact of climate and environmental changes on cryogenic ecosystems]*. Solomonov NG, editor. Yakutsk: Yakutsk Scientific Centre Publ.; 2007. pp. 218-224. In Russian
13. Solomonov NG, Okhlopkov IM, Borisov ZZ, Nikolin EG, Vinokurov NN. Biological Diversity of Mountainous Ecosystems of the Central Verkhoyansk Region. *Contemporary*

- Problems of Ecology*. 2002;9(5):589-596. In Russian, English Summary
14. Blinova TK, Ravkin YuS. Ornithofaunistic Zoning of Northern Eurasia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2008;15(1): 101-121. In Russian, English Summary
 15. Blinova TK, Ravkin YuS. Klassifikatsiya ptits Severnoy Evrazii po shodstvu rasprostraneniya [Classification of birds of Northern Eurasia according to similarity of their distribution]. In: *Ornitogeografiya Palearktiki: sovremennye problemy i perspektivy* [Ornithogeography of the Palearctic: current problems and prospects]. Ravkin YuS, Dzhmirzoev GS, Bukreev SA. Makhachkala: Dagestan State Pedagogical Institute; 2009. pp. 70-77. In Russian
 16. Borisov ZZ, Isaev AP, Borisov BZ. Rasprostranenie fauny gnezdyashchihsya ptits Verkhoyanskogo hrebta [Distribution of nesting bird fauna of the Verkhoyansk Range]. In: *Ptitsy Sibiri: struktura i dinamika fauny, naseleniya i populyatsiy* [Birds of Siberia: structure and dynamics of fauna and populations]. Vartapetov LG, editor. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2011. pp. 52-78. In Russian
 17. Vartapetov LG, Germogenov NI. Ornithofaunisticheskoe rayonirovanie Sredney i Vostochnoy Sibiri [Ornithofaunistic zoning of Middle and East Siberia]. In: *Ptitsy Sibiri: struktura i dinamika fauny, naseleniya i populyatsiy* [Birds of Siberia: structure and dynamics of fauna and populations]. Vartapetov LG, editor. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2011. pp. 7-28. In Russian
 18. Gvozdetkiy NA, Mikhaylov NI. Fizicheskaya geografiya SSSR. Aziya [Physical Geography of the USSR. Asia]. Moscow: Mysl' Publ.; 1987. 512 p. In Russian
 19. Golubchikov YuN. Geografiya gornyh i polyarnyh stran [Geography of mountain and polar highlands]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1996. 304 p. In Russian
 20. Kuvaev VB. Flora of subarctic mountains of Eurasia and altitudinal distribution of its species. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2006. 568 p. In Russian
 21. *Zony i tipy poynasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nyh territoriy* [Zones and types of vegetation belts of Russia and adjacent territories]. Scale 1: 8 000 000. A series of maps of the nature for higher education. Ogureeva GN, editor. Moscow: Ekor Publ.; 1999. In Russian
 22. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [On the treatment of birds of forest landscapes]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altai* [Nature of tick-borne encephalitis foci in the Altai]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 66-75. In Russian
 23. Ravkin YuS, Livanov SG. Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 204 p. In Russian
 24. The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance. Hagemmeijer WJM, Blair MJ, editors. London: T&A D Poyser Publ.; 1997. 903 p.
 25. Stegmann BK. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki [Basics of ornithogeographic division of the Palearctic]. In: *Fauna SSSR. Ptitsy* [Fauna of the USSR. Birds]. Vol. 1(2). Zernov SA, editor. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1938. 157 p. In Russian
 26. Kishchinskiy AA. Osnovnye elementy gornyh faun Severo-Vostoka Sibiri i Severo-Zapada Ameriki i etapy formirovaniya etih faun (po dannym biogeograficheskogo analiza) [The main elements of mountain faunas of the North-Eastern Siberia and the North-Western America and the stages of formation of these faunas (according to biogeographic analysis)]. In: *Beringiyskaya susha i ee znachenie dlya razvitiya golarkticheskikh flor i faun v kaynozoe*. Materialy vseyuznogo simpoziuma [Beringian land and its importance for the development of the Holarctic flora and fauna in the Cenozoic. Proc. of the All-Union Symposium]. Vladivostok: DVNTs AN SSSR; 1976. pp. 368-375. In Russian
 27. Chernov YuI. *Zhivotnyy mir Subarktiki i zonal'nye faktory sredy* [The fauna of the subarctic zone and environmental factors. DrSci. Dissertation Abstract, Biology]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1976. 52 p. In Russian

28. Chernov YuI. Zhizn' tundry [Life of tundra]. Moscow: Mysl' Publ.; 1980. 236 p. In Russian
29. Kishchinskiy AA. Ponyatie o gipoarkticheskoy i eoarkticheskoy avifaunah [The concept of hypoarctic and eoarctic avifaunas]. In: *VII Vsesoyuz. ornitol. konf.* [VII All-Union. Ornitol. Conf.]. Kiev: Naukova Dumka Publ.; 1977. pp. 65-67. In Russian
30. Pesenko YuA. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyah [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 287 p. In Russian
31. Chernov YuI. Osnovnye sinekologicheskie karakteristiki pochvennykh bespozvonochnykh i metody ih analiza [Main synecological characteristics of soil invertebrates and methods of their analysis]. In: *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* [Methods of soil-zoological research]. Gilyarova MS, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1975. pp. 160-216. In Russian
32. Chernov YuI. Ekologiya i biogeografiya. Izbrannye trudy [Ecology and Biogeography. Selected works]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2008. 580 p. In Russian
33. Naumov RL. Ptitsy v ochagah kleshchevogo entsefalita Krasnoyarskogo kraya [Birds in the foci of tick-borne encephalitis in Krasnoyarsk Kray. CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Moscow: Moscow Region State University; 1964. 19 p. In Russian
34. Stepanyan LS. Conspectus of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region). Moscow: Nauka Publ.; 2003. 727 p. In Russian
35. Koblik EA, Redkin YaA, Arkhipov VYu. Checklist of the birds of Russian Federation. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2006. 256 p. In Russian
36. Ravkin ES, Ravkin YuS. Ptitsy ravnin Severnoy Evrazii: Chislennost', raspredelenie i prostranstvennaya organizatsiya soobshchestv [Birds of Northern Eurasia plains: number, distribution and spatial organization of communities]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 303 p. In Russian

Received 26 April 2016; Revised 27 July 2016;

Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016

Author info:

Romanov Aleksey A, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biogeography, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie gory, Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: putorana05@mail.ru

Melikhova Evgeniya V, Postgraduate Student, Department of Biogeography, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie gory, Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: max-kun@yandex.ru

Shemyakin Evgeniy V, Junior Researcher, Mountain and Subarctic Ecosystems Lab, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 41 Lenin prospect, Yakutsk 677000, Russian Federation; Specialist, Laboratory of Ecology and Stability of Ecosystems North-Eastern Federal University, 58 Belinskogo Str., Yakutsk 677000, Russian Federation

E-mail: shemyakine@mail.ru

Yakovlev Vladimir O, Executive Secretary, BirdsRussia, MA Menzbir Russian Society for Bird Conservation and Studies, Moscow, Russian Federation.

E-mail: bird-yakovlev@yandex.ru

УДК 575.22; 502.4
doi: 10.17223/19988591/35/9

Э.А. Снегин, В.В. Адамова

Белгородский государственный национальный исследовательский университет
г. Белгород, Россия

**Анализ демографических и морфологических
показателей популяций адвентивного моллюска
Stenomphalia ravergiensis (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata)
в условиях юга Среднерусской возвышенности**

Рассмотрены демографические и морфологические показатели семи популяций инвазивного наземного моллюска *Stenomphalia ravergiensis* (Ferussac, 1835), обитающих в условиях юга Среднерусской возвышенности (г. Белгород). Отмечена приуроченность вида к антропогенно-измененным территориям. Установлены статистически значимые отличия ($p < 0,05$) исследуемых групп по метрическим признакам раковины, вызванные различием биотопических условий в урбанизированном ландшафте. Высокая плотность популяций (от 5 до 58 особей/м²) и наличие в них разновозрастных групп говорят о положительной динамике инвазионного процесса. Сопоставление адвентивных популяций с группой из исконного места обитания (Армения) позволило установить, что аборигенная группа отличается более округлым устьем, а также большими и стабильными значениями отношения объема раковины к площади устья, что, вероятно, является следствием стабилизирующего отбора в условиях пониженной влажности.

Ключевые слова: адвентивный вид; наземные моллюски; урбанизированный ландшафт.

Введение

Расселение видов за пределы естественного ареала вносит существенный вклад в формирование современного биоразнообразия. Локальное распространение вида на новой территории определяется преимущественно его адаптациями на популяционном уровне в сочетании с высокой уязвимостью среды к инвазиям [1–6]. Сейчас известны многочисленные примеры освоения адвентивными видами антропогенно-трансформированных биотопов, что может повлечь за собой их дальнейшую экспансию за пределами исконного ареала [7–11]. Одним из таких видов является наземный моллюск кавказского происхождения *Stenomphalia ravergiensis* (Ferussac, 1835) (в некоторых источниках вид именуется как *Harmozica ravergiensis* (Férussac, 1835) [18]), который в последнее десятилетие активно распространяется на территорию Донецкого края [12] и юг Среднерусской возвышенности [13]. При этом сегодня уже можно судить о последствиях непреднамеренной интродукции этого вида для аборигенной малакофауны. В частности, отмече-

но вытеснение им из исконных биотопов кустарниковой улитки (*Fruticicola fruticum* (Müller, 1774) [14].

Целью настоящей работы является оценка состояния адвентивных популяций *St. ravergiensis* на основе демографических и конхиометрических показателей.

Материалы и методики исследования

В начале летнего сезона (это период наибольшей активности наземных моллюсков в районе исследования) 2015 г. с целью выявления популяций адвентивных видов наземных моллюсков на юге Среднерусской возвышенности в г. Белгороде и его окрестностях обследованы территории, приуроченные к потенциальным инвазивным коридорам: обочины автотрасс Москва–Симферополь и Москва–Ростов-на-Дону, лесополосы и пустыри вблизи пунктов таможенного контроля, а также территории, прилегающие к плодоовощным рынкам, и т.д. Дополнительно обследованы естественные биоценозы (луговые, степные и лесные сообщества) (табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Пункты сбора *Stenomphalia ravergiensis* [Sites of *Stenomphalia ravergiensis* sampling]

№	Описание [Description]	Координаты [Coordinates]
1	Пойма р. Северский Донец. Заросли тополя, акации [Seversky Donets river floodplain. Poplar and acacia thickets]	50°35'52.13"N 36°36'55.03"E
2	Окрестности завода Белэнергомаш. Пустырь с рудеральной растительностью [Wasteland with ruderal plants around Belenergomash factory]	50°37'0.71"N 36°33'33.40"E
3	Территория Белгородского комбината строительных материалов (БКСМ) вблизи мелового склона [Territory of Belgorod Building Materials Plant near chalk hill]	50°36'34.62"N 36°36'33.79"E
4	Окрестности Ботанического сада БелГУ. Заросли клена, акации [Maple and acacia copse in the surroundings of BSU Botanical Garden]	50°35'39.32"N 36°33'17.07"E
5	Пойма реки Везелка вблизи частного сектора. Умеренно увлажненный участок, заросли клена, тополя, ивы [Vezjolka river floodplain close to single-storey houses. Moderately moistened area, thickets of maple, poplar and willow]	50°35'38.70"N 36°33'52.36"E
6	Открытый участок степной растительности между частным сектором и меловым карьером [Steppe area between single-storey houses and the chalk quarry]	50°37'35.90"N 36°31'1.33"E
7	Затененный участок в пойме реки Везелка вдоль железнодорожной линии. Заросли клена. В травяном ярусе – лопух, крапива, гравилат [Shady area in the Vezjolka river floodplain along the railway. Maple thickets. Herbal cover: burdock, nettle and avens]	50°35'25.00"N 36°34'3.54"E
8	Норатус (Армения). Окрестности озера Севан, опушка соснового леса, степная растительность. 1982 м над уровнем моря [Noratus (Armenia). Surroundings of Lake Sevan, edge of the pine forest, steppe vegetation. 1982 m asl.]	40°38'48.6"N 45°19'47.6"E

В ходе проведенных наблюдений в пределах г. Белгорода обнаружены семь адвентивных колоний *St. ravergensis*, обитающих в изолированных друг от друга антропогенно-измененных биотопах.

В естественных сообществах вид не обнаружен. С целью сопоставления выбрана группа моллюсков из исконного места обитания (Армения). Оценку обилия изучаемого вида проводили с помощью показателя абсолютной плотности, для определения которого применяли метод пробных площадок. На обследуемой территории выбирали относительно однородный участок, где случайным образом располагали по три пробные площадки (1 м² каждая), в пределах которых вручную собирали живых особей всех возрастных классов. Абсолютную плотность организмов на участке определяли как среднее арифметическое зарегистрированных в границах каждой пробной площадки организмов данного вида [15]. Параллельно с определением плотности популяций изучали их возрастную структуру. В соответствии с общепринятым в малакологии подходом [16] все собранные особи разделены на три размерно-возрастных класса в зависимости от числа оборотов раковины: I – до 3,5 оборота, II – больше 3,5 оборота, без отворота устья, III – со сформированным отворотом устья (данный признак указывает на то, что рост раковины прекратился).

Для конхиометрического анализа в каждом пункте делали по одной случайной выборке, состоящей из 100 половозрелых особей, относящихся к III размерно-возрастному классу. Проводили измерения морфометрических параметров и вычисляли стандартные индексы раковины (рис. 1) [17]: ширина раковины [shell width] (ШР [SW]), высота раковины [shell height] (БР [SH]), высота завитка [spire height] (ВЗ [SpH]), высота устья [aperture height] (ВУ [AH]), ширина устья [aperture width] (ШУ [AW]); рассчитывались объем раковины ($V = \text{ШР}^2 \times \text{БР} / 2$) и площадь устья ($S = 3,145 \times \text{ВУ} \times \text{ШУ} / 4$); определялись индексы $\text{БР}/\text{ШР}$, $\text{ВУ}/\text{ШУ}$, $\text{ВЗ}/\text{БР}$, V/S .

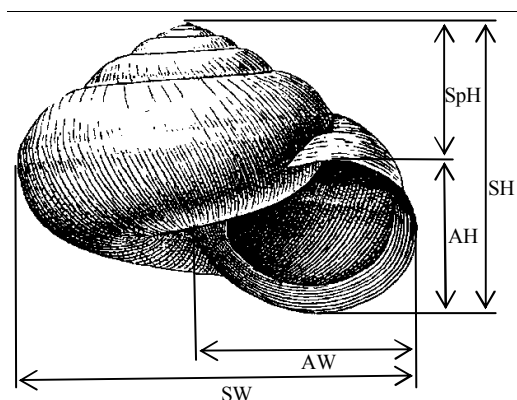


Рис. 1. Схема промеров раковины *Stenomphalia ravergensis* (расшифровка показателей в тексте)

[Fig. 1. *Stenomphalia ravergensis* shell measurement scheme: SW - Shell width, SH - Shell height, SpH - Spire height, AH - Aperture height, AW - Aperture width]

Для проверки статической значимости различий между группами применяли однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Статистическая обработка полученных данных проводилась в программе Excel и StatSoft STATISTICA 6.0 for Windows.

Результаты исследования и обсуждение

На первом этапе нами исследованы демографические показатели изучаемых популяций. Результаты анализа демографических параметров приведены в табл. 2.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Плотность популяции и частота различных размерно-возрастных классов *Stenomphalia ravergiensis*

[The population density and the frequency of different *Stenomphalia ravergiensis* size-age classes]

Пункт [Site]	Число особей на 1 м ² [Number of individuals per 1m ²]	Доли особей разных возрастных классов [Proportion of individuals of different size-age classes]		
		I	II	III
1	46	0,217	0,587	0,196
2	58	0,345	0,466	0,189
3	47	0,149	0,383	0,468
4	51	0,392	0,373	0,235
5	54	0,167	0,363	0,370
6	27	0,259	0,556	0,185
7	5	0,200	0,200	0,600
8	25	—	—	1,000

Примечание. Сборы *Stenomphalia ravergiensis* в пункте № 8 (Армения) проводились в осенний период, когда особи младших возрастных групп были неактивны.

[Note: *Stenomphalia ravergiensis* sampling in Site 8 (Armenia) was conducted in autumn, when individuals of younger age groups were inactive].

Согласно полученным данным плотность популяции *St. ravergiensis* в большинстве исследованных биотопов находится на довольно высоком уровне. Возрастная структура популяции в целом характеризуется преобладанием ювенильных форм (исключение составили только пункты № 3 и 7), что объясняется наибольшим уровнем репродуктивной активности в начале лета. Указанные значения демографических параметров характеризуют положительную динамику инвазионного процесса [19].

Значения морфометрических показателей раковин в исследуемых популяциях представлены в табл. 3. Полученные результаты демонстрируют, что в различных биотопах метрические значения варьируют, о чем свидетельствует однофакторный дисперсионный анализ, который показал статистически значимые различия параметров раковины между группами по всем используемым признакам (табл. 4). Известно, что параметры раковины наземных моллюсков могут определяться характером местообитаний.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Значения биометрических параметров раковины *Stenomphalia ravergensis*
в исследованных популяциях ($M \pm m$)
[The values of *Stenomphalia ravergensis* shell biometric
parameters in the studied populations ($M \pm m$)]

Пункт [Site]	SW	SH	SpH	AH	AW	SH/SW	AH/AW	SpH/SH	V	S	V/S
1	12,65 $\pm 0,06$	9,68 $\pm 0,05$	2,98 $\pm 0,04$	6,99 $\pm 0,03$	7,41 $\pm 0,04$	0,765 $\pm 0,003$	0,944 $\pm 0,004$	0,307 $\pm 0,003$	784,87 $\pm 10,07$	40,92 $\pm 0,40$	19,12 $\pm 0,17$
2	14,19 $\pm 0,06$	11,08 $\pm 0,08$	3,74 $\pm 0,05$	7,57 $\pm 0,04$	8,17 $\pm 0,05$	0,781 $\pm 0,005$	0,928 $\pm 0,004$	0,337 $\pm 0,003$	1130,17 $\pm 14,75$	48,90 $\pm 0,48$	23,03 $\pm 0,21$
3	14,24 $\pm 0,08$	10,81 $\pm 0,09$	3,81 $\pm 0,05$	7,43 $\pm 0,08$	8,31 $\pm 0,06$	0,759 $\pm 0,004$	0,895 $\pm 0,009$	0,352 $\pm 0,003$	1123,33 $\pm 19,65$	49,19 $\pm 0,74$	24,10 $\pm 1,66$
4	12,43 $\pm 0,05$	9,67 $\pm 0,05$	3,42 $\pm 0,04$	6,71 $\pm 0,03$	7,27 $\pm 0,04$	0,778 $\pm 0,003$	0,925 $\pm 0,004$	0,354 $\pm 0,003$	756,55 $\pm 9,28$	38,56 $\pm 0,38$	19,59 $\pm 0,17$
5	12,60 $\pm 0,06$	9,71 $\pm 0,06$	3,24 $\pm 0,04$	6,83 $\pm 0,04$	7,56 $\pm 0,04$	0,771 $\pm 0,004$	0,904 $\pm 0,004$	0,334 $\pm 0,003$	782,70 $\pm 11,06$	40,87 $\pm 0,43$	19,05 $\pm 0,15$
6	13,15 $\pm 0,07$	10,24 $\pm 0,06$	3,54 $\pm 0,03$	7,21 $\pm 0,04$	7,42 $\pm 0,05$	0,779 $\pm 0,003$	0,974 $\pm 0,005$	0,346 $\pm 0,002$	902,87 $\pm 14,34$	42,42 $\pm 0,50$	21,13 $\pm 0,19$
7	13,35 $\pm 0,07$	10,22 $\pm 0,07$	3,78 $\pm 0,05$	7,34 $\pm 0,04$	8,10 $\pm 0,05$	0,766 $\pm 0,004$	0,907 $\pm 0,005$	0,369 $\pm 0,003$	929,76 $\pm 15,02$	47,04 $\pm 0,51$	19,57 $\pm 0,18$
8	13,05 $\pm 0,06$	10,13 $\pm 0,06$	3,301 $\pm 0,04$	6,77 $\pm 0,03$	6,74 $\pm 0,05$	0,776 $\pm 0,004$	1,008 $\pm 0,006$	0,326 $\pm 0,003$	874,93 $\pm 12,01$	36,07 $\pm 0,41$	24,18 $\pm 0,19$

В этой связи наблюдаемые отличия по метрическим показателям, вероятно, являются следствием градиента биотопических условий между изучаемыми территориями. При этом особи с наиболее крупными раковинами встречаются в основном в аридных биотопах с меловыми обнажениями (пункты 2, 3). В этих же пунктах отмечено наибольшее соотношение показателей объема раковины к площади устья. В увлажненных же местах преобладают особи относительно мелких размеров (пункты 1, 5). Такое явление подтверждает положение, согласно которому у ксерофильных и ксеромезофильных видов моллюсков в засушливых биотопах отбор способствует сохранению форм с крупными раковинами и относительно мелким устьем, что позволяет накапливать и сохранять воду в теле [20].

Тем не менее для изучаемых адвентивных популяций ксеромезофильного вида *St. ravergensis* это правило не абсолютно. Например, в пунктах 6 и 7, несмотря на явный градиент увлажнения, популяции характеризуются сходными морфометрическими показателями. Данное явление, вероятно, можно объяснить тем, что изучаемые колонии имеют различный возраст, и в более молодых группах мы застаем постепенное становление фенотипического облика, отвечающего биотопическим характеристикам. Выявленная

изменчивость конхиологических параметров может служить выражением эврибионтности *St. ravergensis*, которую вид демонстрирует как на вновь освоенных территориях, так и на территориях своего исконного ареала [21]. Стоит также отметить, что по вычисленному индексу ВР/ШР выявлена наименьшая межпопуляционная дисперсия, демонстрирующая, вероятно, сохранение видоспецифичных пропорций раковин.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Результаты однофакторного дисперсионного анализа
конхиометрических параметров *Stenomphalia ravergensis*
[ANOVA results for conchological parameters of *Stenomphalia ravergensis*]**

Признак [Parameter]	Источник изменчивости [Variability source]	SS – сумма квадратов [Sum of Squares]	df – степень свободы [De- grees of freedom]	MS – средний квадрат [Mean Square]	F – значения критерия Фишера [The values of Fisher's test]	P – вероят- ность критерия Фишера [Chance of Fisher's test]
SW	Между группами [Between groups]	335,87	7	47,98	116,31	$4,43 \times 10^{-117}$
	Внутри групп [Within groups]	326,73	792	0,41		
SH	Между группами [Between groups]	193,84	7	27,69	64,02	$5,79 \times 10^{-73}$
	Внутри групп [Within groups]	342,61	792	0,43		
SpH	Между группами [Between groups]	61,62	7	8,803	51,89	$6,32 \times 10^{-61}$
	Внутри групп [Within groups]	134,35	792	0,17		
AH	Между группами [Between groups]	74,74	7	10,68	52,96	$5,06 \times 10^{-62}$
	Внутри групп [Within groups]	159,67	792	0,202		
AW	Между группами [Between groups]	266,97	7	38,14	165,35	$3,18 \times 10^{-150}$
	Внутри групп [Within groups]	182,68	792	0,23		
SH/SW	Между группами [Between groups]	0,043	7	0,006	4,34	$9,77 \times 10^{-05}$
	Внутри групп [Within groups]	1,12	792	0,001		
AH/AW	Между группами [Between groups]	1,04	7	0,15	53,19	$3,01 \times 10^{-62}$
	Внутри групп [Within groups]	2,22	792	0,003		
SpH/SH	Между группами [Between groups]	0,25	7	0,036	37,12	$4,64 \times 10^{-45}$
	Внутри групп [Within groups]	0,77	792	0,001		

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Признак [Parameter]	Источник изменчивости [Variability source]	SS – сумма квадратов [Sum of Squares]	df – степень свободы [De- grees of freedom]	MS – средний квадрат [Mean Square]	F – значения критерия Фишера [The values of Fisher's test]	P – вероят- ность критерия Фишера [Chance of Fisher's test]
V	Между группами [Between groups]	14532700,58	7	2076100,08	111,51	$1,79 \times 10^{-113}$
	Внутри групп [Within groups]	14744986,33	792	18617,41		
S	Между группами [Between groups]	16142,058	7	2306,01	94,61	$4,08 \times 10^{-100}$
	Внутри групп [Within groups]	19303,16	792	24,37		
V/S	Между группами [Between groups]	3485,81	7	497,97	13,29	$2,86 \times 10^{-16}$
	Внутри групп [Within groups]	29678,25	792	37,47		

Выборка из популяции, обитающей в окрестностях оз. Севан (пункт 8), характеризуется промежуточными значениями конхиометрических показателей и попала в один кластер с колониями из пунктов 6 и 7 (рис. 2).

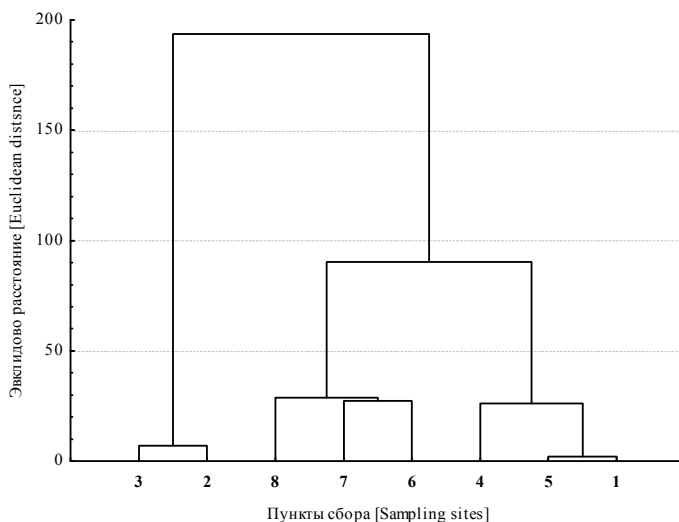


Рис. 2. Дендрограмма евклидова расстояния, вычисленного на основе сопоставления конхиологических признаков *Stenomphalia ravergiensis*
[Fig. 2. Dendrogram of the Euclidean distance based on comparing conchological parameters of *Stenomphalia ravergiensis*. On the X axis - Sampling sites; on the Y axis - The Euclidean distance]

В отличие от своих адвентивных «родственников» аборигенные улитки отличаются более округлым устьем, о чем свидетельствует отношение ВУ/ШУ (отворот устья у данного вида выражен одинаково в разных популяциях и равномерно утолщен по всему периметру). Кроме того, в этой группе отмечены довольно большие и более стабильные значения индекса V/S, которые, вероятно, являются следствием стабилизирующего отбора в условиях пониженной влажности. Для сравнения, в адвентивной колонии из пункта 3, где отмечены подобные высокие значения этого индекса, его дисперсия значительно превышает группу из Закавказья.

Заключение

Таким образом, полученные данные свидетельствуют об успешном освоении *St. ravergensis* антропогенных биотопов на территории юга Среднерусской возвышенности. Высокая плотность популяции и преобладание доли ювенильных особей в демографическом составе позволяют прогнозировать дальнейшую экспансию вида на рассматриваемой территории. Выявленная изменчивость морфометрических параметров раковины моллюсков из различных биотопов косвенно свидетельствует об относительно широкой экологической валентности указанного инвазивного вида, что может служить одной из причин его успешной интродукции в различных ландшафтах Восточной Европы.

Литература

1. Colautti R.I., MacIsaac H.J. A neutral terminology to define 'invasive' species // Diversity and Distributions. 2004. № 10. P. 135–141.
2. Hoffmann M.H., Meng S., Kosachev P.A., Terechina T.A., Silanteva M.M. Land snail faunas along an environmental gradient in the Altai mountains (Russia) // Journal of Molluscan Studies. 2011. № 77. P. 76–86.
3. Horsák M., Juříčková L., Kintrová K., Hájek O. Patterns of land snail diversity over a gradient of habitat degradation: a comparison of three Czech cities // Biodiversity and Conservation. 2009. № 18 (13). P. 3453–3466.
4. Kark S., van Rensburg B.J. Ecotones: marginal or central areas of transition? // Israel Journal of Ecology & Evolution. 2006. № 52. P. 29–53.
5. Lewin I. Occurrence of the Invasive Species *Potamopyrgus antipodarum* (Prosobranchia: Hydrobiidae) in Mining Subsidence Reservoirs in Poland in Relation to Environmental Factors // Malacologia. 2012. № 55 (1). P. 15–31.
6. Neubert M.G., Kot M., Lewis M.A. Invasion speeds in fluctuating environments // Proceedings Of The Royal Society Of London B. 2000. № 267. P. 1603–1610.
7. Сон М.О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 37–48.
8. Jerde C.L., Lewis M.A. Waiting for Invasions: A Framework for the Arrival of Nonindigenous Species // The American Naturalist. 2007. № 170. P. 1–9.
9. Peltanová A., Petrusek A., Kment P., Juříčková L. A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods // Biological Invasions. 2012. № 14 (4). P. 759–764.

10. Wang Z., Pei Y. Ecological risk resulting from invasive species: a lesson from riparian wetland rehabilitation // *Procedia Environmental Sciences*. 2012. № 13. P. 1798–1808.
11. With K.A. Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes // *Risk Analysis*. 2004. № 24. P. 803–815.
12. Сверлова Н.В. О распространении некоторых видов наземных моллюсков на территории Украины // *Ruthenica*. 2006. № 16 (1-2). С. 119–139.
13. Снегин Э.А., Присный А.В. Новые сведения о наземных моллюсках Среднерусской возвышенности // *Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки*. 2008. Т. 6, № 3(43). С. 101–105.
14. Снегин Э.А. Временная динамика генетической структуры и эффективная численность популяций *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) в условиях юга Среднерусской возвышенности // *Экология*. 2015. № 3. С. 198–205.
15. Винарский М.В., Крамаренко С.С., Лазуткина Е.А., Андреева С.И., Андреев Н.И. Статистические методы в изучении континентальных моллюсков / под ред. А.Г. Патюкова // *Статистические методы анализа в биологии и медицине*. Омск : Вариант-Омск, 2012. С. 5–95.
16. Крамаренко С.С. Некоторые методы популяционной биологии наземных моллюсков. Николаев : Волтрон, 1995. 40 с.
17. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Л. : Наука, 1978. Т. 3, вып. 6. 384 с.
18. Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine // *Malacologica Bohemoslovaca*. 2013. № 12. P. 62–69.
19. Blackburn T.M., Pysek P., Bacher S., Carlton T.J., Duncan R.P., Vojtech J., Wilson J.R.U., Richardson D.M. A proposed unified framework for biological invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2011. № 26 (7). P. 333–339.
20. Матёкин П.В. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства Enidae // *Зоологический журнал*. 1959. Т. 38, вып. 10. С. 1518–1536.
21. Кияшко П.В. Особенности высокогорной малакофауны Западного Кавказа // *Моллюски. Морфология, таксономия, биогеография и экология: сборник научных трудов по материалам Седьмого совещания по изучению моллюсков* / ред. Э.Н. Егорова, П.В. Кияшко, Б.И. Сиренко. СПб. : ЗИН РАН, 2007. С. 124–127.

Поступила в редакцию 10.03.2016 г.; повторно 08.08.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

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

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Адамова Валерия Владиславовна – аспирант кафедры экологии, физиологии и биологической эволюции Белгородского государственного национального исследовательского университета (г. Белгород, Россия).

E-mail: vla3140@yandex.ru

Snegin EA, Adamova VV. Analysis of demographic and morphological parameters of adventitious *Stenomphalia ravergensis* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):149-160. doi: 10.17223/19988591/35/9 In Russian, English summary

Eduard A. Snegin, Valeria V. Adamova

Belgorod State National Research University, Belgorod, Russian Federation

**Analysis of demographic and morphological parameters of adventitious
Stenomphalia ravergensis (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata)
populations in the south of the Central Russian Upland**

We present demographic and morphological parameters of seven populations of invasive terrestrial mollusk *Stenomphalia ravergensis* (Ferussac, 1835) from the south of the Central Russian Upland (Belgorod). A sample of snails from the native area (Armenia) was taken for comparison. The total number of measured shells was 800. We determined the absolute density of organisms at the site (using test plots 1 m² each) and their age structure. For conchometric analysis at each point, we took randomly samples of 100 mature individuals. We measured morphometric parameters and calculated the standard shell index (see Tables).

Our study indicates that anthropogenically-altered areas are prevalent for non-indigenous *St. ravergiery* population, due to the ways of invasions in combination with a high vulnerability of urban ecosystems to invasion. The analysis of variance (ANOVA) demonstrated significant divergence of the groups in biometric shell parameters that is, probably, caused by the difference in biotopic conditions in the urban landscape. We found the largest shells in arid habitats with chalk outcrops. Moreover, we registered the highest index of shell volume/aperture square here. Snails with smaller shell sizes were more common in humid habitats. This fact supports the hypothesis about the selective advantage of forms which have large shells with small aperture among xerophilic and xero-mesophilic species of terrestrial mollusks. In arid habitats these conchological parameters allow collecting and storing water in the body. However, this rule is not absolute for alien population of *St. ravergensis*: despite moisture gradient of some plots, samples had the same morphological parameters. This phenomenon may be caused by differences in the age of snail colonies, so in groups, formed recently, we observed the formation of phenotypes which are response to microclimatic conditions of the habitat. We registered the smallest interpopulation dispersion for the index of shell height to shell width, which probably suggests conservative species-specific shell proportions. The results obtained from field research demonstrated that the population was composed of different age groups and had a high level of density (5-58 of individuals per square meter), which showed positive trends of the invasion process and the successful *St. ravergensis* expansion across the studied area. The sample of the population from the native species area (surroundings of Sevan Lake, Armenia) is characterized by intermediate values of shell parameters. Comparing alien populations with the native Caucasian groups, we established both significant similarities and significant differences between them. A high level of population density and prevalence of juveniles in the age structure allows predicting further expansion of this alien species across the given territory. Variability of morphometric shell parameters from different habitats may indicate a wide ecological valence of the invasive species, which may influence successful introduction of *St. ravergensis* into new territories.

The article contains 2 Figures, 4 Tables, 21 References.

Key words: adventive species; terrestrial mollusks; urbanized landscape.

References

1. Colautti RI, MacIsaac HJ. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*. 2004;10:135-141. doi: [10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x](https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x)

2. Hoffmann MH, Meng S, Kosachev PA, Terechina TA, Silanteva MM. Land snail faunas along an environmental gradient in the Altai mountains (Russia). *Journal of Molluscan Studies*. 2011;77:76-86.
3. Horsák M, Juříčková L, Kintrová K, Hájek O. Patterns of land snail diversity over a gradient of habitat degradation: a comparison of three Czech cities. *Biodiversity and Conservation*. 2009;18(13):3453-3466. doi: [10.1007/s10531-009-9654-y](https://doi.org/10.1007/s10531-009-9654-y)
4. Kark S, van Rensburg BJ. Ecotones: marginal or central areas of transition? *Israel Journal of Ecology & Evolution*. 2006;52:29-53. doi: [10.1560/IJEE.52.1.29](https://doi.org/10.1560/IJEE.52.1.29)
5. Lewin I. Occurrence of the invasive species *Potamopyrgus antipodarum* (Prosobranchia: Hydrobiidae) in mining subsidence reservoirs in Poland in relation to environmental factors. *Malacologia*. 2012;55(1):15-31. doi: [10.4002/040.055.0102](https://doi.org/10.4002/040.055.0102)
6. Neubert MG, Kot M, Lewis MA. Invasion speeds in fluctuating environments. *Proc Biol Sci*. 2000;267(1453):1603-1610. doi: [10.1098/rspb.2000.1185](https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1185)
7. Son MO. Alien mollusks within the territory of Ukraine: Sources and directions of invasions. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2010;1:37-44. doi: [10.1134/S207511171001008X](https://doi.org/10.1134/S207511171001008X)
8. Jerde CL, Lewis MA. Waiting for invasions: a framework for the arrival of nonindigenous species. *The American Naturalist*. 2007;170(1):1-9. doi: [10.1086/518179](https://doi.org/10.1086/518179)
9. Peltanová A, Petrusek A, Kment P, Juříčková L. A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods. *Biological Invasions*. 2012;14(4):759-764. doi: [10.1007/s10530-011-0121-9](https://doi.org/10.1007/s10530-011-0121-9)
10. Wang Z, Pei Y. Ecological risk resulting from invasive species: a lesson from riparian wetland rehabilitation. *Procedia Environmental Sciences*. 2012;13:1798-1808. doi: [10.1016/j.proenv.2012.01.173](https://doi.org/10.1016/j.proenv.2012.01.173)
11. With KA. Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. *Risk Analysis*. 2004;24(4):803-815. doi: [10.1111/j.0272-4332.2004.00480.x](https://doi.org/10.1111/j.0272-4332.2004.00480.x)
12. Sverlova N.V. On the distribution of some species of land molluscs on the territory of Ukraine. *Ruthenica*. 2006;16(1-2):119-139. In Russian, English Summary
13. Snegin EA, Prisniy AV. New date on of terrestriall mollusks of Central Raussian Upland. *Belgorod State University Scientific bulletin. Natural Sciences*. 2008;3(6):101-105. In Russian
14. Snegin EA. Temporal dynamics of the genetic structure and effective size of *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland. *Russian Journal of Ecology*. 2015;46(3):260-266. doi: [10.1134/S1067413615020113](https://doi.org/10.1134/S1067413615020113)
15. Vinarskiy MV, Kramarenko SS, Lazutkina EA, Andreeva SI, Andreev NI. Statisticheskie metody v izuchenii kontinental'nyh mollyuskov [Statistical methods in the study of continental mollusks]. In: *Statisticheskie metody analiza v biologii i medicine* [Statistical analysis methods in biology and medicine]. Patyukov AG, editor. Omsk: Variant-Omsk Publ.; 2012. pp. 5-95. In Russian
16. Kramarenko SS. Nekotorye metody populyatsionnoy biologii nazemnykh mollyuskov [Some methods of population biology of terrestrial molluscs]. Nikolaev: Voltron Publ.; 1995. 40 p. In Russian
17. Shileyko AA. Nazemnye mollyuski nadsemeystva Helicoidea. Fauna SSSR. Mollyuski. [Terrestrial mollusks of Helicoidea superfamily. USSR fauna. Mollusks. New edition]. Vol. 3. Iss. 6. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 384 p. In Russian
18. Balashov IA, Kramarenko SS, Zhukov AV, Shklyaruk AN, Baidashnikov AA, Vasyliuk AV. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine. *Malacologica Bohemoslovaca*. 2013;12:62-69.
19. Blackburn TM, Pysek P, Bacher S, Carlton TJ, Duncan RP, Vojtech J, Wilson JRJ, Richardson DM. A proposed unified framework forbiological invasions. *Trends Ecol Evol*. 2011;26(7):333-339. doi: [10.1016/j.tree.2011.03.023](https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023)

20. Matekin PV. Prispособitel'naya izmenchivost' i protsess vidoobrazovaniya u sredneaziatskikh nazemnykh mollyuskov semeystva Enidae [Adaptive variability and the process of speciation in the Central Asian terrestrial mollusks of Enidae family]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1959;33(10):1518-1536. In Russian
21. Kijashko PV. Characteristic features of the high-mountainous malacofauna of the West Caucasus. In: *Mollusks. Morphology, taxonomy, phylogeny, biogeography and ecology*. The Collected articles. Seventh Conference of Study of Molluscs (Saint Petersburg, Russia, 14-17 November, 2006). Egorova EN, Kijashko PV, Sirenko BI, editors. Saint Petersburg: Russian Academy Of Science, Zoological Institute, Malacological Society Publ.; 2007. pp. 124-127. In Russian

*Received 10 March 2016; Revised 8 August 2016;
Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016*

Author info:

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

E-mail: snegin@bsu.edu.ru

Adamova Valeria V., Postgraduate, Department of Ecology, Physiology and Evolutionary Biology, Belgorod State National Research University, 85 Pobedy Str., Belgorod 308015, Russian Federation.

E-mail: vla3140@yandex.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 593.11

doi: 10.17223/19988591/35/10

И.В. Курьина, Н.В. Климова

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

Сообщества раковинных амёб (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) в болотных местообитаниях после воздействия пожаров (юг Западной Сибири)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 16-34-60057 мол_а_дк.

*Исследование направлено на анализ особенностей видовой структуры сообществ раковинных амёб в болотных местообитаниях после воздействия пожара. Объектами исследования являются выгоревшие участки верховых сосново-кустарничково-сфагновых болот в подзоне южной тайги и зоне лесостепи Западной Сибири. Проведено сравнение сообществ раковинных амёб на мертвопокровных участках и участках с восстановленным сфагновым покровом в пределах одного и того же болота. Использование индексов сходства и метода разрежения по Колеману (Cole rarefaction) выявило тенденцию обеднения видового состава сообществ раковинных амёб в биотопах, затронутых пожаром. На выгоревших участках болот наблюдается единичное появление видов раковинных амёб, характерных для мезоэвтрофных болот и для минеральных почв. Происходит изменение не только видового состава сообществ, но и в соотношениях видов между собой. Сообщества раковинных амёб в местообитаниях после воздействия пожара отличаются более высокими значениями индекса видового разнообразия Шеннона и выровненности структуры. На мертвопокровных участках выгоревших болот отмечено увеличение доли относительного обилия видов из родов *Trigonopyxis*, *Corythion*, *Trinema*.*

Ключевые слова: раковинные амёбы; пожар; рям; верховое болото.

Введение

Пожары по своей распространенности и силе воздействия являются существенным фактором, влияющим на природную среду в современных условиях. Однако влияние пожара на почвенную фауну изучено слабо и недостаточно. В последнее время наблюдается рост числа публикаций, посвященных этому вопросу [1–5]. По мнению А.С. Зайцева с соавт. [6], одной из основных причин относительно небольшого числа исследований, направленных на изу-

чение влияния последствий пожаров на почвенных обитателей, является многообразие этого явления и соответственно высокая степень вариабельности его последствий. Это осложняет возможности классификации наблюдаемых пожаров, выявление закономерностей и сравнительный анализ результатов, полученных разными авторами. Все же в ряде работ [3–5, 7] прослеживается сходная тенденция воздействия пожаров на различные группы почвенной фауны – они вызывают снижение численности и биомассы, а также отражаются на изменении видовой структуры почвенных зооценозов.

Пожары по-разному влияют на различные группы почвенных организмов. В отличие от обитателей подстилки, преимущественно мигрирующих по поверхности почвы, собственно почвенные обитатели (геобионты) оказываются в некоторой степени защищенными от воздействия пожара слоем почвы, в которой они обитают [3]. При этом некоторые почвенные беспозвоночные могут мигрировать вглубь почвы на время пожара и таким образом избегать его последствия, тогда как микроорганизмы, не способные к подобным миграциям, страдают от пожаров сильнее [7]. Раковинные амёбы – мелкие одноклеточные организмы, которые встречаются в разных типах почв. Они населяют водные пленки вокруг почвенных частиц и являются представителями почвенной нанофауны [8]. Жизненное пространство отдельных особей не превышает объема нескольких кубических сантиметров [9]. Эти простейшие не способны мигрировать вглубь почвы. В то же время раковинные амёбы являются важным и многочисленным компонентом почвенной фауны. Они играют большую роль в биологическом круговороте веществ и пищевых сетях [10, 11]. Кроме того, они являются чувствительными биоиндикаторами изменений среды, даже кратких и непродолжительных, и поэтому широко используются в палеоэкологических исследованиях и экологическом мониторинге [12]. В связи с большой практической значимостью палеоэкологических реконструкций, основанных на данных о раковинных амёбах, сохраняющихся в торфяных залежах болот, особый интерес представляет воздействие пожаров на фауну болотных почв.

Пожары на болотах отличаются от пожаров на суходолах. Кроме того, различные типы болот горят по-разному. Соответственно по-разному они и восстанавливаются после возгорания. Это зависит, с одной стороны, от интенсивности и продолжительности пожаров [7]; с другой стороны, от особенностей самого болота. В отдельных работах показано, что восстановление болот после пожара может затягиваться на долгие годы [13–15]. Особенно сильно горят сосново-кустарничково-сфагновые болота (рямы) [16–18], а также осушенные участки болот [13]. Основная опасность заключается в том, что низовой пожар на болоте легко перерастает в почвенно-торфяной пожар [13] и таким образом оказывает более сильное воздействие на почвенную фауну, чем в минеральных почвах на суходолах.

На территории Западной Сибири рямы встречаются на протяжении всей таежной зоны, однако наиболее широко представлены в южной тайге. Лесо-

степная зона является южной границей их распространения [19], и именно здесь рьямы наиболее часто подвергаются выгораниям [17, 18]. Пожары привлекают все более пристальное внимание ученых на фоне происходящих климатических изменений. В последнее время на юге Сибири пожары стали очень частым и масштабным явлением как следствие жаркой засушливой погоды в летние сезоны года [20].

Сведения о воздействии пожаров на структуру сообществ почвенных раковинных амёб немногочисленны и противоречивы. В одних исследованиях [10, 21] выявлены изменения в видовой структуре сообществ, в других [11, 22] – не обнаружено значительного влияния пожаров на комплексы этих почвенных простейших. Результаты упомянутых исследований очень сложно сопоставлять между собой, так как в перечисленных работах отличаются как пожары по силе и длительности воздействия, так и исследованные биотопы, от которых во многом зависит и структура сообществ раковинных амёб. Это дополнительно подчеркивает слабую изученность данного вопроса.

Цель нашей работы – обнаружить особенности проявления последствий пожаров в структуре сообществ раковинных амёб, населяющих болотные местообитания.

Для изучения нами выбраны объекты, находящиеся в состоянии многолетнего постепенного восстановления после выгорания. В таких болотных местообитаниях мы предполагаем выявить изменения видового состава, нарушения видовой структуры и снижение плотности населения сообществ раковинных амёб как реакцию организмов-биоиндикаторов на последствия пожара.

Материалы и методики исследования

Объектами для исследования послужили выгоревшие участки верховых сосново-кустарничково-сфагновых болот (рямов) с разной степенью нарушенности на территории лесостепи и южнотаежной подзоны Западной Сибири (табл. 1).

В лесостепной зоне болота занимают около 8% территории [19]. Среди них преобладают низинные травяные (займища) и осоково-гипновые болота. Рьямы встречаются повсеместно среди займищ, однако не достигают больших размеров. Для исследований выбран Кузнецкий рям, расположенный в Убинском районе Новосибирской области (рис. 1). Возгорания на этом болоте случались неоднократно. Это в значительной степени отразилось на растительном покрове болота [17]. Древесный ярус состоит из сосны и березы высотой 15–20 м, на деревьях видна обгоревшая и обуглившаяся кора до высоты 1,5–2 м. Кустарничковый ярус представлен преимущественно багульниковым, также встречаются кассандра, брусника, клюква. На одном из участков рьяма верхний покров мертвый и представлен оголенным торфом. Другой участок имеет разреженный мозаичный покров из сфагновых мхов

(преимущественно *Sphagnum angustifolium* и *S. fuscum*) с небольшим участием зеленых мхов (*Polytrichum strictum*, *Pleurozium schreberi*) и отличается обильным разрастанием березового подроста с примесью сосны высотой от 2 до 5 м и большим числом поваленных деревьев. В Кузнецком ряме пробы отобраны в местообитаниях с полностью выгоревшим верхним покровом болота (мертвопокровные биотопы) и на участке с более-менее восстановившимся разреженным покровом из сфагновых мхов (сфагновые биотопы) (август 2014 г.). Точные даты пожаров на этом болоте нам неизвестны. Однако, по мнению Н.П. Косых, исследовавшей различные рямы в лесостепи Западной Сибири [17, 18], последний пожар в изучаемых участках Кузнецкого ряма произошел не менее 12–15 лет назад. Сфагновые биотопы Кузнецкого ряма наиболее сходны с ненарушенными болотными местообитаниями, поэтому для сравнения с последними выборка проб в сфагновых биотопах взята с учетом элементов болотного микрорельефа: на повышениях (кочках, 5 проб), в межкочечных понижениях (4 пробы) и средних по высоте поверхностях (5 проб).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Характеристика объектов исследования
[Characteristics of the study objects]

Ландшафтно-географическая зона, подзона [Landscape-geographical zone, subzone]	Координаты [Coordinates]	Болото [Bog]	Особенности биотопов [Features of habitats]	Количество проб [Number of samples]	Время, прошедшее после пожара [Time after fire]
Лесостепь [Forest-steppe]	55°10'N, 81°19'E	Кузнецкий рям [Kuznetskii ryam]	Мертвопокровные [Dead bog surface]	10	Не менее 12–15 лет [At least 12-15 years]
			Сфагновые [Sphagnum]	14	
Южная тайга [Southern taiga]	56°52'N, 84°39'E	Темное, рям [Temnoye bog]	Мертвопокровные [Dead bog surface]	2	Не менее 10–15 лет [At least 10-15 years]
			Зеленомошные [Green moss]	3	
	56°51'N, 83°17'E	Иксинское, рям [Iksinskoye bog]	Мертвопокровные [Dead bog surface]	1	16 лет [16 years]
			Зеленомошные [Green moss]	2	

В южнотаежной подзоне Западной Сибири заболоченность территории составляет около 32% [19]. Среди болот преобладают рямы и грядово-мо-

чажинные комплексы, также широко распространены и низинные болота, представленные разнообразными растительными ассоциациями. Объектами для исследования выбраны рямы на болоте Темном и Иксинском, находящиеся в Томском и Шегарском районах Томской области соответственно (см. рис. 1, табл. 1).

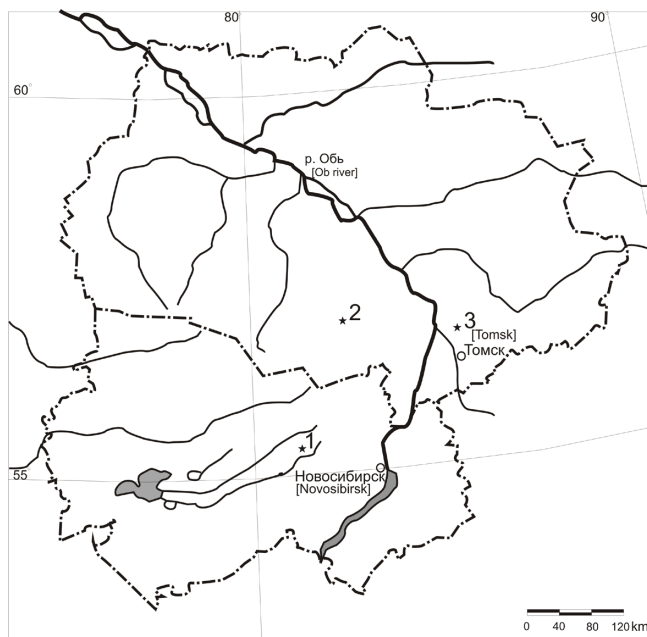


Рис. 1. Карта расположения района и объекта исследований:

1 – Кузнецкий рям; 2 – Иксинское болото; 3 – болото Темное.

Пунктиром отмечены границы Новосибирской и Томской областей

[Fig. 1. Map of the study area: 1 - Kuznetskii ryam, 2 - Iksinskoye bog, 3 - Temnoye bog. Borders of Tomsk and Novosibirsk regions marked by a dotted line]

Изучаемые участки данных болот осушены. Затем подверглись воздействию пожаров. На Иксинском болоте произошло значительное выгорание осушенного участка верхового болота в 1998 г. [23]. Возможно, затем случались повторные возгорания. Визуально гари на двух данных болотах очень похожи. Дата последнего пожара на болоте Темном нам неизвестна. Однако в целом, по нашей оценке, после пожаров на исследуемых болотах прошло не менее 10–15 лет. Древесный ярус на горевших участках обоих болот разреженный, представлен березой и сосной высотой 8–10 м с большим количеством сухостоя. Развита подрост из березы и сосны (высота 2–5 м). Кустарничковый ярус состоит преимущественно из багульника и кассандры, также встречаются голубика, клюква. Моховой покров развит мозаично, его проективное покрытие составляет около 60%. Помимо сфагновых, велико отно-

сительное обилие и зеленых мхов (в основном *Polytrichum strictum*). Пробы субстрата для анализа сообществ раковинных амёб отобраны на участках с отмершим покровом болота (мертвопокровные биотопы), представленных голым торфом, и сухими зелеными мхами (зеленомошные биотопы), в августе 2014 г. В ходе анализа полученных данных пробы, отобранные на двух болотах южной тайги, объединены в одну группу и рассматривались вместе в соответствии с различиями по типу субстрата.

В целом проанализировано 32 пробы с поверхности болот. Все исследованные биотопы являются нарушенными в результате воздействия пожара в той или иной степени. Структуру сообществ раковинных амёб на выгоревших болотах сравнивали с таковой в различных ненарушенных местообитаниях по данным других работ.

Для анализа сообществ раковинных амёб пробы сырого субстрата массой 4–5 г промывались через сито с размером ячейки 0,355 мм для отделения крупных растительных остатков. Полученные водные суспензии отстаивали для удаления излишней жидкости, затем объем суспензии доводился до 10 мл [24]. Каплю данного раствора просматривали под бинокулярным световым микроскопом при 200–400-кратном увеличении. В каждой пробе насчитывали не менее 300 экземпляров раковинок амёб. Обнаруженные виды идентифицировали при помощи определителей [25, 26]. В каждой пробе вычислялось относительное обилие видов, а также плотность населения сообществ раковинных амёб в 1 г в. с. в. (воздушно-сухого вещества субстрата).

Для сравнения видового богатства в выборках с разным количеством проб использован метод разрежения по Колеману (Cole rarefaction) [27, 28]. Сравнительный анализ видовой структуры сообществ раковинных амёб в разных пробах проведен при помощи индекса сходства Раупа–Крика и индекса Мориситы. Данные индексы используются для попарного сравнения проб, первый из них учитывает только наличие или отсутствие видов в сообществе, а второй учитывает также доли относительного обилия видов. Значимость отличий между разными выборками оценивалась при помощи непараметрического теста Манна–Уитни.

Массовую влажность субстрата определяли методом взвешивания проб в сыром виде и после высушивания до воздушно-сухого состояния. На основании разницы в массе вычисляли долю содержания влаги.

Статистическая обработка полученных данных проведена при помощи программных приложений: EstimateS 9.0.0 [29]; StatSoft STATISTICA 10.0 for Windows; PAST 1.87b.

Результаты исследования и обсуждение

Видовой состав сообществ раковинных амёб выгоревших участков верховых болот. Всего в исследованных болотных местообитаниях обнаружено 50 видов, вариететов и форм раковинных амёб (табл. 2).

В целом видовая структура сообществ раковинных амёб на выгоревших участках болот имеет много общего с таковой в естественных ненарушенных болотных местообитаниях на территории Западной Сибири. Доминируют такие же виды из родов *Assulina*, *Trinema*, характерные для кочек верховых болот [30–33]. Доминанты и основная часть видов, составляющих исследованные сообщества, являются ксерофилами, типичны для биотопов с наименьшей увлажненностью на верховых болотах (*Assulina*, *Bullinularia*, *Corythion*, *Trigonopyxis*, *Nebela tincta*). Они отражают ксероморфные условия среды. Одной из основных причин снижения влажности среды на поверхности выгоревших болот является нарушение сплошного покрова из сфагновых мхов. Разрастающиеся зеленые мхи и мертвопокровные участки отличаются более низкой влажностью по сравнению со сфагновыми мхами как среды для существования почвенных организмов.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Распределение видов раковинных амёб по относительному обилию (%) в болотных местообитаниях после воздействия пожара
[Distribution of testate amoebae species according to relative abundance (%) in bog habitats affected by wild fire]

Виды [Species]	Рямы в южной тайге [Bogs in the southern taiga]		Рям в лесостепи [Bog in the forest-steppe]	
	Биотопы [Habitats]			
	Зелено-мошные [Green moss]	Мертвопокровные [Dead bog surface]	Мертвопокровные [Dead bog surface]	Сфагновые [Sphagnum]
<i>Arcella arenaria</i> Greeff	0,04	0,30	0,41	0,02
<i>A. discoides</i> Ehrenberg			0,05	
<i>A. discoides</i> v. <i>difficilis</i> Deflandre	0,38	0,30	0,24	
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg		0,15		
<i>A. vulgaris</i> v. <i>polymorpha</i> Deflandre	0,04	0,15		0,10
<i>Archerella flavum</i> (Archer) Loeblich et Tappan	0,25			
<i>Assulina muscorum</i> Greef	14,25	5,94	1,42	17,72
<i>A. seminulum</i> (Ehrenberg) Leidy				0,23
<i>Bullinularia indica</i> v. <i>minor</i> (Penard) Deflandre			0,16	0,21
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg) Stein	0,08			
<i>C. aerophila</i> Deflandre	0,38	4,89	0,87	0,35
<i>C. constricta</i> v. <i>minima</i> Decloitre	0,46	1,43	0,22	0,02
<i>C. orbicularis</i> Deflandre				1,15
<i>C. sylvatica</i> (Deflandre) Bonnet et Thomas	2,35	1,58	0,08	0,81
<i>Corythion delamarei</i> Bonnet, Thomas	1,01	1,13	2,67	1,29
<i>C. dubium</i> Taranek	16,56	13,47	24,69	4,46
<i>C. dubium</i> v. <i>orbicularis</i> Penard	2,10	2,86	2,75	0,50
<i>C. pulchellum</i> Penard			0,24	0,02
<i>Cryptodiffugia voighti</i> Schmidt	0,13			
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre	5,38	9,56	4,76	2,36
<i>C. eurystoma</i> v. <i>parvula</i> Bonnet et Thomas	0,97	8,80	1,25	

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Виды [Species]	Рямы в южной тайге [Bogs in the southern taiga]		Рямы в лесостепи [Bog in the forest-steppe]	
	Биотопы [Habitats]			
	Зелено-мошные [Green moss]	Мертво-покровные [Dead bog surface]	Мертво-покровные [Dead bog surface]	Сфагновые [Sphagnum]
<i>C. kahli</i> Deflandre		0,38		0,06
<i>Diffugiella minuta</i> Playfair			0,27	0,19
<i>Euglypha anodonta</i> Bonnet		0,08		
<i>E. anodonta</i> v. <i>magna</i> Schoenborn	0,97	0,23	0,90	
<i>E. compressa</i> Carter		0,15		
<i>E. compressa</i> f. <i>Glabra</i> Wailes		0,60	0,14	
<i>E. rotunda</i> Wailes	4,08	3,16	1,03	8,69
<i>E. strigosa</i> (Ehrenberg) Leidy	1,01	0,15		0,04
<i>E. strigosa</i> f. <i>glabra</i> Wailes	0,46	0,23		0,06
<i>Heleopera petricola</i> v. <i>amethystea</i> Penard	0,08			
<i>Hyalosphenia papilio</i> Leidy	0,38			
<i>Nebela militaris</i> Penard	1,43	3,69	0,19	0,63
<i>N. tincta</i> (Leidy) Awerintzew	0,25	0,60		0,10
<i>Phryganella acropodia</i> v. <i>australica</i> Playfair	0,34			3,92
<i>Placocista lens</i> Penard				0,02
<i>P. spinosa</i> (Carter) Leidy		0,08		
<i>Plagiopyxis declivis</i> Thomas	1,09			
<i>P. penardi</i> Thomas	0,04	0,90		
<i>Schoenbornia humicola</i> (Schoenborn) Decloitre	3,03	1,96	4,19	0,04
<i>S. smithi</i> Beyens et Chardez	0,50	0,30	0,30	0,06
<i>Tracheleuglypha dentata</i> Deflandre	0,04			0,08
<i>Trigonopyxis arcula</i> (Leidy) Penard	0,67	0,90	12,63	0,60
<i>T. arcula</i> v. <i>major</i> Chardez	0,08	0,08	1,39	0,04
<i>T. minuta</i> Schoenborn et Peschke	2,14	2,33	32,09	1,15
<i>Trinema complanatum</i> Penard	2,65	3,39	0,65	1,63
<i>T. enchelys</i> (Ehrenberg) Leidy		0,83	0,49	3,40
<i>T. lineare</i> Penard	36,07	28,67	5,91	49,69
<i>T. lineare</i> v. <i>truncatum</i> Chardez	0,17			0,33
<i>T. penardi</i> Thomas et Chardez	0,13	0,75		

Примечание. Доли относительного обилия более 10% выделены жирным шрифтом; пустые ячейки означают отсутствие вида.

[Notes. Values more than 10% are in bold; blank cells indicate the absence of species].

Особенности видового состава раковинных амёб в разных болотных биотопах после воздействия пожара. Прослеживается приуроченность отдельных видов раковинных амёб к разным типам субстрата на выгоревших болотных участках: мертвopoкpовных, зеленомошных, сфагновых. Данные типы субстрата отражают, с одной стороны, разные стадии восстановления верхнего покрoвa болoтa пocлe пoжapa и пepечислены в пocлeдoвaтeльнocти oт нaибoлee дo нaимeнee нapyшeнныx, c дpyгoй cтopoны, oтличaютcя пo гидpoтepмичecкoмy peжимy, пepечислены cooтвeтcтвeннo oт нaибoлee cyxиx дo нaибoлee влaжныx.

Часть обнаруженных видов раковинных амёб достигает наибольшего относительного обилия в сфагновых биотопах. К ним относятся *Assulina muscorum*, *Bullinularia indica* v. *minor*, *Euglypha rotunda*, *Phryganella acropodia* v. *australica*, *Tracheleuglypha dentata*, *Trinema enchelys*, *T. lineare*, *T. lineare* v. *truncatum*. В зеленомошных биотопах относительное обилие большинства этих видов несколько ниже, в мертвопокровных биотопах достигает наименьших значений. Некоторые виды обнаружены исключительно в сфагновых биотопах (*Assulina seminulum*, *Centropyxis orbicularis*, *Placocista lens*). Перечисленные виды раковинных амёб (за исключением *Tracheleuglypha dentata*, *Trinema enchelys* и *Centropyxis orbicularis*) часто встречаются в ненарушенных олиготрофных сфагновых болотах Западной Сибири по данным предыдущих исследований [30, 33]. Данные виды являются типичными бριοбионтами и тяготеют к местообитаниям с моховым покровом [34].

Для ряда видов отмечено наибольшее относительное обилие в мертвопокровных биотопах, а в сфагновых биотопах, в большинстве случаев, наименьшее. К ним относятся *Arcella arenaria*, *Centropyxis aerophila*, *C. constricta* v. *minima*, *Diffugiella minuta*, *Nebela militaris*, *N. tinctoria*, *Plagiopyxis penardi*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema penardi*, виды из родов *Corythion*, *Cyclopyxis* и *Trigonopyxis*. Перечисленные виды отличаются низкой встречаемостью и небольшим относительным обилием в естественных ненарушенных сфагновых местообитаниях олиготрофных болот на территории Западной Сибири [30, 33]. Среди них виды *Centropyxis aerophila*, *Cyclopyxis kahli*, *C. eurystoma*, *C. eurystoma* v. *parvula*, *Plagiopyxis penardi*, *Schoenbornia humicola* более типичны для минеральных почв [25, 34–36]. Обнаружение почвенных видов корненожек связано с тем, что мертвопокровные биотопы наиболее близки по своим свойствам к минеральным почвам: высокой степени сухости субстрата и повышенному содержанию минеральных элементов. Присутствие почвенных видов *Centropyxis aerophila*, *Plagiopyxis callida*, *P. declivis*, *P. penardi* наблюдалось на выгоревших участках болот и в другом исследовании [21].

В выгоревших болотных местообитаниях обнаружено единичное присутствие видов, характерных, согласно [37–39], для мезоэвтрофных болот. Это виды: *Cyclopyxis kahli*, *Heleopera petricola* v. *amethystea*, *Tracheleuglypha dentata*, *Trinema penardi*, отличающиеся требовательностью к повышенному содержанию минеральных элементов в среде обитания. Вид *Cyclopyxis kahli* часто встречается как в минеральных почвах, так и в мезоэвтрофных болотах [34]. Очевидно, наличие перечисленных видов отражает обогащенность субстрата зольными элементами как следствие пожара.

Таким образом, видовой состав сообществ раковинных амёб в местообитаниях, подвергшихся воздействию пожара, во многом зависит от типа субстрата и может быть различным на разных этапах постпирогенной сукцессии.

Доминирующие виды раковинных амёб. В южнотаежных болотах в зеленомошных биотопах доминантами сообществ раковинных амёб являются виды-бριοбионты *Trinema lineare*, *Corythion dubium* и *Assulina muscorum*,

а в мертвопокровных биотопах – *T. lineare* и *C. dubium* (см. табл. 2), причем доли их относительного обилия несколько уменьшаются. В сфагновых биотопах Кузнецкого рьяма доминируют виды *Trinema lineare* и *Assulina muscorum*, а в мертвопокровных – *Trigonopyxis minuta* и *Corythion dubium*.

По данным исследований ненарушенных олиготрофных болот Западной Сибири [30] доли относительного обилия видов *Trigonopyxis minuta* и *Corythion dubium* в сфагновых мхах низки и не превышают 5–10%. Однако в мертвопокровных биотопах на выгоревших болотах эти виды доминируют в сообществах раковинных амёб. Для видов рода *Corythion* выявлено гораздо большее относительное обилие в болотных местообитаниях с зеленомошным субстратом в отличие от сфагновых биотопов [33]. Виды из рода *Trigonopyxis* часто встречаются в почвах с грубым растительным материалом и мхах [25, 35]. Таким образом, повышенное относительное обилие данных двух видов является маркером нарушения сфагнового покрова болота. Кроме того, мы предполагаем, что нетипичное для сфагновых местообитаний доминирование видов *Trigonopyxis minuta* и *Corythion dubium* обусловлено крайне сильной сухостью субстрата в мертвопокровных биотопах Кузнецкого рьяма. Среднее значение показателя массовой влажности для этих биотопов составило 38%, тогда как в сфагновых биотопах оно варьирует в пределах 70–90%. Мы считаем, что основной причиной различий по влажности является моховой покров в сфагновых биотопах. Он удерживает влагу за счет плотных подушек моховой дернины. Наше предположение полностью согласуется с различиями в оптимальных значениях глубины уровня болотных вод, рассчитанных методом взвешенного среднего, для отдельных видов раковинных амёб. Для видов *Trigonopyxis minuta* и *Corythion dubium* значения видовых оптимумов по уровню болотных вод выше (соответственно 26,99 и 26,68 см), чем для видов *Trinema lineare* и *Assulina muscorum* (соответственно 26,45 и 24,88 см) [30]. Это означает, что первые два вида корневожек предпочитают более дренированные условия среды, чем последние, хотя все четыре перечисленных вида относятся к группе ксерофилов.

Результаты нашего исследования хорошо согласуются с данными других работ. Так, в работе иностранных авторов [10], исследовавших верещатники в Великобритании, показано увеличение долей относительного обилия видов из родов *Trigonopyxis*, *Corythion*, *Trinema* на выгоревших участках по сравнению с негоревшими. Такая же тенденция выявлена и в исследовании Е.А. Малышевой с соавт. [21] на болотах в Мордовии, подвергшихся воздействию пожаров. О. Гарниш [40] указывает, что возрастание доли относительного обилия видов *Trigonopyxis arcuata*, *Hyalosphenia subflava*, *Phryganella* sp. характерно для мертвопокровных торфяников, рост и развитие которых остановились либо в результате сильного обсыхания, либо, возможно, значительной эвтрофикации. Вид *Hyalosphenia subflava* являлся одним из доминантов на горевших участках верещатников в Великобритании [10]. В целом данный вид часто встречается на болотах разных регионов

Северного полушария [32, 41, 42], однако он не обнаружен на олиготрофных болотах Западной Сибири [30, 33, 37]. Возможно, это обусловлено существующими географическими ограничениями в распространении этого вида. Нами обнаружен один вид из рода *Phryganella* в сфагновых и зеленомошных биотопах (см. табл. 2): немногочислен и отнесен к группе бриобионтов. Таким образом, для нашего района исследований наиболее надежными индикаторами выгоревших мертвопокровных болот являются виды *Trigonopuxis minuta* и *T. arcula*.

Сравнительный анализ сообществ раковинных амёб Кузнецкого рьяма в различных местообитаниях, подвергшихся выгоранию. Наличие проб, отобранных в Кузнецком рьяме в мертвопокровных и сфагновых биотопах, позволило нам провести сравнительный анализ сообществ раковинных амёб в пределах одного болота на участках, в разной степени подвергшихся воздействию пожара.

Список видов раковинных амёб, обнаруженных в мертвопокровных и сфагновых биотопах, имеет много общего. Это подтверждается высокими значениями индекса сходства Раупа–Крика (табл. 3). Однако значения индекса сходства Мориситы низки. Это свидетельствует о различиях в соотношениях видов раковинных амёб в двух выборках биотопов. Таким образом, в структуре сообществ раковинных амёб отражается та же тенденция, что установлена для почвенной мезофауны в лесных биотопах, подвергшихся воздействию пожаров [3]: меняется не столько видовой состав сообществ почвенных организмов, сколько соотношения видов внутри сообщества.

В Кузнецком рьяме в выборке сфагновых биотопов на всех элементах болотного микрорельефа доминируют ксерофильные виды раковинных амёб, характерные для кочек верховых болот (см. табл. 3). Хотя обычно на различных элементах микрорельефа наблюдается доминирование разных видов корненожек [31, 32, 37]. Однообразие видовой структуры сообществ раковинных амёб, даже на уровне доминантных видов, отражает повышенную степень ксероморфизации условий среды, характерную для Кузнецкого рьяма в целом. На первый взгляд, участок со сфагновыми биотопами, имеющий разреженный моховой покров, производит впечатление более-менее восстановленного после воздействия пожара. Однако выявленные особенности видового состава раковинных амёб отражают условия чрезмерной дренированности этого участка. Мы считаем, что основной причиной является обильное разрастание густого подроста из березы и сосны на болоте на данном этапе послепожарной сукцессии. Корневая система поросли молодых деревьев вытягивает значительное количество воды из болотной почвы. Итак, общая ксероморфизация среды на Кузнецком рьяме является одним из следствий пожара.

Наибольшее среднее число видов в пробе наблюдается в межкочечных понижениях, а наименьшее – в кочках (см. табл. 3), выявленные различия незначимы (тест Манна–Уиттни, $p < 0,05$).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Особенности сообществ раковинных амёб в мертвопокровных
и сфагновых биотопах Кузнецкого рьяма после воздействия пожара**
[Features of testate amoebae assemblages in dead bog surface and
sphagnum habitats of the Kuznetskii ryam after wild fire]

Показатели [Parameters]	Мертвопокров- ные биотопы [Dead bog surface habitats]	Сфагновые биотопы [Sphagnum habitats]		
		Кочки [Hummocks]	Средние поверхности [Middle level of bog surface]	Межкочечные понижения [Decreases between hummocks]
Индекс сходства Раупа–Крика* [Raup-Crick similarity index*]	—	$0,87 \pm 0,14$	$0,72 \pm 0,24$	$0,53 \pm 0,29$
Индекс сходства Мориситы* [Morisita similarity index*]	—	$0,13 \pm 0,10$	$0,21 \pm 0,13$	$0,17 \pm 0,12$
Число видов в 1 пробе [Number of species per sample]	13 ± 4	8 ± 2	14 ± 3	16 ± 2
Индекс Шеннона [Shannon index]	$1,64 \pm 0,51$	$1,11 \pm 0,37$	$1,55 \pm 0,31$	$1,49 \pm 0,29$
Выровненность структуры [Equitability]	$0,63 \pm 0,13$	$0,53 \pm 0,12$	$0,60 \pm 0,11$	$0,54 \pm 0,12$
Доминанты [Dominant species]	<i>Corythion dubium, Trigonopyxis minuta</i>	<i>Trinema lineare, Assulina muscorum, Euglypha rotunda, Phryganella acropodia v. australica</i>	<i>Trinema lineare, Assulina muscorum, Euglypha rotunda</i>	<i>Trinema lineare, Assulina muscorum</i>
Плотность населения, тыс. экз./г в.с.в. [Population density, thousand. ind. / g of air dry substrate]	100 ± 45	70 ± 50	180 ± 125	240 ± 70

* Показаны значения индексов сходства, полученные при попарном сравнении проб из выборки сфагновых биотопов с пробами из выборки мертвопокровных биотопов; данные представлены в виде среднего арифметического и стандартного отклонения.

[* Shows similarity index values obtained in pairwise comparison of samples from the sphagnum habitats series and samples from the dead bog surface habitat series. The data are present as arithmetic mean and standard deviation].

Скорее всего, это связано с повышенной влажностью межкочечных понижений. В условиях общей сухости данного болота они становятся наиболее благоприятными биотопами для обитания большего числа видов раковинных амёб.

Проведено сравнение видового богатства сообществ раковинных амёб в выборках мертвopoкpовных и сфагновых биотопов Кузнецкого рьяма. Так как размер этих выборок неодинаков, то для стандартизации их объема использован метод разрежения по Колеману (Cole rarefaction). Расчет ожидаемого числа видов для выборки объемом 10 проб показал (рис. 2), что видовое богатство мертвopoкpовных биотопов ниже, чем сфагновых. Об обеднении видового состава сообществ раковинных амёб на мертвopoкpовном участке рьяма также свидетельствует максимальное значение индекса сходства Раупа–Крика ($0,94 \pm 0,11$, получено как среднее значение индекса в процессе попарного сравнения видового состава сообществ раковинных амёб в мертвopoкpовных биотопах между собой), тогда как для выборки сфагновых биотопов оно оказалось меньше ($0,83 \pm 0,16$), что указывает на большее видовое богатство последних. По нашему мнению, наблюдаемая тенденция увеличения видового богатства раковинных амёб в сфагновых биотопах, в отличие от мертвopoкpовных, отражает более полное восстановление связей между отдельными компонентами экосистемы, нарушенных воздействием пожара.

Видовая структура сообществ раковинных амёб в мертвopoкpовных биотопах Кузнецкого рьяма отличается от таковой в сфагновых. Сообщества раковинных амёб мертвopoкpовных биотопов характеризуются более высокими значениями показателей индекса видового разнообразия Шеннона и выровненности структуры (см. табл. 3). Однако проверка при помощи теста Манна–Уитни показала отсутствие значимых отличий ($p < 0,05$). По нашему мнению, более высокие значения показателей в мертвopoкpовных биотопах обусловлены, прежде всего, тем, что в них доминантный комплекс раковинных амёб включает несколько видов-содоминантов в каждой отдельно взятой пробе, а в сфагновых биотопах – доминант преимущественно один. Содоминирование разных видов раковинных амёб, выявленное для мертвopoкpовных биотопов, возможно, отражает неустойчивость структуры сообщества раковинных амёб, формирующегося на промежуточной стадии постпирогенной сукцессии, либо является следствием переменности условий среды, которые оказываются благоприятными для оптимального развития и соответственно наибольшего относительного обилия нескольких разных видов корненожек.

По видовому составу сообщества раковинных амёб в мертвopoкpовных биотопах на Кузнецком рьяме наиболее сходны с сообществами кочек (значения индекса Раупа–Крика, см. табл. 3). А по соотношению видов (индекс Мориситы, см. табл. 3) сходство практически отсутствует, так как значения этого индекса очень низки. Эти результаты дополнительно подчеркивают существование различий в видовой структуре сообществ раковинных амёб в мертвopoкpовных и сфагновых биотопах Кузнецкого рьяма. Данные различия преимущественно связаны с соотношениями отдельных видов в сообществе раковинных амёб.

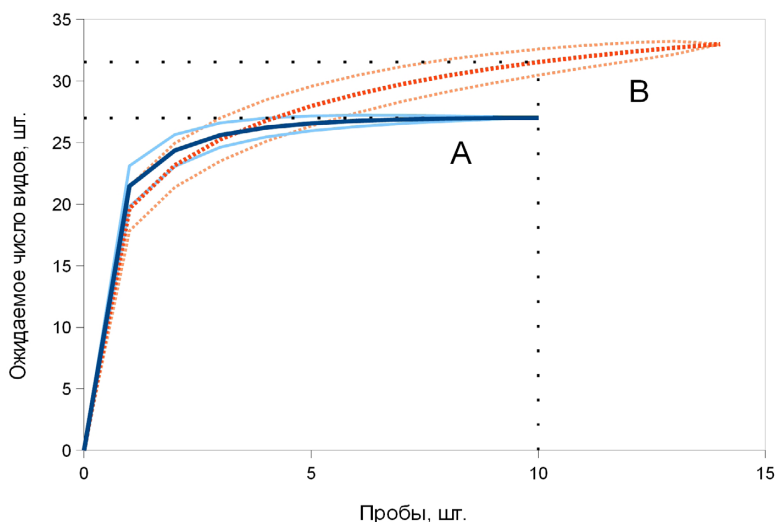


Рис. 2. Расчет видового богатства сообществ раковинных амёб в разных выборках проб на Кузнецком ряме при помощи метода разрежения по Колеману (Cole rarefaction): *A* – мертвopoкpовные биотопы, *B* – сфагновые биотопы. Бледными линиями того же цвета отмечены стандартные отклонения полученных значений [Fig. 2. Calculation of species richness of testate amoebae assemblages in different series of samples at the Kuznetskii ryam using the method of Coleman rarefaction: *A* - Dead bog surface habitats, *B* - Sphagnum habitats. Light lines of the same color indicate the standard deviation of the values obtained. On the X axis - Samples; on the Y axes - Expected species richness]

Плотность населения раковинных амёб в биотопах Кузнецкого рьяма сильно варьировала (см. табл. 3). Среднее значение этого показателя оказалось ниже в мертвopoкpовных биотопах по сравнению со сфагновыми. Однако проверка при помощи теста Манна–Уиттни показала отсутствие значимых отличий ($p < 0,05$). Причем в выборке сфагновых биотопов плотность населения наименьшая на кочках, а в межкочечных понижениях – наибольшая (см. табл. 3). Приведенные значения сопоставимы со средними значениями плотности населения сообществ раковинных амёб в ненарушенных местообитаниях на олиготрофных болотах Западной Сибири по данным других исследований [33]. По-видимому, за время, прошедшее после пожара (не менее 12–15 лет), плотность населения раковинных амёб в мертвopoкpовных и сфагновых биотопах Кузнецкого рьяма могла восстановиться до нормальных значений, характерных для болотных местообитаний со сфагновым покровом.

Заключение

Исследование сообществ раковинных амёб на выгоревших участках верховых болот показало, что в болотных местообитаниях после воздействия

пожара происходит обеднение видового состава сообществ. Наблюдается единичное появление видов раковинных амёб, характерных для мезозвтрофных болот и для минеральных почв. Изменяется не только видовой состав сообществ раковинных амёб, но и соотношения между отдельными видами по относительному обилию. Сообщества горевших биотопов отличаются более высокими значениями показателей индекса видового разнообразия Шеннона и выровненности структуры. Отмечено возрастание относительного обилия отдельных видов из родов *Trigonopyxis*, *Corythion*, *Trinema* на мертвопокровных участках выгоревших торфяников.

Литература

1. Gongalsky K.B., Persson T. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // Soil biology and biochemistry. 2013. Vol. 57. P. 182–191.
2. Ахметьева Н.П., Белова С.Э., Джамалов Р.Г., Куличевская И.С., Лапина Е.Е., Михайлова А.В. Естественное восстановление болот после пожаров // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, № 4. С. 343–354.
3. Гонгальский К.Б. Лесные пожары и почвенная фауна. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 169 с.
4. Андриевский В.С., Якутин М.В. Пирогенная трансформация компонентов деструкционного блока северотаежных почв Западной Сибири на примере почвенных панцирных клещей (Oribatida) и микроорганизмов // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14, № 5. С. 468–474.
5. Данилова О.В., Белова С.Э., Куличевская И.С., Дедыш С.Н. Снижение активности и изменение структуры метанотрофного сообщества верхового болота в результате пожара // Микробиология. 2015. Т. 84, № 5. С. 546–552.
6. Zaitsev A.S., Gongalsky K.B., Malmstroem A., Persson T., Bengtsson J. Why are forest fires generally neglected in soil fauna research? A mini-review // Applied soil ecology. 2016. № 98. P. 261–271.
7. Certini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review // Oecologia. 2005. № 143. P. 1–10.
8. Количественные методы в почвенной зоологии / отв. ред. М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова. М. : Наука, 1987. 288 с.
9. Бобров А.А. К понятию микроареала у почвенных раковинных амёб (Protozoa: Testacea) // Известия РАН. Серия биологическая. 2003. № 1. С. 101–109.
10. Turner T.E., Swindles G.T. Ecology of testate amoebae in moorland with a complex fire history: implications for ecosystem monitoring and sustainable land management // Protist. 2012. Vol. 163. P. 844–855.
11. Wanner M. Immediate effects of prescribed burning on terrestrial testate amoebae in a continental Calluna heathland // Ecological Engineering. 2012. Vol. 42. P. 101–106.
12. Mitchell E.A.D., Charman D.J., Warner B.G. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future // Biodivers Conserv. 2008. № 17. P. 2115–2137.
13. Вомперский С.Э., Глухова Т.В., Смагина М.В., Ковалев А.Г. Условия и последствия пожаров в сосняках на осушенных болотах // Лесоведение. 2007. № 6. С. 35–44.
14. Копотева Т.А., Кунцова В.А. Влияние пожаров на функционирование фитоценозов торфяных болот Среднеамериканской низменности // Экология. 2016. № 1. С. 14–21.

15. Kuceroва А., Rectoris L., Stechova T., Bastl M. Disturbances on a wooded raised bog – how windthrow, bark beetle and fire affect vegetation and soil water quality? // *Folia Geobot.* 2008. № 43. P. 49–67.
16. Ефремова Т.Т., Ефремов С.П. Торфяные пожары как экологический фактор развития лесоболотных экосистем // *Экология.* 1994. № 5. С. 27–34.
17. Наумов А.В., Косых Н.П., Паришина Е.К., Артымук С.Ю. Верховые болота лесостепной зоны, их состояние и мониторинг // *Сибирский экологический журнал.* 2009. № 2. С. 251–259.
18. Валуцкий В.И. Растительность лесостепных рямов в Восточной Барабе // *Turczaninowia.* 2011. № 14(1). С. 109–119.
19. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / О.Л. Лисс [и др.]; отв. ред. В.Б. Куваев. Тула : Гриф и К, 2001. 584 с.
20. Мохов И.И., Чернокульский А.В. Региональные модельные оценки риска лесных пожаров в азиатской части России при изменениях климата // *География и природные ресурсы.* 2010. № 2. С. 120–126.
21. Малышева Е.А., Цыганов А.Н., Бабешко К.В., Новенко Е.Ю., Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообществ сфагнобионтных раковинных амёб в болотных экосистемах Мордовского государственного природного заповедника // *Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича.* 2014. Вып. 12. С. 330–336.
22. Wanner M., Xylander W.E.R. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (Testate amoebae) – a study on an active military training area in eastern Germany // *Ecol. Engineer.* 2003. Vol. 20. P. 113–119.
23. Базанов В.А., Егоров Б.А., Лъготин В.А., Скугарев А.А. Современная пространственная динамика Большого Васюганского болота (на примере междуречья рек Икса-Шегарка) // *Большое Васюганское болото. Современное состояние и процессы развития* / под ред. М.В. Кабанова. Томск : Изд-во ИОА СО РАН, 2002. С. 190–196.
24. Мазей Ю.А., Блинохватова Ю.В., Ембулаева Е.А. Особенности микропространственного распределения почвообитающих раковинных амёб в лесах Среднего Поволжья // *Аридные экосистемы.* 2011. Т. 17, № 46. С. 37–46.
25. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Практическое руководство по идентификации почвенных тестаций. М. : Изд-во Московского университета, 1985. 84 с.
26. Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 300 с.
27. Magurran A.E. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
28. Cazzolla Gatti R. Biodiversita, in teoria e in pratica. Libreria Universitaria Edizioni, 2014. 358 p.
29. Colwell R. K. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. 2013. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
30. Курьина И.В. Экология раковинных амёб олиготрофных болот южной тайги Западной Сибири как индикаторов водного режима // *Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского.* 2011. № 25. С. 368–375.
31. Бобров А.А., Чармен Д., Уорнер Б. Экология раковинных амёб олиготрофных болот (особенности экологии политипических и полиморфных видов) // *Известия РАН. Серия биологическая.* 2002. № 6. С. 738–751.
32. Heal O.W. The distribution of testate amoeba (Rhizopoda: Testacea) in some fens and bogs in Northern England // *J. Linn. Soc. Zool.* 1961. Vol. 44. P. 369–382.
33. Курьина И.В. Раковинные амёбы олиготрофных болот Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2012. 204 с.

34. Chardez D. Ecologie generale des Thecamoebiens // Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherche de Gembloux. 1965. Vol. 33. P. 307–341.
35. Корганова Г.А. Структура сообществ раковинных амёб (Protozoa, Testacea) в разных средах обитания и адаптивные особенности почвенных форм // Известия РАН. Серия биологическая. 1991. № 3. С. 410–420.
36. Булатова У.А. Фауна и экология раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) сосновых лесов Томской и Кемеровской областей // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 2 (10). С. 58–67.
37. Курьина И.В., Преис Ю.И., Бобров А.А. Раковинные амёбы болотных местообитаний средней тайги Западной Сибири // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 4. С. 423–429.
38. Opravilova V., Hajek M. The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: a case study from the Western Carpathians // Acta protozoologica. 2006. Vol. 45. P. 191–204.
39. Lamentowicz L., Gabka M., Rusinska A., Sobczynski T., Owsianny P.M., Lamentowicz M. Testate amoeba (Arcellinida, Euglyphida) ecology along a poor-rich gradient in fens of Western Poland // Internat. Rev. Hydrobiol. 2011. Vol. 96, № 4. P. 356–380.
40. Harnisch O. Rhizopodenanalyse der Moore // Biologisches Zentralblatt. 1948. № 67. S. 551–562.
41. Booth R.K. Testate amoebae as paleoindicators of surface-moisture changes on Michigan peatlands: modern ecology and hydrological calibration // Journal of Paleolimnology. 2002. № 28. P. 329–348.
42. Woodland W.A., Charman D.J., Sims P.C. Quantitative estimates of water tables and soil moisture in Holocene peatlands from testate amoebae // The Holocene. 1998. № 8. P. 261–273.

Поступила в редакцию 17.05.2016 г.; повторно 04.08.2016 г.;
принята 17.08.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.

Авторский коллектив:

Курьина Ирина Владимировна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru

Климова Нина Владимировна – м.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск).

E-mail: klimnin@sibmail.com

Kurina IV, Klimova NV. Testate amoebae assemblages (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) in bog habitats after effects of wild fires (south of Western Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):161-181. doi: 10.17223/19988591/35/10 In Russian, English summary

Irina V. Kurina, Nina V. Klimova

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

**Testate amoebae assemblages (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea)
in bog habitats after effects of wild fires (south of Western Siberia)**

Testate amoebae are numerous and crucial components of soil fauna. They are involved in food webs and play an important role in the biological cycle of substances.

Testate amoebae are sensitive bioindicators of environmental change, even a brief and short one. The aim of our research was to analyze the features of the species structure of testate amoebae assemblages in bog habitats after severe wild fire exposure.

The study objects were some burnt areas of pine-shrub-sphagnum bogs in the southern taiga subzone (Temnoye and Iksinskoye bogs) and the forest-steppe zone (Kuznetskii ryam) of Western Siberia (Figure 1, Table 1). At least 10 years have passed since the fire in the studied bogs, but the upper bog vegetation cover has not yet recovered to the previous condition. To analyze testate amoebae assemblages, we collected 32 samples of substrate from the bogs' surface. We washed samples of raw substrate weighing 4-5 g through the sieve (cell size of 0,355 mm) and put them aside for removing excess water. The resulting water suspensions were viewed under a microscope. We analyzed no less than 300 amoeba's tests in each sample and identified species composition and relative abundances. Also, we determined the density of testate amoebae assemblages in 1 g of air-dry substrate.

On the whole, we revealed 50 testate amoebae taxa. The dominant species are *Trinema lineare*, *Assulina muscorum*, *Trigonopyxis minuta* and *Corythion dubium*. Species composition of testate amoebae assemblages varied in the studied burnt areas in different habitats: sphagnum, green moss and habitats with dead bog surface. Relative abundances of sphagnophilic species increased in moss habitats. In the burned areas of bogs, we observed a single occurrence of testate amoebae species, which are typical of minerotrophic fens (*Cyclopyxis kahli*, *Heleopera petricola* v. *amethystea*, *Tracheleuglypha dentata*, *Trinema penardi*) and mineral soils (*Centropyxis aerophila*, *Cyclopyxis kahli*, *C. eurystoma*, *C. eurystoma* v. *parvula*, *Plagiopyxis penardi*, *Schoenbornia humicola*). The species *Cyclopyxis kahli* is common both for fens and mineral soils. Testate amoebae assemblages in bog habitats after wild fire exposure are characterized by higher values of the Shannon diversity index and equitability. An increase in the relative abundance of species of the genera *Trigonopyxis*, *Corythion*, *Trinema* was observed in burnt areas of the studied bogs. The results obtained in our study are in good agreement with those of other authors who have studied the assemblage structure of testate amoebae in the mires and moorlands exposed to wild fire. A comparison of testate amoebae assemblages is made on the burned areas (severely disturbed habitats with dead bog surface) and areas with restored sphagnum cover (sphagnum habitats) within the same bog. Using the similarity indexes (Raup-Crick, Morisita) and the method of Coleman rarefaction we showed that species composition of testate amoebae assemblages is depleted in the disturbed habitats in contrast to the sphagnum habitats. We revealed changes not only in species composition, but also in relative abundance of species in assemblages. There was no significant reduction in the population density of testate amoebae on the disturbed habitats in comparison to sphagnum habitats.

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-34-60057 mol_a_dk).

The article contains 2 Figures, 3 Tables, 42 References.

Key words: testate amoebae; wild fire; bog; oligotrophic mire; peatland.

References

1. Gongalsky KB, Persson T. Recovery of soil macrofayna after wildfires in boreal forests. *Soil Biology and Biochemistry*. 2013;57:182-191. doi: [10.1016/j.soilbio.2012.07.005](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.07.005)

2. Akmet'eva NP, Belova SE, Dzhamalov RG, Kulichevskaya IS, Lapina EE, Mikhailova AV. Natural post-fire bog recovery. *Water Resources*. 2014;41(4):353-363. doi: [10.1134/S0097807814040022](https://doi.org/10.1134/S0097807814040022)
3. Gongalsky KB. Lesnye pozhary i pochvennaya fauna [Forest fires and soil fauna]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2014. 169 p. In Russian
4. Andrievskii VS, Yakutin MV. Pyrogenic transformation of destruction block components in soils of the northern-taiga ecosystem of Western Siberia, with particular reference to Oribatida and microorganisms. *Euroasian Entomological Journal*. 2015;14(5):468-474. In Russian, English summary
5. Danilova OV, Belova SE, Kulichevskaya IS, Dedysh SN. Decline of activity and shifts in the methanotrophic community structure of an ombrotrophic peat bog after wildfire. *Microbiology*. 2015;84(5):624-629. doi: [10.1134/S0026261715050045](https://doi.org/10.1134/S0026261715050045)
6. Zaitsev AS, Gongalsky KB, Malmstroem A, Persson T, Bengtsson J. Why are forest fires generally neglected in soil fauna research? A mini-review. *Applied Soil Ecology*. 2016;98:261-271. doi: [10.1016/j.apsoil.2015.10.012](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.10.012)
7. Certini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*. 2005;143(1):1-10. doi: [10.1007/s00442-004-1788-8](https://doi.org/10.1007/s00442-004-1788-8)
8. Kolichevskiy metody v pochvennoy zoologii [Quantitative Methods in Soil Zoology]. Gilyarov MS, Striganova BR, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1987. 288 p. In Russian
9. Bobrov AA. On the notion of microrange of soil testaceans. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. 2003;30(1):87-94. doi: [10.1023/A:1022027913471](https://doi.org/10.1023/A:1022027913471)
10. Turner TE, Swindles GT. Ecology of testate amoebae in moorland with a complex fire history: implications for ecosystem monitoring and sustainable land management. *Protist*. 2012;163(6):844-855. doi: [10.1016/j.protis.2012.02.001](https://doi.org/10.1016/j.protis.2012.02.001)
11. Wanner M. Immediate effects of prescribed burning on terrestrial testate amoebae in a continental Calluna heathland. *Ecological Engineering*. 2012;42:101-106. doi: [10.1016/j.ecoleng.2012.01.015](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.01.015)
12. Mitchell EAD, Charman DJ, Warner BG. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodivers Conserv*. 2008;17:2115-2137. doi: [10.1007/s10531-007-9221-3](https://doi.org/10.1007/s10531-007-9221-3)
13. Vomperskii SE, Glukhova TV, Smagina MV, Kovalev AG. Usloviya i posledstviya pozharov v sosnyakh na osushennykh bolotakh [The conditions and consequences of fires in pine forests on drained bogs]. *Lesovedenie – Russian Journal of Forest Science*. 2007;6:35-44. In Russian
14. Kopoteva TA, Kuptsova VA. Effect of fires on the functioning of phytocenoses of peat bogs in the Middle-Amur lowland. *Russian Journal of Ecology*. 2016;47(1):11-18. doi: [10.1134/S1067413615060089](https://doi.org/10.1134/S1067413615060089)
15. Kucerova A, Rectoris L, Stechova T, Bastl M. Disturbances on a wooded raised bog - how windthrow, bark beetle and fire affect vegetation and soil water quality? *Folia Geobot*. 2008;43:49-67. doi: [10.1007/s12224-008-9006-9](https://doi.org/10.1007/s12224-008-9006-9)
16. Efremova TT, Efremov SP. Torfyanye pozhary kak ekologicheskiy faktor razvitiya lesobolotnykh ekosistem [Peat fires as an environmental factor in the development of forest-wetland ecosystems]. *Ekologiya – Russian Journal of Ecology*. 1994;5:27-34. In Russian
17. Naumov AV, Kosykh NP, Parshina EK, Artymuk SY. Raised bogs of the forest-steppe zone, their state and monitoring. *Contemporary Problems of Ecology*. 2009;2(6):671-677. doi: [10.1134/S1995425509060290](https://doi.org/10.1134/S1995425509060290)
18. Valutskiy VI. Vegetation of forest-steppe rams in the eastern part of Baraba. *Turczaninowia*. 2011;14(1):109-119. In Russian
19. Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie [Mire systems of Western Siberia and their conservation value]. Kuvaev VB, editor. Tula: Grif i K Publ.; 2001. 584 p. In Russian

20. Mokhov II, Chernokulsky AV. Regional model assessment of forest fire risks in the asian part of Russia under climate change. *Geography and Natural Resources*. 2010;31(2):165-169. doi: [10.1016/j.gnr.2010.06.012](https://doi.org/10.1016/j.gnr.2010.06.012)
21. Malysheva EA, Tsyganov AN, Babeshko KV, Novenko EYu, Mazey YuA. Vidovoy sostav i struktura soobshchestv sfagnobiontnykh rakovinnnykh ameb v bolotnykh ekosistemakh Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Species composition and community structure of testate amoebae inhabiting sphagnum in mire ecosystems of Mordovian State Nature Reserve]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika im. PG Smidovicha* [Proceedings of PG Smidovich Mordovian State Nature Reserve]. Rychin AB, main editor. Saransk, Pushta: 2014;12:330-336. In Russian
22. Wanner M, Xylander WER. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (Testate amoebae) – a study on an active military training area in eastern Germany. *Ecol. Engineer*. 2003;20:113-119. doi: [10.1016/S0925-8574\(02\)00124-6](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(02)00124-6)
23. Bazanov VA, Egorov BA, L'gotin VA, Skugarev AA. Sovremennaya prostranstvennaya dinamika Bol'shogo Vasyuganskogo bolota (na primere mezhdurech'ya rek Iksa-Shegarka [Modern spatial dynamics of the Great Vasyugan Mire (the case of the Iksa- Shegarka interfluvium)]. In: *Bol'shoe Vasyuganskoe boloto. Sovremennoe sostoyanie i protsessy razvitiya* [The great Vasyugan Mire. Current status and development processes]. Kabanov MV, editor. Tomsk: VE Zuev Institute of Atmospheric Optics SB RAN; 2002. pp. 190-196. In Russian
24. Mazei YuA, Blinokhvatova YuV, Embulaeva EA. Specific features of the microspatial distribution of soil testate amoebae in the forests of the Middle Volga region. *Arid Ecosystems*. 2011;1(1):46-52. doi: [10.1134/S2079096111010069](https://doi.org/10.1134/S2079096111010069)
25. Gel'tser YuG, Korganova GA, Alekseev DA. Prakticheskoe rukovodstvo po identifikatsii pochvennykh testatsiy [Practical guidance on the identification of soil testaceans]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1985. 84 p. In Russian
26. Mazei YuA, Tsyganov AN. Presnovodnye rakovinnnye ameby [Freshwater Testate Amoebae]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2006. 300 p. In Russian
27. Magurran AE. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publ.; 2004. 256 p.
28. Cazzolla Gatti R. Biodiversita, in teoria e in pratica. Libreria Universitaria Edizioni; 2014. 358 p. In Italian
29. Colwell RK. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. 2013. [Electronic resource]. Available at: <http://purl.oclc.org/estimates> (accessed 10.05.2016).
30. Kurina IV. Ecology of testate amoebae as hydrological regime indicators in oligotrophic peatlands in the southern taiga of Western Siberia. *Izvestiya Penzenskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta imeni VG Belinskogo*. 2011;25:368-375. In Russian, English summary
31. Bobrov AA, Charman DJ, Warner BG. Ecology of testate amoebae from oligotrophic peatlands: specific features of polytypic and polymorphic species. *Biology Bulletin*. 2002;29(6):605-617. doi: [10.1023/A:1021732412503](https://doi.org/10.1023/A:1021732412503)
32. Heal OW. The distribution of testate amoeba (Rhizopoda: Testacea) in some fens and bogs in Northern England. *J. Linn. Soc. Zool*. 1961;44:369-382.
33. Kurina IV. *Rakovinnnye ameby oligotrofnykh bolot Zapadnoy Sibiri* [Testate amoebae in oligotrophic peatlands of Western Siberia. CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 2012. 204 p. In Russian
34. Chardez D. Ecologie generale des Thecamoebiens. *Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherche de Gembloux*. 1965;33:307-341. In French
35. Korganova GA. Struktura soobshchestv rakovinnnykh ameb (Protozoa, Testacea) v raznykh sredakh obitaniya i adaptivnye osobennosti pochvennykh form [The structure of the testate amoebae communities (Protozoa, Testacea) in different habitats and adaptive features

- of soil forms]. *Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk. Seriya Biologicheskaya – Biology Bulletin*. 1991;3:410-420. In Russian
36. Bulatova UA. Fauna and ecology of Testacea from pine forests of Tomsk and Kemerovo regions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2010;2(10):58-67. In Russian, English summary
 37. Kurina IV, Preis YuI, Bobrov AA. Testate amoebae inhabiting middle taiga bogs in Western Siberia. *Biology Bulletin*. 2010;37(4):357-362. doi: [10.1134/S1062359010040059](https://doi.org/10.1134/S1062359010040059)
 38. Opravilova V, Hajek M. The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: a case study from the Western Carpathians. *Acta protozoologica*. 2006;45:191-204.
 39. Lamentowicz L, Gabka M, Rusinska A, Sobczynski T, Owsianny PM, Lamentowicz M. Testate amoeba (Arcellinida, Euglyphida) ecology along a poor-rich gradient in fens of Western Poland. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 2011;96(4):356-380. doi: [10.1002/iroh.201111357](https://doi.org/10.1002/iroh.201111357)
 40. Harnisch O. Rhizopodenanalyse der Moore. *Biologisches Zentralblatt*. 1948;67:551-562. In German
 41. Booth RK. Testate amoebae as paleoindicators of surface-moisture changes on Michigan peatlands: modern ecology and hydrological calibration. *Journal of Paleolimnology*. 2002;28:329-348. doi: [10.1023/A:1021675225099](https://doi.org/10.1023/A:1021675225099)
 42. Woodland WA, Charman DJ, Sims PC. Quantitative estimates of water tables and soil moisture in Holocene peatlands from testate amoebae. *The Holocene*. 1998;8:261-273. doi: [10.1191/095968398667004497](https://doi.org/10.1191/095968398667004497)

*Received 17 May 2016; Revised 4 August 2016;
Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016*

Author info:

Kurina Irina V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru

Klimova Nina V, Junior Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Academicheskoy Ave, Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: klimnin@sibmail.com

УДК 574.4

doi: 10.17223/19988591/35/11

**IO Rozhkova-Timina, VA Zemtsov, SN Vorobyev,
LG Kolesnichenko, SV Loyko, SN Kirpotin**

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

The relevance of the contemporary landscape-ecological and biogeochemical studies of the Ob floodplain

Funding: The research was supported by the grant issued in accordance with Resolution No. 220 of the Government of the Russian Federation of April 9, 2010, under Agreement No. 14.B25.31.0001 with the Ministry of Education and Science of the Russian Federation dated June 24, 2013 (BIO-GEO-CLIM).

We have systematized and summarized the results of the Ob River floodplain studies and have shown that the flood and the floodplain influence all the territory of Western Siberia due to the processes happening there. The floodplain at different times was the object of interest of many scientists, but the total level of study of the Ob and the associated ground and the lake network water resources and quality can be generally assessed as low. The waters of the Ob middle course are quite polluted according to bacteria content. It is possible that a significant part of organic and biogenic substances, microorganisms and some microelements come into the Ob floodplain waters from anthropogenic and natural sources distributed in the watersheds area. The soils of the Ob River floodplain can be considered to be clean and free of any chemical pollution. In these soils, the amount of trace elements is small. To study the floodplain changes after a flood the methods of landscape ecology are used, such as the collection and analysis of stock and descriptive materials, literature and maps; the preparation of a series of component and general landscape maps. Nowadays a complex research of the Ob River and the adjacent surface waters is relevant.

The article contains 2 Figures, 79 References.

Keywords: floodplain; ecology; landscape; biogeochemistry; microbiology; carbon.

Introduction

The spring flood is the time when a river shows its strength and power. Melt water flows into the floodplain, creating new channels and lakes. A lot of different birds and mammals find temporary shelter and subsistence among spring waters. For several weeks every year the spring waters of the Ob inundate huge areas of the adjacent meadows and forests. During this period, the chemical content of the water and the content of dissolved gases change. This is partially due to the quick dissolution of nutrients and biogenetic components. Coloured organic compounds,

microelements, silicon and accumulated heavy metals are transported by the current from shallow channels and flooded lakes into the Ob main watercourse and then to the ocean. The scale of such processes remains virtually unstudied. It cannot be excluded that they are decisive in determining the flood potential downstream, its nutritional character, and overall ecological balance. Western Siberia is little studied in the world science; however, the processes here have a significant impact on the climate of the planet, so such studies are always relevant.

The aim of the article is to summarize the data about the Ob floodplain and to show the relevance of the contemporary landscape-ecological and biogeochemical research for the middle course of the Ob River. The main result will be evaluation of the role of the floodplain landscapes in regulating the global climate and forming the global carbon balance. The results of the research will enable evaluation of the carbon balance and indicators of pools and emissions of carbon in different types of floodplain ecosystems. This will allow us to determine the main trends of their dynamics in the context of climate change. Discovering changes in the environment on both regional and global scale will assist mathematical and computer models, created on the basis of the obtained data. Thus, being a review of the Ob floodplain research, this article will become the basic support for planning new scientific research.

1. Site of research

The Ob River is a major river in western Siberia and is the world's seventh longest river. It is formed by the confluence of the Biya and Katun rivers 25 km southwest of Biysk in Altai Krai. The Ob is the largest river discharging to the Arctic Ocean in terms of watershed area (average annual discharge of $12,475 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$), and the Gulf of Ob is the world's longest estuary (a 100-kilometer-long bay of the Kara Sea) [1-9]. The length of the Ob River is 3,650 km, a drainage area of 2,990,000 km^2 . Its floodplain is tens km wide and is characterized by many tributaries and lakes [1, 4, 5].

The Ob zigzags west and north until it reaches 55°N , then it curves round to the northwest, and again north, running finally eastwards into the Gulf of Ob. The Ob splits into more than one arm; its tributaries reach into Kazakhstan, China and Mongolia, but the main course is within Russia. The noteworthy tributaries are the Tom, the Chulym, the Ket, the Tym and the Vakh rivers from the east; the Vasyugan, the Irtysh and the Sosva rivers from the west and south [3, 8, 9].

The Ob River can be divided into three parts: upper Ob, middle Ob and lower Ob. They differ in geographical, geomorphological and climatic conditions [1, 2]. The river basin of the Ob consists of all landscape zones of Northern Asia: tundra, forest-tundra, taiga, forest-steppe, steppe and semi-desert. In the north of the basin and in the mountains there is permafrost. The Ob is ice-covered at southern city of Barnaul from early November to late April, and at northern Salekhard from the end of October to the beginning of June. In the regions of the upper Ob they

grow grapes, melons and watermelons and the lower reaches of the Ob are Arctic tundra. The most comfortable climate for the rest of the Ob is in the cities of Novosibirsk, Barnaul and Biysk [1-5]. For our research we take only the middle part of the river (and particularly at Kaybasovo station).

In the middle course of the Ob River studied in this work, the main factors influencing the element input from the surrounding mineral and organic substrate to the Ob River are i) the groundwater influx during baseflow and ii) plant and peat leaching, which depends on the flooded area size and spring-summer flood duration. To better understand the mechanisms regulating the contemporary fluxes of carbon, trace metals and major nutrients at the Ob watershed and to predict possible future changes, the use of the time series only at the gauging station is not sufficient. Rather, detailed, seasonal studies of water regime of different components of the watershed, such as small tributaries, flooded water bodies and adjacent lakes, are necessary to reveal the variation of chemical composition along a transversal flooding gradient [5].

2. Geomorphology and ecological features of the floodplain

The floodplain is a subject of study of many scientists. Different authors (RS Chalov, VA Zemtsov, VP Bolotnov, VS Khromykh, LF Shepeleva, GS Taran and AI Shepelev) at different times wrote about it. The floodplain as the environment has its own peculiarities. Those are the heterogeneity and dynamics of the morphologic and lithologic formations; periodic appearance of the specific territory's characteristics - frequency and duration of the floodplain inundation, thickness of alluvium, and the existence of the complex interdependencies of the contemporary and past processes of the floodplain formation [15]. The floodplain research relevance has significantly increased in recent years due to changes in the hydrological regime of the northern territories driven by climate change.

The exchange of greenhouse gases, dissolved organic carbon and associated metals between the topsoil, vegetation and melt water happens and influences the floodplain landscapes. Despite the fact that this exchange determines the overall removal of organic carbon from the water catchment area by more than 60% and to a large extent controls the flux of carbon dioxide into the atmosphere, the mechanisms of this process are practically unknown. Field experimental research enables us to discover the main physical and chemical factors that control the entry of substances into a river and evaluate the scale of changes in this streams when the initial conditions change, for example, if the amount of snow is increased or if the vegetation differs (such as from forest to tundra) [16].

As it has already been told, the spring flood is the most important period in the formation of the river flow, but its influence is still largely unstudied. Work on analysing its role in climate change has only just begun. The flood's height and duration decisively have an influence on the conditions of the riparian ecosystems' existence, providing both direct and indirect impacts not only on the individual

habitat, but also on the whole floodplain natural complex [16]. The duration of floodplain inundation, water depth and alluvium thickness are the main specific ecological characteristics, defining the composition, spatial structure and properties of the floodplain vegetation. The inundation of the floodplain during the flood influences both vegetation and other components of the floodplain biogeocenosis. At the same time, there is water saturation of soil, acceleration of thawing, change of soil and air, and additional intake of mineral nutrients. There is an increase in soil biological activity and soil “rejuvenation” because of toxic products removal and organic and microflora intakes [15].

The river spreads wide during the spring flood, forming floodplain lakes and rivers. Figure 1 shows an extremely high flood in 2015. In the picture we can see the riverbed and the submerged floodplain. In the study of the floodplain of the Ob river middle course it is necessary to select the vertical cross-section that covers all natural formations. It is useful to analyze and compare the data: during the flood some depressions are completely flooded every year, and some ridges are inundated only once a few decades. The middle part of the floodplain is influenced by floodwater irregularly and unevenly, so it is the most interesting to study. In such a case, we talk about ecological valence. Ecological valence means wide ecological amplitude of the species, its plasticity, and the ability to adapt to a wide range of environmental conditions. Changing the composition of the dominant, differing environmental standards in different years with different moisture conditions is one of the characteristic features of the floodplain biota [16].



Fig. 1. The flood in the Ob River, 2015.

Archives of aerial photos of Centre of Excellence “Bio-Clim-Land”

The floodplain formation is a result of hydrodynamic nature events. So, we can divide the floodplain into three parts: riverine, central and near-terrace [2, 17, 18].

The riverine floodplain presents a beach between the level of water in the river and the swell of meadow terrace. This part of the floodplain can be developing in different ways. The central part of the floodplain is under meadows and different lakes. The most common are meadows on the low, where the floodwater stays for a long time. These are temporary ponds. Also, there are many wetlands and lakes with a high level of flooding. The near-terrace part of the floodplain is situated between bedrock slope of the valley and near-terrace bars. In the area of the near-terrace floodplain there are groundwater outputs [2, 4, 17, 18].

The Ob floodplain surface is not smooth. It is usually characterized by a higher elevation of riparian areas, while the central parts of the floodplain are the lowest. In the central floodplain, a lake and a low meadow system are often located [2, 17].

The peculiarity of the floodplain is a deficiency of dissolved oxygen in water. During summer, oxygen easily comes into the water from the atmosphere and its lack is not so significant. In winter, the oxygen inflow into the water stops. As the water goes downstream, it is replenished by groundwater and wetland waters deprived of oxygen. So, the process of oxygen decay begins. This process increases the amount of carbon that comes out after ice melting. The carbon can be emitted into the atmosphere or go downstream in water and be emitted in other regions. So the floodplain processes influence large areas [2, 4, 19, 20].

The character and the duration of the flooding determine natural floodplain features. The beginning of the flood period is the water level at which water leaves a river channel and floods the low places in the floodplain. From this moment the water starts to have an impact on the conditions of the existence of riparian plants and animals [2, 4, 21].

3. Research of the Ob floodplain

3.1. Previous research

Many scientists have been studying the Ob floodplain. The most important scientific generalizations at different times were carried out by VA Zemtsov, OG Savichev, VP Bolotnov, OA Alekhin, J.-M Martin, IA Shiklomanov, SL Shvartsev and other authors [22-74]. The biogeochemistry was studied by OS Pokrovsky, SN Vorobyev, DV Moskovchenko, OV Serebrinnikova, MA Zdvizhkov and OS Naimushina [28-32]. Scientists, studying chemical composition of the Ob basin water, were VV Paromov, LI Inisheva, NG Inishev and EYu Pasechnik [33-37]. PN Balabko, TP Slavnina, LA Izerskaya and AI Shepelev studied the floodplain soils [38-43]. LF Shepeleva, ZA Samoilenko and GS Taran are the most known scientists studying the floodplain vegetation [44-50]. Animals and birds were studied by AM Adam, SS Moskvitin and AA Maksimov [51-58]. Many scientists (NF Vyltsan, GD Dymina, AV Ogorodnikova, AI Boynov, VN Tyurin

and PS Kuzin) studied the floodplain resources and hydrological peculiarities and problems [59-74].

Regime hydrochemical observations in the Ob River are based on the stationary points of the Hydromet network. They have their own peculiarities such as a small number of observation points; later onset of massive hydrochemical observations (with a significant increase in 1970-1980); a change in the water sampling regime in the 1980s. "The methodical support of hydrochemical observations and analysis is provided by the Hydrochemical Institute of Roshydromet, and the data are published in the "Annual Reports of Surface Water Quality" by region" [8. P. 391].

Analysis of geochemical and physicochemical characteristics of water of the Ob and its tributaries shows that river waters in the areas of forest steppe and taiga forest are fresh with salinity from very small to medium by calcium bicarbonate, and in the steppe area fresh with higher salinity or slightly salty by sodium chloride. The zonal increase in the concentrations of Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- and the amount of total dissolved salts in the river waters in the direction from the steppe to the tundra is well expressed. In other hydrochemical parameters the trends are much less pronounced or completely absent [8, 9].

In river waters of the foothill and mountain areas, the content of dissolved salts is lower than in the taiga and forest tundra, but higher than in the tundra. It can be explained by a higher intensity of water exchange, and in the forest tundra by a decrease in the intensity of interaction in the "water-rocks" system in permafrost conditions. The concentration of organic matter rises because of mires, and their transformation products do the same, compounds of organic acids with a number of metals and low pH in river waters. By assessing the impact of wetlands, it is important to consider the overall waterlogging and the types of wetlands and their location. Especially waterlogged river valleys show the influent of a significant quantity of organic matter in the river during periods of high water content. In spite of big differences in chemical composition and salinity, surface waters of all natural areas in general are undersaturated in relation to primary aluminium silicates and capable of dissolving them to form clay minerals, if there is sufficient time of contact with water, which actually happens. More clear differences between the natural areas are marked in the case, when river water interacts with carbonate minerals. Therefore, in general, the chemical composition is in agreement with the zonal hydroclimatic conditions. It is determining the nature and timing of interactions within the "water-rocks" system and consequently the correlation of processes of accumulation and removal of substances from different components of the environment. In connection with the local sources of matter, the correlation makes the hydrochemical "background" in the Ob basin [8, 9, 32].

Most of these waters, entering the Ob river system, go from bogs. It is evident, that the mire waters of the region in their natural state are characterized as slightly acidic or neutral, fresh with salinity up to 200-500 mg/dm³; the organic substances concentration is about 25-50 mgC/dm³. In the vertical cross section of the peat,

the least mineralization is observed in the upper part of the active layer, which is characterized by the highest flow through and filter coefficients [8].

The main characteristic of middle and lower reaches of the Ob is exceeding the maximum permissible concentrations of ammonium and nitrite nitrogen, iron, some trace elements, organic matter and pH level. Sometimes the excess of the maximum permissible concentrations of total dissolved salts is possible because of natural conditions. In the steppe, the evaporation process dominates in the formation of the salt composition of groundwater and river. In the middle and lower reaches of the Ob there is severe waterlogging of watersheds and, as a result, input of large amounts of organic substances and their products of transformation (with organo-mineral complexes) into the river network [8, 9]. "The anthropogenic influence on the chemical composition of surface water and groundwater is also observed in the Ob-Irtysh basin, mainly shown by the presence of trace elements in the water bodies from highly toxic industry, and the increasing loss of hydrocarbons, easily oxidized organic substances, inorganic nitrogen compounds, microorganisms, washed out from urbanized areas and polluted air" [8. P. 392].

The geochemistry of the suspended matter of western Siberia's large rivers was studied in 2000-2005 during the summer baseflow period; but still there is no information about the dissolved matter in river water. Only occasional data of some major element and nutrients and trace metals (such as Fe, Cu and Zn) are available for the mouth zone of the Ob River. The Cr, Cd, Cu and Ni concentration in the water column of the Ob during summer baseflow were reported. The range of metal concentrations (0.06-0.34 for Cr, 0.001-0.015 for Cd, 1.8-4.8 for Cu and 0.8-2.8 mg/L for Ni) is in good agreement with the baseflow and spring flood measurements (0.2, 0.005, 1.0-1.2 and 0.5-1.3 mg/L for Cr, Cd, Cu and Ni, respectively). The past decade a big amount of information on the major and trace element concentrations in the mouth zone of the Ob River was collected in the course of different programs [5].

Highly soluble and mobile elements: major anions (dissolved inorganic carbon, sulfate), cations (Na, K, Mg, Ca), other alkali (Rb, Cs), trace oxyanions (Mo, Sb), alkaline earth traces (Sr), U, have the influence of underground feeding in the time of baseflow. It is verified by an abrupt decrease in their concentrations with an increase in the dissolved organic carbon (DOC). In contrast, K, Rb, Si and Cu showed a strong increase in concentration with the DOC in the flooding zone, with the maximal concentrations in the flooded grass field. Probably these elements are controlled by lixiviation from the grass biomass that is enriched in Si, K and Rb. For example, Rb and K correlations with the DOC were the highest of the floodplain. K is a very important component of vegetation covered by flood water in baseflow period, and isomorphic Rb tightly follows this macronutrient [5].

According to LF Shepeleva, the floodplain flora communities are clearly divided into ecological groups according to location moisture, including the resistance to flooding duration. Long flooding is a powerful factor in the selection of species, ecotypes and life forms of plants that can dwell in floodplains. A wide

spread of certain types of trees and shrubs in the riparian lands (poplar, willow) and a wide variety of herbal phytocenoses is related to this [16].

The importance of alluvial thickness for plants is the income of mineral nutrients, the impact of soil properties (indirect effects), and the soil covering by alluvial deposit (direct effect). Due to the formation of structural units during the drying, thin alluvial deposit beneficially effects on the water-air properties of soil. The layered sediment from alternating coarse-sand and fine-grained layers and sandy alluvial deposit of middle thickness improve aeration and water-holding capacity of the soil and promote the nitrification [15, 18].

3.2. Contemporary research

In spite of the importance of the Ob River, systematic seasonal studies of the river's dissolved load (carbon and metals) are limited compared to those of other great rivers (for example, the Lena and the Yenisei). The importance of the Ob River is triple. First, the Ob River, which has the second largest flooding area in the world, can be the largest contributor of dissolved carbon and related element transport from the land to the Arctic Ocean. The second is the majority of the Ob's watershed lies within a quite productive boreal taiga zone. The productivity of the terrestrial boreal biome is very high at the river banks and riparian zone, particularly in the permafrost-free region. The degradation of plant litter is one of the major factors regulating the overall export of chemical elements and DOC from the boreal watersheds. Plant litter's leaching is very fast, therefore the Ob's spring flood is a very important period for the biogeochemistry of the Western Siberia plain. Third, the Ob River watershed is most sensitive to permafrost thaw and climate change because the major part of its permafrost coverage is sporadic and intermittent permafrost. The former is known to be most sensitive to the ground temperature rise [5].

An important part of the floodplain ecosystem is soils. The Ob River alluvial soils play a big role in Western Siberia's landscape. These soils are more fertile; they provide favorable conditions required for plant growth and form the basis of the best natural foraging areas for both wild and livestock animals. B, Mo, Pb and Cd are accumulated in all parts of soils of all the geomorphological floodplain elements. There are higher levels of concentration factor for Cd and B. Mn is concentrated in the south-taiga and forest-steppe zones (floodplain central part), and Co is also found in south-taiga and mid-taiga zones. Cu and Sr in the alluvial soils dispersed independently of floodplain geomorphology. The level of trace elements is not connected with agricultural or industrial pollution. It agrees with its natural content. The trace elements' basic amount is in the potentially mobile form. According to the vegetation growth, alluvial soils have high amounts of Mn, Cu and Mo; B in average quantity, concentration levels of Co and Zn are low. There was observed a decrease in the content of trace elements in soils in the direction south to north, whereas it is impossible to differentiate between regularities that are caused by changes in the properties of the floodplain's soils from

river's source to its mouth. It was shown that the changes of the local latitude coincide with the Ob's streamline, and the connection between trace elements and the latitude is loose. Such regularity is characteristic both for soils and for vegetation. The amount of Co, Mo, B, Sr and Cd is reducing in plants, but for Mn, Zn and Cu, the situation is the opposite [40].

Another question is carbon, pH and their interdepending in the ecosystem. The acidic and humic upland lakes show the lowest pH values, being influenced by atmospheric feeding of surrounding bogs, peat and moss leaching. The Ob and most floodplain lakes exhibited the pH above 7; it is most likely linked to groundwater feeding. Because of a clear trend of DOC concentration decrease with pH increase in the pH - DOC plot, the DOC can be used as the best indicator of different water objects and the main governing factor of trace elements migration [5, 73].

Total organic carbon in the region river waters is strongly varied, a wide range from 3-4 mg/dm³ [32]. Several categories of the major and trace elements were distinguished by their affinity to DOC. The first group comprised the elements, which showed a general decrease in concentration with an increase in the [DOC]. These are dissolved inorganic carbon (DIC), specific conductivity, Na, K, Rb, Mg, Ca, sulfate, Cs, Sr, Mo, Sb and U. It is the lowest values in upland lakes, which are rich in DOC. For the Ob River the element concentration decreased with an increase in the DOC. In this group, various parts of the flooded zone are very interesting, because they presented a contrasting behavior for different elements. The major (Ca, Mg, Na and DIC) and trace elements (Sr, Mo, Sb, U) were independent of the DOC or their concentration decreased with the DOC. But K, Rb, and Si were correlated with the DOC in the flooding zone. The ground water-fed elements are mostly pronounced in flood lakes during summer base-flow. Although most of them (DIC, Na, Mg, Ca, and Sr) are usually independent of the DOC, some clearly decrease while the DOC increases, marking an abrupt decrease in the groundwater influence (Mo, Sb, and U) [5].

The second group consists of some elements that are irrelevant to the DOC concentration, without any clear pattern in the concentration-DOC trend among various water objects. These are B, Cl, Si and V. Apparently, these elements exhibit as neutral molecules or oxyanions that are weakly connected with dissolved organic matter and may originate from atmospheric deposits (B and Cl) or surface flow (Si and V) rather than groundwater [5].

The third group of elements includes those that are controlled by organo-mineral and organic colloids. "These are insoluble, usually low mobile elements (Al, Fe, other trivalent hydrolysates, Ti, Zr, and Hf) and some metals (Cr, Zn, Ni, Ba, and Pb). They presented a steady increase in concentration with an increase in the DOC, with the lowest values observed in the Ob and the highest values observed in small tributaries and organic-rich upland lakes" [5, p. 136]

One more studying question is microbiological composition. It is various in the Ob river. Different groups of heterotroph and lithotroph microorganisms were identified. They are:

- 1) saprophytic bacteria, which are responsible for mineralizing dead organic material;
- 2) oligotrophic bacteria, which develop at low concentrations of organic substances;
- 3) chemoorganotrophic bacteria;
- 4) denitrifying bacteria, which are able to reduce nitrates to gas;
- 5) nitrifying bacteria - autotrophic microorganisms receiving energy due to oxidation of deoxidized nitrogen compounds;
- 6) ammonifying bacteria, which decompose complex nitrogen containing organic compounds (proteins, amino acids and a number of various substances), resulting in ammonia, hydrogen sulphide and carbon dioxide isolation;
- 7) thionic bacteria, which receive energy due to oxidation of sulphur and its reduced compounds;
- 8) sulphate-reducing bacteria - anaerobic microorganisms, which are able to reduce sulphates to sulphides when in use metabolism [32].

The floodplain ecosystem is very environmentally important. At different times the study of hydrology and river run-off in the region was conducted by PS Kuzin, DA Burakov, LK Malik, AN Antipov, SP Nikitin, VA Zemtsov and others [27, 69-74]. A hydro-chemical study of the Ob's middle course, first order tributaries, temporary and persisting lakes, the large flood zone determined first-order factors controlling the dissolved organic carbon and related metal sources and sinks. Two contrasting seasons (spring flood and summer baseflow) were considered, and there were distinguished the elements controlled by the groundwater influx (DIC, Na, Mg, Ca, SO₄, Sr, Mo, Sb, and U) and by surface runoff via plant litter and topsoil leaching, especially during the spring flood (Si, K, Rb, Mn, Zn, and Cu). Cl, SO₄, Zn, Cd, Sb, Cs and Pb in different lakes (upland and flood) during flood period could be much influenced by aerosol deposition (snow melt) [5].

The principal carriers of many insoluble elements (some divalent, trivalent, tetravalent) are organo-ferric colloids stabilized by dissolved organic matter. The Ob stream's dissolved chemical composition can be approximated within ± 30 -40% by that of the floodplain during the period of high water. We can say that the main autochthonous processes controlling the DOC and related trace elements transformation between different water bodies are phytoplankton uptake and the microbial heterotrophic and photodegradation of organo-mineral colloids. They strongly depend on the water residence time. May be under ongoing climate changing the groundwater-influenced soluble elements will remain unaffected and the autochthonous processes will influence the removal of colloidal trace elements from the water column of the flood lakes, large and small rivers and upland lakes of the Ob's middle course watershed [5].

4. Contemporary approaches to complex interdisciplinary study of the Ob floodplain

To study the floodplain changes after a flood the methods of landscape ecology are used. Landscape ecology is an interdisciplinary field that studies landscape structure, function and change and its ecological consequence. Landscape ecology is growing rapidly, its concepts, theories and methods are uniquely relevant in addressing large-scale issues in natural resource management. Most landscape ecologists agree that a landscape is a heterogeneous land area that is often hierarchically structured. One of the main principles of landscape ecology states that spatial arrangement of patches is the major determinant of functional movement across the landscape. Additional principles include the statement that local ecological conditions are affected by landscape context or attributes of the surrounding landscape [75]. Methods of landscape ecology include also the remote sensing and are described by many authors [76-78].

Research methods in landscape ecology include the collection and analysis of stock and descriptive materials, literature and maps; the preparation of a series of component and general landscape maps, clarifying individual landscape systems performance by field studies. The field studies include topography, soil and geobotanical works that are carried out by a group of specialists. The final step is to draw up the final series of maps: the forecast map, maps of natural factors of heightened tension, technical maps etc. [79]. While sampling and experimentation usually require researchers to be physically in field, remote sensing techniques collect information about an object without direct physical contact and have become an essential tool for obtaining large-scale spatial data in the forms of satellite imagery and aerial photography. Tools for data analysis and integration include geographic information systems, spatial statistics and modeling. Geographic information systems are arguably the most important tool for storing, manipulating, analyzing and integrating both spatial and non-spatial data. Spatial statistics or geostatistics are useful tools for analyzing landscape patterns [75].

The study of the Ob floodplain will be realized at Tomsk State University station Kaybasovo (fig. 2). This is the key area for research, where these methods will be applied. There exists an infrastructure: residence place, appliances and hydrometeorostation. The hydrometeorostation allows measuring the temperature of the air and soil, solid and liquid precipitation, thickness of snow layer and water level in the Ob. Wells for measuring groundwater levels are drilled.

The research should be based on the combined, multidisciplinary approach to understanding the modern evolution of the main chemical and biological components of the floodplain landscape. It includes full-scale pilot experiments in landscapes and laboratory experimental simulation. It is expected that such a combination of experimental and modeling approaches allows predicting possible physical, chemical and biological changes in the status of the key components of the landscape.



Fig. 2. Station Kaybasovo. Photo made by SN Kirpotin.

Experimental manipulation of ecosystems and their components are powerful tools to find cause-and-effect relationship and predict ecosystem responses to floodplain processes and carbon emission. It is assumed that only the controlled modification of a single parameter or a landscape component with other constant parameters allows approaching the quantification of possible effects of future climate changes and predicting the potential significance of these changes for human being. Despite the fact that the field experiments are crucial to the understanding of ecosystem responses to climate change, direct experimental data is not enough; in addition, little is known about the ecosystems' mechanisms of adaptation and optimization to changing.

To make good scientific research we need to have:

- 1) knowledge of the object of study and large tried and tested material available in the team.
- 2) originality and novelty of the proposed approach, allowing to achieve an integrated understanding of the evolution of natural systems with guaranteed practical applications in technology and innovation.
- 3) multidisciplinary of approaches, combining with remote sensing, field surveys, laboratory simulation and integrated environmental development of the areas of biology, geochemistry, geography and the sciences of physics and mathematics cycle.

New knowledge about the dynamics of the biogeochemical processes in the floodplain system will be obtained based on these complex multifactorial laboratory and field experiments, and possible effects on the ecological condition will be predicted.

The mesocosm experiments will play the main role; this method will identify consequences of possible changes or nature disasters (like long flood or forest fire) in the floodplain vegetation, soils and water. The change of hollow waters interacting with different types of underlying surface of the floodplain will be

studied on artificially flooded areas created at the Ob floodplain station. In mineral and peat soils' changes in the composition of the soil solution, soil organic matter and gases at different univariate and multivariate effects (temperature, humidity, and nutrient regime) will be studied. Information about the parameters will be obtained in the laboratory, under the direction and flow of various elementary processes and reactions.

Conclusions

The floodplain is a very important part of the river; and the most important factors of the floodplain landscape development are floods and the following processes. The structure and spatial differentiation of natural complex of the river floodplain depend on it.

The Ob floodplain has been studied for many years; nevertheless, there are still many unstudied aspects. The biogeochemistry is little known, and it is important to know the floodplain processes and the following carbon cycle. The contemporary research level needs combination of remote sensing and field and laboratory experiments. Thus, we have to organize these works at the new station Kaybasovo. The structure is already organized, now we expect the research and its results.

References

1. Petrov IB. Ob-Irtyshskaya poyma. Tipizatsiya i kachestvennaya otsenka zemel' [The Ob-Irtysh floodplain. Typification and quality evaluation]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1979. 136p. In Russian
2. Ioganzen BG, Tumentsev NF. Poyma Obi: priroda, osvoenie, melioratsiya [The Ob floodplain: nature, reclamation, melioration]. Novosibirsk: Zapadno-sibirskoye knizhnoe izdatel'stvo Publ.; 1968. 157p. In Russian
3. Douglas RW. A Little Corner of Freedom: Russian Nature Protection from Stalin to Gorbachev. Los Angeles: University of California Press; 1999. 415p.
4. Novosyolov AN. Poyma Tomskogo Priob'ya [The Ob floodplain in Tomsk region]. Tomsk: Zapadno-sibirskoye knizhnoe izdatel'stvo, Tomsk Branch Publ.; 1970. 118p. In Russian
5. Vorobyev SN, Pokrovsky OS, Kirpotin SN, Kolesnichenko LG, Shirokova LS, Manasypov RM. Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course. *Applied Geochemistry*. 2015;63:133-145. doi: [10.1016/j.apgeochem.2015.08.005](https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2015.08.005)
6. Domanitskiy IP, Dubrovina RG, Isaeva AI. Reki i ozera SSSR [Rivers and Lakes in the USSR] (reference data). Leningrad: Hydrometeoizdat Publ.; 1971. 106 p. In Russian
7. *Resursy poverkhnostnykh vod SSSR* [Resources of surface waters in the USSR]. Vol. 15. Zeeberg VV, editor. Leningrad: Hydrometeoizdat Publ.; 1967. 351 p. In Russian
8. Zemtsov VA, Savichev OG. Resources, regime and quality of surface waters in the Ob River basin: history, current state and problems of research. *International Journal of Environmental Studies*. 2015;72(3):386-396. doi: [10.1080/00207233.2015.1019299](https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1019299)
9. Savichev OG. Reki Tomskoy oblasti, ispolzovanie i okhrana [Rivers of Tomsk region, application and protection]. Tomsk: Tomsk Polytechnic University Publ.; 2003. 201 p. In Russian
10. Zemtsov AA. Geomorfologiya Zapadno-Sibirskoy ravniny (severnaya i zentral'naya chast') [Geomorphology of West-Siberian plain (north and central parts)]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1976. 344 p. In Russian

11. Bolotnov VP. Kontsepsiya gidroekologicheskogo monitoringa poymennykh ekosistem (na primere poymy sredney Obi) [v granitsakh Tomskoy oblasti] [The concept of hydro-ecological monitoring of floodplain ecosystems (the case of the Middle Ob floodplain in Tomsk region)]. *Voprosy Geografii Sibiri*. 2009;27:111-115. In Russian
12. Khromykh VS. Nekotorye osobennosti funktsionirovaniya landshaftov poymy Sredney Obi [Some features of landscape functioning in the floodplain of the middle Ob]. *Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya geologo-geograficheskaya: Sovremennye problemy geografii i puti ikh resheniya*. Materialy nauch. konf. [Contemporary problems of geography and ways of solution. Proc. of the Sci. Conf.]. Evseeva NS, Kvasnikova ZN, Zhilina TN, Romashova TV, editors. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2012. pp. 97-103. In Russian
13. Burakov DA. Osnovy gidrologicheskikh prognozov ob'ema i maksimuma vesennego polovodja v lesnoy zone Zapadno-Sibirskoy ravniny [Fundamentals of hydrological forecast capacity and maximum of spring flood in the forest zone of the West-Siberian Plain]. *Voprosy Geografii Sibiri*. 1978;11:3-48. In Russian
14. Chalov RS. Ruslovedeniye: teoriya, geografiya, praktika [Riverine studies: theory, geography, practice]. Moscow: Krasand Publ.; 2011. 955 p. In Russian
15. Shepelev AI, Shepeleva LF, Pashneva GE, Tsytareva LK, Adam AM. Biologicheskiye resursy poimy Sredney Obi: dinamika i prognoz [Biological resources of the middle Ob: dynamics and forecast]. Adam AM, editor. Tomsk: NIIBB pri Tomskom gosuniversitete; 1996. 212 p. In Russian
16. Shepeleva LF. *Dinamika lugovykh soobshchestv poymy sredney Obi* [The dynamics of the floodplain meadow communities of the middle Ob. CandSci. Dissertation, Biology]. Tomsk: Tomsk State University; 1987. 342 p. In Russian
17. Dobrovol'skiy GV, Afanasieva TV, Remezova GL, Stroganova MN, Palechek LA, Balabko PN. Tipy poymy Sredney Obi [Floodplain types of the Ob River middle course]. *Biologicheskiye nauki – Biological sciences*. 1971;4:117-121. In Russian
18. Balabko PN. Razvitiye ucheniya o poymennom pochvoobrazovanii i problemy klassifikatsii poymennykh pochv [The development of the doctrine of the floodplain soil formation and problems of classifying floodplain soils]. *Pochvovedenie*. 1990;9:28-33. In Russian
19. Mizerov BV. K materialam po stroeniyu poymy rek Zapadno-Sibirskoy ravniny (na primere reki Obi i nekotorykh ee pritokov) [The materials about the structure of floodplains of the West Siberian Plain (the example of the Ob River and some its tributaries)]. *Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 1953;124:159-170. In Russian
20. Afanasieva TV, Balabko PN, Sumerin MV, Tereshina TV. Pochvy poymy verkhney i sredney Obi [Soils of the upper and middle Ob floodplain]. In: *Problemy ispol'zovaniya i okhrany pochv Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Problems of using and protecting soils in Siberia and Far East]. Dobrovol'skiy GV, Afanas'eva TV, Balabko PN, Vostokova LB, Tereshina TV, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. p. 62-65. In Russian
21. Ustyak SA. *Ekologo-geneticheskiy analiz pochvoobrazovaniya v poymakh s dlitel'nyim polovod'em (na primere kolpashevskoy poymy sredney obi)* [Ecological and genetic analysis of soil formation in floodplains of long flood (the floodplain of Kolpashevo on the Middle Ob). CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Moscow: Moscow State University; 1987. p. 25. In Russian
22. Bolotnov VP. Application of flood index in monitoring Flood-plain ecosystems (by the example of the Middle Ob flood-plain). *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University*. 2007;310(3):23-27.
23. Martin J.-M., Gordeev VV. River input to ocean systems: a reassessment. In: *Scientific Workshop on Estuarine processes: An application to the Tagus Estuary*. Proc. of UNESCO/IOC/CNA workshop. Published by Secretaria de Estado do Ambiente e Recursos Naturais Direccao-Geral da Qualidade do Ambiente, 1984 (1986). pp. 203-240.

24. Shvartsev SL. Geochemistry of fresh groundwater in the main landscape zones of the earth. *Geochem Int.* 2008;46(13):1285-1398. doi: [10.1134/S0016702908130016](https://doi.org/10.1134/S0016702908130016)
25. Sokolov AA, Shiklomanov IA. Mezhhzonal'noe raspredelenie vodnykh resursov [Interzonal redistribution of water resources]. Leningrad: Hydrometeoizdat Publ.; 1980. 375 p. In Russian
26. Kopysov SG, Erofeev AA, Zemtsov VA. Estimation of water balance over catchment areas taking into account the heterogeneity of their landscape conditions. *International Journal of Environmental Studies.* 2015;72(3):380-385. doi: [10.1080/00207233.2015.1010876](https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1010876)
27. Shiklomanov AI, Lammers RB, Lettenmaier DP, Polishchuk YuM, Savichev OG, Smith LC, Chernokulsky AV. Hydrological changes: historical analysis, contemporary status, and future projections. In: *Regional Environmental Changes in Siberia and Their Global Consequences* (Dordrecht: Springer Environmental Science and Engineering, Springer). Groisman PYa, Gutman G, editors. Netherlands: Springer Publ.; 2013. pp. 111-154. doi: [10.1007/978-94-007-4569-8](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4569-8)
28. Savichev OG, Kolesnichenko LG, Saifulina EV. The ecological-geochemical state of water bodies in the Taz-Yenisei interfluv. *Geogr Nat Resour.* 2011;32(4):333-336. doi: [10.1134/S1875372811040056](https://doi.org/10.1134/S1875372811040056)
29. Shvartsev SL. Geochemistry of fresh groundwater in the main landscape zones of the Earth. *Geochem Int.* 2008;46:1285-1398. doi: [10.1134/S0016702908130016](https://doi.org/10.1134/S0016702908130016)
30. Moskovchenko DV. Biogeochemical properties of the high bogs in Western Siberia. *Geografiya i Prirodnye Resursy.* 2006;1:63-70. In Russian
31. Shvartsev SL, Serebrennikova OV, Zdvizhkov MA, Savichev OG, Naimushina OS. Geochemistry of wetland waters from the lower Tom basin, Southern Tomsk oblast. *Geochem Int.* 2012;50(4):367-380. doi: [10.1134/S0016702912040076](https://doi.org/10.1134/S0016702912040076)
32. Savichev OG, Tokarenko OG, Pasechnik EYu, Nalivaiko NG, Ivanova EA, Nadeina LV. Microbiological composition of river waters in the Ob basin (West Siberia) and its associations with hydrochemical indices. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science.* 2015;27(1):012035. doi: [10.1088/1755-1315/27/1/012035](https://doi.org/10.1088/1755-1315/27/1/012035)
33. Savichev OG, Paromov VV. Chemical composition of glacial meltwaters and river waters within the Aktru river basin (Gornyi Altai). *Geogr Nat Resour.* 2013;4:94-100. doi: [10.1134/S1875372813040100](https://doi.org/10.1134/S1875372813040100)
34. Savichev OG. Regional peculiarities of chemical composition of Siberian river waters and taking such peculiarities into account in the standardization of sewage disposal. *Water: Chemistry and Ecology.* 2014;1(66):41-46.
35. Savichev OG. Influence of the interactions within the water - earth materials system on the formation of river water composition in the Ob basin. *Geogr Nat Resour.* 2009;30(2):161-166. doi: [10.1016/j.gnr.2009.06.013](https://doi.org/10.1016/j.gnr.2009.06.013)
36. Inisheva LI, Inishev NG. Elements of water balance and hydrochemical characteristic of oligotrophic bogs in the Southern Taiga Subzone of Western Siberia. *Water Resources.* 2001;28(4):371-377. doi: [10.1023/A:1010433319474](https://doi.org/10.1023/A:1010433319474)
37. Eckstein Y, Savichev OG, Pasechnik EYu. Two decades of trends in ground water chemical composition in The Great Vasyugan Mire, Western Siberia, Russia. *Environ Earth Sci.* 2015;1:3-15. doi: [10.1007/s12665-014-3908-z](https://doi.org/10.1007/s12665-014-3908-z)
38. Slavnina TP, Pashneva GE, Kakhatkina MI, Ivanova RG, Abramova MD, Seredina VP, Izerskaia LA. Pochvy poymy sredney Obi, ikh meliorativnoe sostoyanie i agrokhimicheskaya kharakteristika [Soils of the middle Ob floodplain, their ameliorative condition and agrochemical characteristics]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1981. 224 p. In Russian
39. Shepelev AI, Shepeleva LF. Printsipy ekologo-khozyaystvennoy otsenki poymennykh zemel' (pochvenno-geneticheskie aspekty) [Principles of ecological and domestic evaluation of floodplain soils: soil-genetic aspects]. In: *Problemy regional'noy ekologii*

- [Problems of regional ecology]. Vol. 5. Vorobyev VN, editor. Tomsk: Krasnoye znamiya Press; 1995. 152 p. In Russian
40. Izerskaia LA, Vorobyev SN, Vorobyeva TE, Kolesnichenko LG, Zakharchenko AV. The concentration of Mn, Cu, Zn, Co, B, Sr, Cd and Pb in alluvial soils of the Ob River (forest-steppe, southern taiga and central taiga). *International Journal of Environmental Studies*. 2014;71(5):691-697. doi: [10.1080/00207233.2014.945691](https://doi.org/10.1080/00207233.2014.945691)
 41. Shepelev AI, Ogorodnikov AV, Rosnovskiy IN. Poymennye pochvy Sredney Obi [Floodplain soils of the middle Ob]. In: *Problemy osvoeniya poim severnykh rek* [Problems of using northern rivers' floodplains]. Syroechkovskiy EE, editor. Moscow: Agrompromizdat Publ.; 1987. pp.11-16. In Russian
 42. Shepelev AI, Ogorodnikov AV, Rosnovskiy IN. Ekologo-geneticheskiy analiz poymy Sredney Obi kak osnova sel'skokhozyaystvennoy tipologii zemel' [Ecological and genetic analysis of the middle Ob floodplain as the basis of agricultural typology of soils]. In: *Printsipy otsenki plodorodiya pochv* [The principles of soil fertility estimation]. Khmelev VA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1990. pp. 89-98. In Russian
 43. Sheremet BV. Statisticheskie metody izucheniya poyunnykh pochv Sredney Obi [Statistical methods for floodplain soils studying]. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 17: Pochvovedenie – Moscow University Soil Science Bulletin*. 1984;17(2):19-25. In Russian
 44. Shepeleva LF, Samoilenko ZA, Shepelev AI. Metody ekologicheskoy otsenki mestoobitaniy v ekologii rasteniy, geobotanike i landshaftnoy ekologii [Methods of environmental assessment of habitats in plant ecology, geobotany and landscape ecology (method of LG Ramensky)]. Surgut: SurGU Publ., 2005. 60 p. In Russian
 45. Taran GS, Tyurin VN. Association *Carici Aquatilis - Juncetum brachyspathi* ass. nov. from the Ob river floodplain. *Rastitel'nyy Mir Aziatskoj Rossii*. 2012;2(10):127-131. In Russian, English summary
 46. Sedel'nikova NV, Taran GS. Osnovnye cherty likhenoflory Elizarovskogo zakaznika (nizhnaya Ob') [The main characteristics of the lichen flora of Elizarovskiy reserve (the lower Ob River)]. *Krylovia*. 2000;(2):1:46-53. In Russian
 47. Vyltsan NF. Poymennye luga doliny r. Obi severnykh rayonov Tomskoy oblasti [Floodplain meadows of the Ob valley of the northern parts Tomsk region]. In: *Priroda i ekonomika Aleksandrovskogo neftenosnogo rayona (Tomskaya oblast')* [Nature and economy of oil-bearing Aleksandrovsk region]. Zemtsov AA, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1968. pp. 212-225. In Russian
 48. Kataeva OA, Makarova II, Taran GS, Tyurin VN. Lishayniki poymy r. Ob' v okrestnostyakh g. Surguta (Tyumenskaya oblast', Zapadnaya Sibir') [Lichen of the Ob floodplain in Surgut area (Tyumen region, West Siberia)]. *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii – News of Systematic of Primitive Plants*. 2005;38:186-199. In Russian
 49. Prokopiev EP. Rastitel'nyy pokrov poimy Irtysha [Vegetation cover of the Irtysh floodplain]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2012. 560p. In Russian
 50. Taran GS. Black poplar forests of the Ob River floodplain on the north of the Tomsk oblast (Western Siberia, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;2(26):74-89. In Russian, English summary
 51. Adam AM, Bolotnov VP. Prognoz izmeneniya plotnosti naseleniya ptits v poyme Obi v svyazi s provedeniem krupnykh gidrotehnicheskikh meropriyatiy [The forecast of density of bird population in the Ob floodplain in case of large-scale hydrotechnical actions]. In: *Vklad molodykh biologov Sibiri v reshenie voprosov prodovol'stvennoy programmy i okhrany okruzhayushchey sredy*. Materialy nauch. konf. [Contribution of young Siberian biologists in solving problems of food program and environment. Proc. of the Sci. Conf.]. Ubugunov LL, editor. Ulan-Ude: AN SSSR, Siberian Branch, Buryatskiy sel'skokhozyaystvennyy institut Publ.; 1984. p. 91. In Russian

52. Moiseenko TI, Kudryavtseva LP, Gashkina NA. Assessment of the geochemical background and anthropogenic load by bioaccumulation of microelements in fish. *Water resour.* 2005;32(6):640-652. doi: [10.1007/s11268-005-0081-5](https://doi.org/10.1007/s11268-005-0081-5)
53. Toropov KV, Bochkaryova EN. Ptizy podtayozhnykh lesov Zapadnoy Sibiri: 30-40 let spustya [Birds of subtaiga forests West Siberia: 30-40 years later]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2014. 394 p. In Russian
54. Toropov KV, Shor EL. Ptitsy yuzhnoy taigi Zapadnoy Sibiri [Birds of south taiga in West Siberia: 25 years later]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2012. 636 p. In Russian
55. Kilin SV. Dinamika naseleniya ptits v yuzhnoy tayge poymy Obi [Dynamics of bird population in south taiga of the Ob floodplain]. In: *Ekologiya i okhrana ptits. Tezisy dokladov VIII Vsesoyuznoy ornitologicheskoy konferentsii*. Materialy nauch. konf. [Ecology and bird protection. VIII All-Union ornithology conference. Proc. of the Sci. Conf.]. Ganya IM, editor. Kishinev: Shtiintsa; 1981. p. 104. In Russian
56. Maksimov AA. Mnogoletniye kolebaniya chislennosti zhivotnykh, ih prichiny i prognoz [Longstanding fluctuating animal population, its reasons and forecast]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ. 1984. 250 p. In Russian
57. Moskvitin SS, Ananin AA, Bayandin OV, Kilin SV. Prolet kulikov (*Charadriidae*) v srednem techenii r. Obi [Sandpiper flight (*Charadriidae*) in the middle Ob]. In: *Ekologiya nazemnykh pozvonochnykh Sibiri* [Ecology of land vertebrates of Siberia]. Lyalin VG, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1983. p. 69-84. In Russian
58. Osipova NA, Stepanova KD, Matveenko IA. Evaluation of metal content in perch of the Ob River basin. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2015;27(1):012045. doi: [10.1088/1755-1315/27/1/012041](https://doi.org/10.1088/1755-1315/27/1/012041)
59. Vyltsan NF. O rastitel'nykh resursakh poymy r. Obi [On vegetation resources of the Ob floodplain]. In: *Khozyaystvennaya otsenka landshaftov Tomskoy oblasti*. Materialy nauch. konf. [Economic estimation of Tomsk region landscapes. Proc. of the Sci. Conf.]. Maloletko AM, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1988. pp. 64-67. In Russian
60. Dymina GD. Antropogennoe vliyaniye na lugovo-bolotnuyu rastitel'nost' poymy srednego techeniya reki Obi [Anthropogenic impact on meadow-bog vegetation of the Ob middle course floodplain]. In: *Senokosy i pastbishcha Sibiri* [Hayfields and pastures of Siberia]. Ovcharenko IYa, editor. Novosibirsk: VASKhNIL Publ.; 1989. pp. 104-111. In Russian
61. Dyukarev AG. Printsipy organizatsii ekosistemnogo monitoringa v neftegazonosnykh rayonakh Zapadnoy Sibiri [Principles of organization ecosystem monitoring in oil-bearing regions of West Siberia]. *Geografiya i Prirodnye Resursy*. 1997;2:131-134. In Russian
62. Ogorodnikov AV, Seredina VP, Khromykh VS. Pochvenno-ekologicheskii monitoring zagryazneniya poymennykh ekosistem nef'tyu i produktami nefte dobychi na nef'tnykh mestorozhdeniyakh Zapadnoy Sibiri [Soil-ecological monitoring of contamination of floodplain ecosystems by oil and petroleum products on the oilfields of West Siberia]. In: *Ekologiya i ratsional'noe prirodopol'zovanie na rubezhe vekov. Itogi i perspektivy*. Materialy nauch. konf. [Ecology and environmental management at the turn of the century. Results and prospects. Proc. of the Sci. Conf.]. Vol. 1. Moskvitina NS, editor. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2000. pp. 18-20. In Russian
63. Dobrovol'skiy GV. Poymy rek kak landshafty vysokoy plotnosti zhizni i intensivnogo pochvoobrazovatel'nogo protsessa [River floodplains as landscapes of high density of life and intensive soil-formation process]. In: *Biologicheskaya produktivnost' i krugovorot khimicheskikh elementov v rastitel'nykh soobshchestvakh* [Biological productivity and circulation of chemical elements in vegetation communities]. Bazilevich NI, Rodin LE, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1971. pp. 226-231. In Russian
64. Shepelev AI, Mazitov RG. Geologo-geomorfologicheskie osobennosti - osnova dlya organizatsii ekologicheskogo monitoringa na neftezagryaznennykh zemlyakh (na primere tsentral'noy chasti Zapadno-Sibirskoy ravniny) [Geological and geomorphological

- features as the basis of ecological monitoring organization in the oil-contaminated territories (central part of West-Siberian plain)]. In: *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya*. Materialy nauch. konf. [Principles and ways of biodiversity preservation. Proc. of the Sci. Conf.]. Zhukova LA, editor. Ioshkar-Ola: MARGU Publ.; 2004. p. 184-185. In Russian
65. Shepelev AI, Shepeleva LF, Frolov VN, Mazitov RG. K metodologii ekologicheskogo monitoringa neftezagryaznennykh zemel' taezhnoy zony Zapadnoy Sibiri [On methodology of ecological monitoring of West Siberian oil-contaminated territories in the taiga zone]. *Interesno Geo-Sibir'*. 2005;5:129-133. In Russian
 66. Il'in VB, Garmash GA. Zagryaznenie tyazhelymi metallami [Heavy metals contamination]. In: *Osnovy ispol'zovaniya i okhrany pochv Zapadnoy Sibiri* [Fundamentals of using and protecting soils in West Siberia]. Gadzhiev IM, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1989. pp. 168-186. In Russian
 67. Boynov AI. Poymennye zemli Sibiri, Dal'nego Vostoka i ikh sel'skokhozyaystvennoe ispol'zovanie [Floodplain soils of Siberia and Far East and its agriculture using]. In: *Problemy ispol'zovaniya i okhrany pochv Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Problems of using and protecting soils in Siberia and Far East]. Dobrovol'skiy GV, Afanas'eva TV, Balabko PN, Vostokova LB, Tereshina TV, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ., 1984. pp. 69-72. In Russian
 68. Tyurin VN. Otsenka stepeni transformatsii nazemnykh ekosistem (na primere poymy sredney Obi) [The estimation of transformation level of land ecosystems (the middle Ob floodplain)]. *Problemy Geografii i Ekologii Zapadnoy Sibiri – Problems of Geography and Ecology of West Siberia*. 2003;5:125-143. In Russian
 69. Kuzin PS, Babkin VI. Geograficheskie zakonomernosti gidrologicheskogo rezhima rek [Geographical regularities of hydrological river regime]. Leningrad: Hydrometeoizdat Publ.; 1979. 200 p. In Russian
 70. Malik LK. Gidrologicheskie problemy preobrazovaniya prirody Zapadnoy Sibiri [Hydrological problems of transforming the nature of Western Siberia]. Moscow: Nauka Publ.; 1978. 179 p. In Russian
 71. Burakov DA. Osnovy gidrologicheskikh prognozov ob'ema i maksimuma vesennego polovoda v lesnoy zone Zapadno-Sibirskoy ravniny [Fundamentals of hydrological forecasts of the volume and maximal discharge of the spring flood in the forest zone of the Western Siberian plain]. *Voprosy Geografii Sibiri*. 1978;11:3-55. In Russian
 72. Nikitin SP, Zemtsov VA. Izmenchivost' poley gidrologicheskikh kharakteristik v Zapadnoy Sibiri [Field variability of hydrological characteristics in West Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. 205 p. In Russian
 73. Pokrovsky OS, Shirokova LS, Kirpotin SN, Audry S, Viers J, Dupré B. Effect of permafrost thawing on organic carbon and trace element colloidal speciation in the thermokarst lakes of Western Siberia. *Biogeosciences*. 2011;8(3):565-583. doi: [10.5194/bg-8-565-2011](https://doi.org/10.5194/bg-8-565-2011)
 74. Holmes RM, McClelland JW, Peterson BJ, Tank SE, Bulugina E, Eglington TI, Gordeev VV, Gurtovaya TY, Raymond PA, Repeta DJ, Staples R, Striegl RG, Zhulidov AV, Zimov SA. Seasonal and annual fluxes of nutrients and organic matter from large rivers to the Arctic Ocean and surrounding seas. *Estuaries and Coasts*. 2012;35(2):369-382. doi: [10.1007/s12237-011-9386-6](https://doi.org/10.1007/s12237-011-9386-6)
 75. William T. Integrating landscape ecology into natural resource management. Jianguo Lui, editor. Cambridge: Cambridge University Press; 2002. 781p.
 76. Kouraev AV, Zakharova EA, Samain O, Mognard NM, Cazenave A. Ob' river discharge from TOPEX/Poseidon satellite altimetry (1992-2002). *Remote Sensing of Environment*. 2004;93(1-2):238-245. doi: [10.1016/j.rse.2004.07.007](https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.07.007)
 77. Schroeder R, Rawlins MA, McDonald KC, Podest E, Zimmermann R, Kueppers M. Satellite microwave remote sensing of North Eurasian inundation dynamics: development

- of coarse-resolution products and comparison with high-resolution synthetic aperture radar data. *Environmental Research Letters*. 2010;5(1):1-7. doi: [10.1088/1748-9326/5/1/015003](https://doi.org/10.1088/1748-9326/5/1/015003)
78. Zakharova EA, Kouraev AV, Rémy F, Zemtsov VA, Kirpotin SN. Seasonal variability of the Western Siberia wetlands from satellite radar altimetry. *Journal of Hydrology*. 2014;512:366-378. doi: [10.1016/j.jhydrol.2014.03.002](https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.03.002)
79. L'vov YuA. Teoreticheskie i metodologicheskie predposylki landshaftno-ekologicheskikh issledovaniy [Theoretical and methodological suppositions for landscape and ecological research]. In: *Chleniya pamyati L'vova* [Readings in the memory of L'vov]. Tomsk: NIIBB pri Tomskom gosuniversitete; 1995. 274 p. In Russian

Received 20 June 2016; Revised 12 August 2016;

Accepted 17 August 2016; Published 21 September 2016

Author info:

Rozhkova-Timina Inna O, Post-graduate Student, Centre of Excellence “Bio-Clim-Land”, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: inna.timina@mail.ru

Zemtsov Valeriy A, Professor, Dr. Sci. (Geog.), Head of Hydrology Department, Faculty of Geology and Geography, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: zemtsov_v@mail.ru

Vorobyev Sergey N, Cand. Sci. (Biol.), Director of Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: soil@green.tsu.ru

Kolesnichenko Larisa G, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory for Biodiversity and Ecology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: klg7777@mail.ru

Loyko Sergey V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory for Biodiversity and Ecology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: s.loyko@yandex.ru

Kirpotin Sergey N, Professor, Dr. Sci. (Biol.), Director of Centre of Excellence “Bio-Clim-Land”, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: kirp@mail.tsu.ru

Rozhkova-Timina IO, Zemtsov VA, Vorobyev SN, Kolesnichenko LG, Loyko SV, Kirpotin SN. The relevance of the contemporary landscape-ecological and biogeochemical studies of the Ob floodplain. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):182-200. doi: [10.17223/19988591/35/11](https://doi.org/10.17223/19988591/35/11)