МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2017 № 37

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

ISSN online 2311-2077
ISSN print 1998-8591

Учредитель – Томский государственный университет

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

Внесен 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, Пущино, 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); **Добротворская 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); **Лупашин В.В.** (Университет Арканзаса ведицинских 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.** (Синцзянский 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. Лелоюр; дизайн обложки Л.В. Кривцова

Подписано в печать 20.03.2017 г. Формат 70x108 1/16. Усл. печ. л. 16,9. Тираж 250 экз. Заказ № 2437. Цена свободная.

Дата выхода в свет 01.04.2017 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

© Томский государственный университет, 2017

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) kylizhskiy@yandex.ru

EDITORIAL COUNCIL

Akimova EE - Associate Editor, Tomsk State University, Tomsk, Russia
biojournaltsu@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 20.03.2017. Format 70x108 1/16. Conventional printed sheets 16,9. Circulation - 250 copies. Orders N 2437. Free price. Date of publication 01.04.2017.

36 Lenina Pr., Tomsk 634050, Russian Federation. Tel. +7 (382-2)-53-15-28. http://publish.tsu.ru. E-mail: rio.tsu@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология
2017 № 37

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Шепелев А.Г., Самохвалова Л.М. Взаимосвязи дыхания чернозема с составом органического вещества почвы в условиях центральной лесостепи Западной Сибири 6

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Эрст А.А., Зибарева Л.Н., Железниченко Т.В., Ковзунова О.В. Культура генетически трансформированных корней (*hairy roots*) *Silene roemeri* Friv. – источник получения фитоэкдистероидов 17

БОТАНИКА

Кубентаев С.А., Данилова А.Н. Оценка эколого-биологических особенностей *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и его ресурсные показатели на хребте Ивановский (Восточный Казахстан) 31
Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В. Особенности произрастания и состояние ценопопуляций *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedsch. на северной границе распространения (Свердловская область) 47
Широких П.С., Мартыненко В.Б., Зверев А.А., Бикбаев И.Г., Ибрагимов И.И., Бикбаева Г.Г., Каримова Л.Д., Баишева Э.З. Растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья 66

ЗООЛОГИЯ

Бобрецов А.В. Население мелких млекопитающих восточной части Среднего Тимана 105
Тарасов В.В. Состояние красношейной поганки *Podiceps auritus* (Aves: Podicipediformes) в азиатской части России 122

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И БИОХИМИЯ

Головацкая И.Ф., Бойко Е.В., Карначук Р.А. Роль мелатонина в регуляции ИУК-зависимых реакций растений в разных условиях освещения 144

ЭКОЛОГИЯ

Русанов А.М., Сафонов М.А. Почвенно-растительный покров асимметричных водоразделов степной зоны Волго-Уральского междуречья 161
Шереметов Р.Т., Шереметова С.А. Особенности увлажнения бассейна Томи и экологический спектр флоры (по отношению к режиму увлажнения) 178

Tomsk State University Journal of Biology
2017 № 37

CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

Shepelev AG, Samokhvalova LM. Relationship between chernozem respiration and soil organic matter composition in the central forest-steppe of Western Siberia.....21

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

Erst AA, Zibareva LN, Zheleznichenko TV, Kovzunova OV. Genetically transformed root cultures (*hairy roots*) of *Silene roemeri* Friv. as the source of phytoecdysteroids.....17

BOTANY

Kubentaev SA, Danilova AN. Evaluation of ecological and biological characteristics of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and its resource indicators on the Ridge of Ivanovo (Eastern Kazakhstan).....31
Podgaevskaya EN, Zolotareva NV. Vegetation features and cenopopulation condition of *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedsch at the northern border of their occurrence (Sverdlovsk region).....47
Shirokikh PS, Martynenko VB, Zverev AA, Bikbaev IG, Ibragimov II, Bikbaeva GG, Karimova LD, Baisheva EZ. Vegetation of abandoned fields in the Bashkir Cis-Urals.....66

ZOOLOGY

Bobretsov AV. The population of small mammals in the eastern part of the Middle Timan.....105
Tarasov VV. The current status of Asian populations of the Horned Grebe *Podiceps auritus* (Aves: Podicipediformes) in Russia.....122

PLANT PHYSIOLOGY & BIOCHEMISTRY

Golovatskaya IF, Boyko EV, Karnachuk RA. Role of melatonin in the regulation of IAA-dependent plant reaction in different lighting conditions.....144

ECOLOGY

Rusanov AM, Safonov MA. Soil and vegetation of asymmetric watersheds of the steppe zone of the Volga-Ural Interfluve.....161
Sheremetov RT, Sheremetova SA. Features of the Tom' river basin humidification and ecological spectrum of the flora (in relation to humidification regime).....178

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 6–16

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.417.7:631.433.3
doi: 10.17223/19988591/37/1

А.Г. Шепелев[1], Л.М. Самохвалова[2]

[1]Институт мерзлотоведения им. П.И. Мельникова СО РАН, г. Якутск, Россия
[2]Сибирский научно-исследовательский институт земледелия и химизации сельского хозяйства Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН, р.п. Краснообск, Россия

Взаимосвязи дыхания чернозема с составом органического вещества почвы в условиях центральной лесостепи Западной Сибири

Представлены данные полевых экспериментов и рассмотрены различные фракции легкоминерализуемого органического вещества почвы, оказывающие влияние на дыхание чернозема выщелоченного в период май–сентябрь. Суммарные потери углерода в виде CO_2 из почвы зернового агроценоза определялись поступлением свежих растительных остатков в почву и зависели в большей степени от углерода мортмассы и детрита. Для оценки зависимости изучаемых показателей использовались коэффициенты корреляции и регрессионные модели, принятые в статистическом анализе. Полученные регрессионные уравнения показали прямолинейную зависимость между дыханием почвы и фракциями легкоминерализуемого органического вещества. Результаты исследования свидетельствуют о том, что в первую очередь из состава органического вещества почвы расходуется фракция углерода мортмассы.

Ключевые слова: *дыхание почвы; углерод лабильный; углерод детрита; углерод мортмассы.*

Введение

Органическое вещество и его основной компонент – гумус представляют собой сложный динамический комплекс органических соединений, образовавшихся при разложении и гумификации остатков растительного и животного происхождения. Решающая роль в накоплении почвенного органического вещества принадлежит травянистой растительности. В сравнении с биоценозами поступление растительного вещества в почву агроценозов значительно снижается из-за его отчуждения с поля. Показано [1], что в агроценозах лесостепи в почву поступает в 3–4 раза меньше растительного вещества в сравнении с их естественными аналогами. Резкое снижение при-

хода углерода в почвы агроценозов является наиболее важным фактором, определяющим специфику процессов трансформации почвенного органического вещества и активность гетеротрофных микроорганизмов.

Установлено, что со временем после распашки целины или залежи потери гумуса постепенно замедляются и спустя несколько десятилетий его содержание в почве стабилизируется. Основная причина заключается в значительном повышении консервативности органического вещества (устойчивости к разложению) вследствие утраты большей части его легкоминерализуемой фракции. Она представлена в основном свежими и полугумифицированными растительными остатками и подвижными гумусовыми веществами. Легкоминерализуемое органическое вещество почвы (ЛОВ), содержание которого в старопахотных черноземах составляет всего лишь несколько процентов от запаса общего углерода, выполняет в почве роль своеобразного стабилизатора содержания гумуса [2–4].

Прямым и наиболее достоверным методом оценки минерализации (потерь) органического вещества почвы является регистрация потока, выделяющегося CO_2. Многочисленными исследованиями было установлено [5–11], что масштабы минерализации органического вещества в почве определяются в значительной степени гидротермическими условиями вегетационного периода, причем влияние температуры выражено значительно сильнее, чем влажности почвы. Менее изученной является роль различных фракций почвенного органического вещества в интенсивности минерализационных процессов, происходящих в почве [9, 12–15].

Цель настоящей работы – выявить зависимости между суммарными потерями углерода в форме CO_2 и фракциями ЛОВ почвы посредством решения уравнений регрессии. Также важно понять, какая из перечисленных фракций оказывает в значительной степени большее влияние на дыхание почвы в условиях центральной лесостепи Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

Исследования проводили в период 2007–2009 гг. в многофакторном полевом стационарном опыте ГНУ СибНИИЗиХ Россельхозакадемии, заложенном в 2001 г. на чернозёме выщелоченном среднесуглинистом в ОПХ «Элитное» Новосибирской области (к югу от г. Новосибирска), на левом берегу р. Оби. Географические координаты стационарного опыта: 54°55'26" с. ш., 82°57'11" в. д. В почвенно-географическом районировании исследуемая территория относится к суббореальному (умеренному) поясу Центральной лесостепной и степной областей, к Предалтайской лесостепной провинции черноземов оподзоленных, выщелоченных и серых лесных почв [16].

Почва опытного участка – чернозем выщелоченный среднемощный среднегумусный среднесуглинистый. Агрохимические показатели почвы приведены для слоя 0–28 см, содержание: гумуса – 5,8%, $N_{общ}$ – 0,30%, P_2O_5 и

K_2O (по Чирикову) – 23 и 18 мг/100 г почвы соответственно, pH – близкий к нейтральному.

Суммарные за вегетационный период (май–сентябрь) потери углерода из почвы агроценоза в виде CO_2 рассчитывали на основании показателей среднесуточной скорости продуцирования CO_2, которую измеряли на 4 парующихся делянках 1 раз в неделю в 4-кратной повторности абсорбционным методом [17].

Для определения фракций ЛОВ смешанные почвенные образцы отбирали из слоя почвы 0–25 см каждый год (в течение 3 лет) в 5-кратной повторности с 4 парующихся делянок. Образцы высушивали и пропускали через сито с диаметром ячейки 2 мм. В полученных образцах определяли содержание углерода в почве: общего – методом Тюрина в модификации Никитина [18], лабильного – в 0,1 н. NaOH вытяжке [19], детрит – по методу Ганжары и соавт. [20], мортмассы – путем отмывки негумифицированного органического вещества водой на сите с диаметром ячеек 0,25 мм [21].

Для понимания терминов, используемых в статье, приведем их определение. Детрит – промежуточные продукты разложения и гумификации источников гумуса, не связанные с минеральной частью почвы [22].

Мортмасса – свежие и полуразложившиеся остатки, не утратившие анатомического строения, отделяемые от почвы методом декантации водой на сите с диаметром ячеек 0,25 мм [23].

Статистическая обработка полученных данных проводилась в программе StatSoft STATISTICA for Windows 6.1. Данные представлены в виде средних арифметических со стандартными отклонениями.

Результаты исследования и обсуждение

Для территории России с умеренным климатом на долю вегетационного периода приходится 58–78% годовых минерализационных потерь CO_2 из почвы. Довольно значительное количество углекислого газа выделяется из почвы вне вегетационного периода [24]. Можно полагать, что в Сибири доля CO_2, приходящаяся на вегетационный период, будет существенно больше, поскольку в соответствии с ходом температуры микробиологические процессы в почве резко затухают осенью и также резко возобновляются весной.

В наших опытах (в среднем за 3 года исследований) наблюдался общий вектор дыхания почвы в агроценозе, и в зависимости от года мониторинга динамика месячных потерь $C\text{-}CO_2$ варьировала в различных пределах (табл. 1). Усредненные данные за весь период наблюдений показали, что наименьшие потери углерода зарегистрированы в мае. С установлением равновесного состояния почвы в июне эмиссия CO_2 увеличилась на 59% по сравнению с маем. Еще более значительно потери углерода возросли в июле, поскольку на этот период приходится высокая микробиологическая активность. В сравнении с июлем в августе было зафиксировано снижение

минерализационных потерь углерода из органического вещества почвы – на 17%. В сентябре эмиссия CO_2 была близка к значениям мая. Безусловно, дыхание почвы зависит от ряда других причин, существенной из которых является поступление в почву агроценоза растительных остатков, оставшихся после уборки урожая. Продукция агроценозов по сравнению с естественными растительными формациями отличается одновидовым составом растений и отчуждением значительной части продукции, что сказывается на количестве поступающего растительного материала в почву. Тем не менее оставление в агроценозе пожнивных растительных остатков способствует формированию ЛОВ почвы, которое через определённый интервал времени вовлекается в почвенные процессы, например минерализационные, и в конечном итоге обнаруживается в составе гумуса почвы [25–27].

Таблица 1 [Table 1]

Среднемесячные потери углерода из органического вещества почвы агроценоза, $C\text{-}CO_2$ кг/га
[Average carbon loss from soil organic matter of agrocenosis, $C\text{-}CO_2$ kg/ha]

Годы наблюдений [Years of observation]	Май [May]	Июнь [June]	Июль [July]	Август [August]	Сентябрь [September]	Сумма [Sum]
2007	369±78	427±65	794±214	628±193	403±130	2621±701
2008	439±100	437±101	764±135	612±125	579±192	2831±637
2009	317±62	920±264	828±305	740±311	379±72	3184±925
В среднем за 2007–2009 гг. [On average in 2007-2009]	375±91	595±127	795±176	660±227	454±147	2879±703

Примечание. Здесь и далее: ± – стандартное отклонение.
[*Note.* Here and hereinafter. ± - standard deviation].

Понятно, что со временем минерализационные потери органического вещества почвы снижаются, вызвано это постепенным истощением количества легкоминерализуемых соединений, прежде всего запасов негумифицированного органического вещества (мортмассы). Следовательно, суммарная продукция углекислого газа из почвы напрямую зависит от количества, степени разложения и времени пребывания ЛОВ в почве. Более того, как было показано ранее [3, 4], увеличение поступления растительной биомассы сопровождается некоторым повышением содержания легкоминерализуемой фракции и как следствие резким возрастанием в почве скорости процесса минерализации органического вещества, что исключает значительное накопление в ней углерода. Существует и другая точка зрения авторов [28], что почвенные системы (например, почвы под агроценозами), которые обеспечивают меньший вклад в атмосферный углекислый газ, имеют меньшие потери лабильного углерода, в результате в почве накапливается больше ор-

ганического вещества. На самом деле это не так, как было установлено [3] с помощью меченной ^{14}C соломы; накопить значительное количество углерода за счет растительных остатков в почве агроценоза невозможно вне зависимости от того, сколько поступает растительных остатков. Это связано с тем, что через определенный период аккумуляция углерода в почве практически прекращается и устанавливается равновесие между количеством поступающего в почву углерода и углерода органического вещества, теряющегося из почвы вследствие процесса минерализации.

Процесс минерализации органического вещества в почве агроценоза, осуществляемый микробной фауной, приводит к эксплицитным изменениям в составе ЛОВ почвы. Органическое вещество же в почве представлено различными по составу и происхождению фракциями и группами, имеющими отличительную устойчивость к биологическому распаду, что порой сложно определить детальные причины, воздействующие на изучаемые объекты, с помощью прямых методов. Следовательно, для определения и описания причин, влияющих в нашем случае на суммарные потери углерода, используется статистический метод.

В результате 3-летних исследований, составленных на основании измерений потока CO_2 и содержания ЛОВ почвы, было обнаружено, что суммарные потери углерода в виде CO_2 из почвы слагаются в большей степени из органического углерода ($C_{орг}$), углерода детрита ($C_{дет}$) и мортмассы ($C_{морт}$) (табл. 2).

Т а бл и ц а 2 [Table 2]

Действие фракций легкоминерализуемого органического вещества на дыхание почвы
[Effect of easily mineralized organic matter fractions on soil respiration]

Фракции легкоминерализуемого органического вещества почвы [Fractions of easily mineralized soil organic matter]	Коэффициенты корреляции фракций легкоминерализуемого органического вещества почвы с C-CO_2 [Correlation coefficients of easily mineralized soil organic matter fractions with C-CO_2]	t	p	r^2	n	Уравнения регрессии [Regression equations]
$C_{орг}$, % [Organic carbon, %]	0,6	1,6	0,19	0,4	6	y = –4355,3 + + 1930,8x
Углерод лабильный, мг/кг [Labile carbon, mg/kg]	0,4	1,0	0,37	0,2	6	–
Углерод детрита, мг/кг [Carbon in detritus, mg/kg]	0,7	2,2	0,09	0,5	6	y = 817,20 + + 1,4446x
Углерод мортмассы, мг/кг [Carbon in mortmass, mg/kg]	0,8	2,5	0,07	0,6	6	y = 1389,2 + + 2,055x

Примечание. t – критерий Стьюдента; p – уровень статистической значимости; r^2 – коэффициент детерминации; n – число наблюдений; y – дыхание почвы за период май–сентябрь, кг/га; x – фракция ЛОВ почвы, мг/кг.

[*Note.* t - Student's t-test, p - statistical significance level, r^2 - coefficient of determination, n - number of observations, y - soil respiration during the period of May-September, kg/ha, x - soil fraction mg/kg].

Средством статистического описания полученных рядов для экспериментальных данных использовалось уравнение регрессии первого порядка, так как уравнения более высоких порядков не приводили к повышению точности результатов, определяющих зависимость дыхания почвы от содержания ЛОВ.

Из приведенного материала следует, что зависимость между откликом дыхания почвы и лабильным углеродом ($C_{лаб}$) является слабой – $r^2 = 0,2$, для $C_{орг}$, $C_{дет}$ и $C_{морт}$ она составляет среднюю зависимость. Экспериментальная зависимость показателей оценивалась по коэффициентам корреляции, которые варьировали в пределах от 0,4 до 0,8 – средняя связь. Построенная модель не выявила статистически значимых связей дыхания почвы с изучаемыми фракциями ЛОВ почвы, поскольку уровни значимости больше 0,05, соответственно вклад фракций в дыхание почвы минимален. Возможно, это связано с постепенным процессом деструкции различных по степени устойчивости фракций органического вещества почвы; вначале используются легкоминерализуемые фракции, а после их утраты в процесс минерализации включаются устойчивые (трудноминерализуемые) соединения.

Регрессионные уравнения, характеризующие дыхание почвы с фракциями ЛОВ, показали прямолинейную зависимость, что указывает на существенные потери углерода в результате минерализации органического вещества почвы. В конечном итоге дыхание почвы является результатом сопряженных процессов: с одной стороны, поступлением растительного материала, а с другой – минерализацией органического вещества почвы, что согласуется с выводами зарубежных исследователей [29].

Заключение

Проведенный регрессионный анализ показал преобладание роли углерода мортмассы и детрита в суммарных потерях углерода в виде CO_2 из чернозема выщелоченного по сравнению с его лабильной фракцией. Использование статистического метода позволило в приближенном значении смоделировать влияние различных показателей почвенного органического вещества на дыхание почвы. Рассмотренные в совокупности фракции органического вещества почвы и потери CO_2 с точки зрения статистического моделирования способствовали выявить зависимости в изучаемых показателях.

Литература

1. *Титлянова А.А., Кирюшин В.И., Охинько И.П., Андриевский В.С., Афанасьев Н.А., Быкадорова Л.В., Гантимурова Н.И., Клевенская И.Л., Лебедева И.Н., Линник В.Г., Мордкович В.Г., Мордкович Г.Д., Наумов А.В., Ревенский Л.Е., Тихомирова Н.А., Фролова Р.А., Шибарева С.В., Шушуева М.Г.* Агроценозы степной зоны. Новосибирск : Наука, 1984. 246 с.
2. *Шарков И.Н.* Удобрения и проблема гумуса в почвах // Почвоведение. 1987. № 11. С. 70–81.

3. *Шарков И.Н., Букреева С.Л., Данилова А.А.* Роль легкоминерализуемого органического вещества в стабилизации запасов углерода в пахотных почвах // Сибирский экологический журнал. 1997. № 4. С. 363–368.
4. *Paterson E., Sim A.* Soil-specific response functions of organic matter mineralization to the availability of labile carbon // Global Change Biology. 2013. Vol. 19, № 5. PP. 1562–1571.
5. *Jong E., Schappert H.J.V., Macdonald K.B.* Carbon dioxide evolution from virgin and cultivated soil as affected by management practices and climate // Can. J. Soil Sci. 1974. Vol. 54, № 3. PP. 299–307.
6. *Singh J.S., Gupta S.R.* Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems // Bot. Rev. 1977. Vol. 43, № 4. PP. 449–528.
7. *Buyanovsky C.A., Wagner C.H.* Annual cycles of carbon dioxide level in soil air // Soil Sci. Soc. Am. J. 1983. Vol. 47, № 6. PP. 1139–1145.
8. *Макаров Б.Н.* Газовый режим почвы. М. : Агропромиздат, 1988. 104 с.
9. *Kurganova I.N., Kudeyarov V.N., Lopes De Gerenyu V.O.* Updated estimate of carbon balance on Russian territory // Tellus, series B: chemical and physical meteorology. 2010. Vol. 62, № 5. PP. 497–505.
10. *Lecki N.A., Creed I.F.* Forest soil CO_2 efflux models improved by incorporating topographic controls on carbon content and sorption capacity of soils // Biogeochemistry. 2016. Vol. 129. PP. 307–323.
11. *Giardina C.P., Litton C.M., Crow S.E., Asner G.P.* Warming-related increases in soil CO_2 efflux are explained by increased below-ground carbon flux // Nature Climate Change. 2014. Vol. 4. PP. 822–827.
12. *Qiao N., Schaefer D., Blagodatskaya E., Zou X., Xu X., Kuzyakov Ya.* Labile carbon retention compensates for CO_2 released by priming in forest soils // Global Change Biology. 2013. Vol. 20, № 6. PP. 1943–1954.
13. *Stockmann U., Adams M.A., Crawford J.W., Field D.J., Henakaarchchi N., Jenkins M., Minasny B., McBratney A.B., Remy de Courcelles V. de, Singh K., Wheeler I., Abbott L., Angers D.A., Baldock J., Bird M., Brookes P.C., Chenu C., Jastrow J.D., Lal R., Lehmann J., O'Donnell A.G., Parton W.J., Whitehead D., Zimmermann M.* The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2013. Vol. 164. PP. 80–99.
14. *Riley W.J., Maggi F., Kleber M., Torn M.S., Tang J.Y., Dwivedi D., Guerry N.* Long residence times of rapidly decomposable soil organic matter: application of a multi-phase, multi-component, and vertically resolved model (BAMS1) to soil carbon dynamics // Geosci. Model Dev. 2014. Vol. 7. PP. 1335–1355.
15. *Lehmann J., Kleber M.* The contentious nature of soil organic matter // Nature. 2015. Vol. 528. PP. 60–68.
16. *Почвенно-географическое* районирование СССР (в связи с сельскохозяйственным использованием земель) / отв. ред. П.А. Летунов. М. : Издательство Академии наук СССР, 1962. 422 с.
17. *Шарков И.Н.* Абсорбционный метод определения эмиссии CO_2 из почв // Методы исследований органического вещества почв. М. : Россельхозакадемия, ГНУ ВНИПТИОУ, 2005. С. 401–407.
18. *Никитин Б.А.* Метод определения гумуса почвы // Агрохимия. 1999. № 5. С. 91–93.
19. *Пономарева В.В., Плотникова Т.А.* Гумус и почвообразование. Л. : Наука, 1980. 220 с.
20. *Ганжара Н.Ф., Борисов Б.А., Шевченко А.В.* Метод определения содержания и состава мобильных форм органических веществ в почвах // Известия ТСХА. 1987. Вып. 1. С. 173–177.
21. *Шарков И.Н., Самохвалова Л.М., Шепелев А.Г.* Изучение изменений содержания лабильного органического вещества в почве при использовании ее в различных севооборотах // Проблемы рационального использования малоплодородных земель: материалы междунар. науч.-практ. конф. Омск, 2009. С. 98–102.

22. *Ганжара Н.Ф.* Почвоведение. М. : Агроконсалт, 2001. 392 с.
23. *Пулы* и потоки углерода в наземных экосистемах России / В.Н. Кудеяров, Г.А. Заварзин, С.А. Благодатский, А.В. Борисов, П.Ю. Воронин, В.А. Демкин, Т.С. Демкина, И.В. Евдокимов, Д.Г. Замолодчиков, Д.В. Карелин, А.С. Комаров, И.Н. Курганова, А.А. Ларионова, В.О. Лопес де Гереню, А.И. Уткин, О.Г. Чертов ; отв. ред. Г.А. Заварзин. М. : Наука, 2007. 315 с.
24. *Шарков И.Н.* Влияние ежегодного внесения растительных остатков на накопление органического вещества в почве (опыты с ^{14}C) // Почвоведение. 1996. № 9. С. 1073–1077.
25. *Борисов Б.А., Ганжара Н.Ф.* Географические закономерности распределения и обновления легкоразлагаемого органического вещества целинных и пахотных почв зонального ряда европейской части России // Почвоведение. 2008. № 9. С. 1071–1078.
26. *Семенов В.М., Когут Б.М.* Почвенное органическое вещество. М. : ГЕОС, 2015. 233 с.
27. *Lupwayi N.Z., Rica W.A., Clayton G.W.* Soil microbial biomass and carbon dioxide flux, under whear as influenced by tillage and crop rotation // Can. J. Soi1. Sci. 1999. Vol. 79, № 2. PP. 273–280.
28. *Фрунзе Н.И.* Интенсивность выделения диоксида углерода из чернозёма карбонатного при внесении удобрений // Агрохимия. 2007. № 2. С. 43–48.
29. *Jan van Groenigen K., Qi X., Osenberg C.W., Luo Y., Hungate B.A.* Faster Decomposition Under Increased Atmospheric CO_2 Limits Soil Carbon Storage // Science. 2014. Vol. 344. PP. 508–509.

Поступила в редакцию 12.09.2016 г.; повторно 12.11.2016 г.;
принята 26.01.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Авторский коллектив:
Шепелев Андрей Геннадиевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории криогенных ландшафтов Института мерзлотоведения им. П.И. Мельникова СО РАН (Россия, 677010, г. Якутск, ул. Мерзлотная, 36).
E-mail: carbon-shag@yandex.ru
Самохвалова Людмила Михайловна – с.н.с. лаборатории плодородия почв Сибирского научно-исследовательского института земледелия и химизации Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН (Россия, 630501, р.п. Краснообск, Новосибирская обл., а/я 356).
E-mail: ludda47@mail.ru

Shepelev AG, Samokhvalova LM. Relationship between chernozem respiration and soil organic matter composition in the central forest-steppe of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;37:6-16. doi: 10.17223/19988591/37/1 In Russian, English summary

Andrey G. Shepelev[1], Lyudmila M. Samokhvalova[2]

[1]Melnikov Permafrost Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Sakha Republic, Russian Federation
[2]Siberian Research Institute of Agriculture and Chemicals used in Agriculture, Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Novosibirsk oblast, Russian Federation

Relationship between chernozem respiration and soil organic matter composition in the central forest-steppe of Western Siberia

The aim of this work was to identify the relationship between the total loss of carbon in the form of CO_2 and fractions of easily mineralized soil organic matter (labile carbon, mortmass carbon, detritus carbon) by solving regression equations. It

was also important to understand which of the above-mentioned fractions has a greater impact on soil respiration in the central forest-steppe of Western Siberia. We carried out investigations in the period of 2007-2009, in a multivariate stationary field experiment, started in 2001 on leached chernozem in Novosibirsk oblast (south of the city of Novosibirsk), on the left bank of the Ob' river (54°55'26.6"N, 82°57'11.1"E). In the soil-geographical zoning, the studied area belongs to the subboreal zone of the Central forest-steppe and steppe areas and the Prealtay forest-steppe zone of chernozems of podzolized, leached and grey forest soils.

In our experiments (on average through 3 years of studies), we observed a general soil respiration vector in agrocenosis, and depending on the year of monitoring, variation of monthly C-CO_2 loss dynamics in different ranges. The average data for the entire period of observations showed that the smallest carbon losses were recorded in May. With the establishment of the equilibrium state of soil in June, CO_2 emissions increased by 59% compared with May. Carbon loss increased even more significantly in July, because at this period microbiological activity is at its highest. Compared with July, a decrease in carbon mineralization loss from soil organic matter by 17% was recorded in August. In September, CO_2 emission was close to the values of May. Certainly, soil respiration depends on a number of other reasons, the most significant of them being the release of plant residues left after harvesting into agrocenosis soil.

Our research shows that the dependence between the response of soil respiration and labile carbon is weak - r^2=0.2, for organic carbon, mortmass carbon and detritus carbon there exists high dependence - r^2=0.4-0.6. The experimental dependence of the parameters was evaluated by correlation coefficients, which ranged from 0.4 to 0.8 - the average relationship. The constructed model did not reveal statistically significant connection of soil respiration with the studied easily mineralized soil organic matter fractions, because the significance levels exceeded 0.05, therefore, the contribution of fractions to soil respiration was minimal. This may be due to the gradual process of destruction of soil organic matter fractions different in their degree of stability. In the beginning, easily mineralized fractions are used, and after their loss, stable compounds are included in the mineralization process. Regression equations describing soil respiration with easily mineralized organic matter fractions showed linear relationship, indicating a significant loss of carbon as a result of soil organic matter mineralization. Our regression analysis showed a predominance of the role of mortmass carbon in carbon total losses in the form of CO_2 from the leached chernozem as compared to the labile carbon fraction.

The article contains 2 Tables, 29 References.

Key words: soil respiration; labile carbon; detritus carbon; mortmass carbon.

References

1. Titlyanova AA, Kiryushin VI, Okhin'ko IP, Andrievskiy VS, Afanas'ev NA, Bykadorova LV, Gantimurova NI, Klevenskaya IL, Lebedeva IN, Linnik VG, Mordkovich VG, Mordkovich GD, Naumov AV, Revenskiy LE, Tikhomirova NA, Frolova RA, Shibareva SV, Shushueva MG. Agrotsenozy stepnoy zony [Agrocenoses of steppe zone]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 246 p. In Russian
2. Sharkov IN. Udobreniya i problema gumusa v pochvakh [Fertilizers and the problem of humus in soil]. *Pochvovedenie.* 1987;11:70-81. In Russian
3. Sharkov IN, Bukreeva SL, Danilova AA. Rol' legkomineralizuemogo organicheskogo veshchestva v stabilizatsii zapasov ugleroda v pakhotnykh pochvakh [Role of easily mineralized organic matter in the stabilization of carbon stocks in arable soils]. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal.* 1997;4:363-368. In Russian

4. Paterson E, Sim A. Soil-specific response functions of organic matter mineralization to the availability of labile carbon. *Global Change Biology*. 2013;19:1562-1571. doi: 10.1111/gcb.12140
5. Jong E, Schappert HJV, Macdonald KB. Carbon dioxide evolution from virgin and cultivated soil as affected by management practices and climate. *Can. J. Soil Sci.* 1974;54(3):299-307. doi: 10.4141/cjss74-039
6. Singh JS, Gupta SR. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.* 1977;43(4):449-528. doi: 10.1007/BF02860844
7. Buyanovsky CA, Wagner CH. Annual cycles of carbon dioxide level in soil air. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1983;47(6):1139-1145. doi: 10.2136/sssaj1983.03615995004700060016x
8. Makarov BN. Gazovyy rezhim pochvy [Gas regime of soil]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1988. 104 p. In Russian
9. Kurganova IN, Kudeyarov VN, Lopes De Gerenyu VO. Updated estimate of carbon balance on Russian territory. *Tellus, series B: chemical and physical meteorology.* 2010;62(5):497-505. doi: 10.1111/j.1600-0889.2010.00467.x
10. Lecki NA, Creed IF. Forest soil CO_2 efflux models improved by incorporating topographic controls on carbon content and sorption capacity of soils. *Biogeochemistry*. 2016;129:307-323. doi: 10.1007/s10533-016-0233-5
11. Giardina CP, Litton CM, Crow SE, Asner GP. Warming-related increases in soil CO_2 efflux are explained by increased below-ground carbon flux. *Nature Climate Change*. 2014;4:822-827. doi: 10.1038/nclimate2322
12. Qiao N, Schaefer D, Blagodatskaya E, Zou X, Xu X, Kuzyakov Ya. Labile carbon retention compensates for CO_2 released by priming in forest soils. *Global Change Biology*. 2013;20(6):1943-1954. doi: 10.1111/gcb.12458
13. Stockmann U, Adams MA, Crawford JW, Field DJ, Henakaarchchi N, Jenkins M, Minasny B, McBratney AB, Remy de Courcelles V, Singh K, Wheeler I, Abbott L, Angers DA, Baldock J, Bird M, Brookes PC, Chenu C, Jastrow JD, Lal R, Lehmann J, O'Donnell AG, Parton WJ, Whitehead D, Zimmermann M. The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2013;164:80-99. doi: 10.1016/j.agee.2012.10.001
14. Riley WJ, Maggi F, Kleber M, Torn MS, Tang JY, Dwivedi D, Guerry N. Long residence times of rapidly decomposable soil organic matter: application of a multi-phase, multi-component, and vertically resolved model (BAMS1) to soil carbon dynamics. *Geosci. Model Dev*. 2014;7:1335-1355. doi: 10.5194/gmd-7-1335-2014
15. Lehmann J, Kleber M. The contentious nature of soil organic matter. *Nature*. 2015;528:60-68. doi: 10.1038/nature16069
16. *Pochvenno-geograficheskoe rayonirovanie SSSR (v svyazi s sel'skokhozyaystvennym ispol'zovaniem zemel')* [Soil-geographical regionalization of the USSR (in connection with the use of agricultural land)]. Letunov PA, editor. Moscow: Akademiya nauk SSSR Publ.; 1962. 422 p. In Russian
17. Sharkov IN. Absorbtsionnyy metod opredeleniya emissii SO2 iz pochv [Absorption method for the determination of CO_2 emissions from soils]. In: *Metody issledovaniy organicheskogo veshchestva pochv* [Research methods of soil organic matter]. Moscow: Rosselhozakademiya, GNU VNIPTIOU Publ.; 2005. pp. 401-407. In Russian
18. Nikitin BA. Metod opredeleniya gumusa pochvy [Method for determination of soil humus]. *Agrokhimiya.* 1999;5:91-93. In Russian
19. Ponomareva VV, Plotnikova TA. Gumus i pochvoobrazovanie [Humus and Soil Formation]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. 220 p. In Russian
20. Ganzhara NF, Borisov BA, Shevchenko AV. Metod opredeleniya soderzhaniya i sostava mobil'nykh form organicheskikh veshchestv v pochvakh [Method of determining the content and composition of mobile forms of organic matter in soils]. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy.* 1987;1:173-177. In Russian

21. Sharkov IN, Samokhvalova LM, Shepelev AG. Izuchenie izmeneniy soderzhaniya labil'nogo organicheskogo veshchestva v pochve pri ispol'zovanii ee v razlichnykh sevooborotakh [Study of changes in the content of labile organic matter in soil when using it in various crop rotations]. In: *Problemy ratsional'nogo ispol'zovaniya maloplodorodnykh zemel':* Materialy mezhdunar. nauchno-prakt. konf. [Problems in the rational use of marginal land. Proc. of the Int. Res. and Pract. Conf. (Omsk, Russia, 28-29 April, 2009)]. Omsk: Omsk Publ.; 2009. pp. 98-102. In Russian
22. Ganzhara NF. Pochvovedenie [Soil Science]. Moscow: Agrokonsalt Publ.; 2001. 392 p.
23. Kudeyarov VN, Zavarzin GA, Blagodatskiy SA, Borisov AV, Voronin PY, Demkin VA, Demkina TS, Evdokimov IV, Zamolodchikov DG, Karelin DV, Komarov AS, Kurganova IN, Larionova AA, Lopes de Gerenyu VO, Utkin AI, Chertov OG. Puly i potoki ugleroda v nazemnykh ekosistemakh Rossii [Pools and fluxes of carbon in terrestrial ecosystems of Russia]. Zavarzin GA, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2007. 315 p. In Russian
24. Sharkov IN. Vliyanie ezhegodnogo vneseniya rastitel'nykh ostatkov na nakoplenie organicheskogo veshchestva v pochve (opyty s ^{14}C) [Impact of annual crop residues on the accumulation of organic matter in soil (experiments with ^{14}C)]. *Pochvovedenie.* 1996;9:1073-1077. In Russian
25. Borisov BA, Ganzhara NF. Geographical features of the distribution and renewal of easily decomposable organic matter in virgin and arable zonal soils of European Russia. *Eurasian Soil Science*. 2008;41(9):946-952. doi: 10.1134/S1064229308090056
26. Semenov VM, Kogut BM. Pochvennoe organicheskoe veshchestvo [Soil organic matter]. Moscow: GEOS Publ.; 2015. 233 p. In Russian
27. Lupwayi NZ, Rica WA, Clayton GW. Soil microbial biomass and carbon dioxide flux, under whear as influenced by tillage and crop rotation. *Can. J. Soi1. Sci.* 1999;79(2):273-280. doi: 10.4141/S98-052
28. Frunze NI. Intensivnost' vydeleniya dioksida ugleroda iz chernozema karbonatnogo pri vnesenii udobreniy [Intensity of the emission of carbon dioxide from carbonate chernozem with fertilizer]. *Agrokhimiya.* 2007;2:43-48. In Russian
29. Jan van Groenigen K, Qi X, Osenberg CW, Luo Y, Hungate BA. Faster Decomposition Under Increased Atmospheric CO_2 Limits Soil Carbon Storage. *Science*. 2014;344:508-509. doi: 10.1126/science.1249534

Received 12 September 2016; Revised 12 November 2016;
Accepted 26 January 2017; Published 25 March 2017.

Author info:
Shepelev Andrey G, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Cryogenic Landscapes, Melnikov Permafrost Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 36 Merzlotnaya Str., Yakutsk 677010, Sakha Republic, Russian Federation.
E-mail: carbon-shag@yandex.ru
Samokhvalova Lyudmila M, Senior Researcher, Laboratory of Soil Fertility, Siberian Research Institute of Agriculture and Chemicals used in Agriculture, Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences, PO box 356, Krasnoobsk 630501, Novosibirsk oblast, Russian Federation.
E-mail: ludda47@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 17–30

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 58.085; 573.6
doi: 10.17223/19988591/37/2

А.А. Эрст[1], Л.Н. Зибарева[2], Т.В. Железниченко[1], О.В. Ковзунова[3]

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия
[2] Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия
[3] ГНУ Центральный ботанический сад НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

Культура генетически трансформированных корней (*hairy roots*) *Silene roemeri* Friv. – источник получения фитоэкдистероидов

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-54-04083 Бел_мол_а.

Методом Agrobacterium-опосредованной трансформации получена культура hairy roots экдистероидсодержащего вида Silene roemeri. Проведен биохимический анализ полученной культуры на содержание экдистероидов методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Установлено, что в процессе культивирования происходит биосинтез более 20 экдистероидов. Обнаружен ряд как неполярных, так и среднеполярных экдистероидов. Оценка уровней мажорного экдистероида 20-гидроксиэкдизона показала, что его содержание составляет 0,1%. Использование культур hairy roots S. roemeri является перспективной системой для изучения путей биосинтеза и локализации фитоэкдистероидов, а также способов усиления их продукции.

Ключевые слова: *культура in vitro; ВЭЖХ; 20-гидроксиэкдизон; лекарственные растения.*

Введение

Культуры клеток, тканей и органов растений являются все более востребованными альтернативными источниками ценных вторичных метаболитов и используются для биосинтеза целого ряда веществ. Одним из относительно новых источников в биотехнологии получения БАВ растений является культура *hairy roots* («бородатые корни») – культура корней, полученная с помощью почвенной бактерии *Agrobacterium rhizogenes*, способной вызывать у многих видов растений болезнь корней, проявляющуюся в их неконтролируемом разрастании и ветвлении [1]. Генетическая трансформация до-

стигается за счет встройки *rolB* генов с помощью Ri-плазмиды *A. rhizogenes* в геном растительной клетки. Данный ген кодирует тирозин-фосфатазу и используется для модуляции процессов вторичного метаболизма в культурах растительных клеток, стимулируя или ингибируя его [2].

В настоящее время разработаны некоторые технологии получения экдистероидов биотехнологическими методами (культуры клеток, тканей, трансформированных корней) [3]. В культуре клеток могут синтезироваться 20-гидроксиэкдизон (20Е) и некоторые другие компоненты вторичного метаболизма у родов *Ajuga, Serratula, Rhaponticum, Pteridium, Polypodium* [4–7]. В ряде работ [8, 9] показано, что содержание экдистероидов в культуре клеток на порядок ниже, чем в природе. При продолжительном культивировании снижается общее содержание и изменяется долевое соотношение между индивидуальными соединениями. Кроме того, синтезируются неидентифицированные экдистероиды. Содержание 20Е в культуре клеток для разных видов составляет от 0,001–0,01% у *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin [6] до 0,4–0,5% у *Serratula coronata* L., 0,7% у *Ajuga reptans* L. [4] и 0,4% у *Ajuga lobata* (D. Don) Kuntze [5]. Успешные результаты получены также с культурами клеток из заростков *Polypodium vulgare* L., производящими до 0,7% 20Е [7]. В ряде работ [8, 10] отмечено, что каллусные и суспензионные культуры экдистероидсодержащих видов синтезируют меньшее количество экдистероидов, чем культуры *hairy roots*, и для их биосинтеза требуется тканевая специализация. Эффективность использования культуры *hairy roots* показана для таких экдистероидсинтезирующих растений, как *Ajuga turkestanica* Briq. [11], *A. reptans* [12], *Serratula tinctoria* L. [13].

Представители многочисленного рода *Silene* L. (Caryophyllaceae), отличающиеся разнообразием структур и высокими уровнями экдистероидов, могут служить исходными объектами для культивирования каллусных культур и культуры *hairy roots*. Одним из видов суперпродуцентов фитоэкдистероидов является *Silene roemeri* Friv. Экдистероиды в *S. roemeri* впервые выявлены разработанным способом на основе хроматографического анализа экстрактов семян [14]. Выделенные экдистероиды из интродуцированных растений идентифицированы как 20-гидроксиэкдизон, 2-дезокси-20-гидроксиэкдизон, полиподин В.

Цель работы – получение культуры *hairy roots Silene roemeri* и изучение содержания фитоэкдистероидов в данной культуре.

Материалы и методики исследования

Методы получения и поддержания культуры hairy roots. Объектом исследования является *Silene roemeri*. Семена *S. roemeri* получены от растений, произрастающих на экспериментальном участке Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (СибБС ТГУ). Этот вид является суперпродуцентом экдистероидов.

Для получения асептической культуры семена стерилизовали в 20%-ном растворе «Domestos» с последующим трехкратным промыванием стерильной дистиллированной водой и помещали на 0,6%-ный водный раствор агар-агара для проращивания. Условия культивирования семян – фотопериод 16/8 свет/темнота, 24±2°С.

Штамм *Agrobacterium rhizogenes* А-4 RT получен из группы специализированного метаболизма корней Института физиологии растений РАН (г. Москва) в 2014 г. Культивирование проводили в чашках Петри на среде YEB, г/л: дрожжевой экстракт – 1, мясо-пептонный бульон – 5, сахароза – 6,6, $MgSO_4 \times 7H_2O$ – 3, агар – 7, pH = 7. Условия поддержания и сохранения культур: в темноте, первые двое суток при температуре +26°С, далее 28 суток при температуре +7°С.

Трансформацию растений *S. roemeri* проводили по следующей схеме: стерильные проростки делили на лист, гипокотиль, корень, каждый тип экспланта делили на несколько частей и накалывали иголкой инсулинового шприца. Затем их инокулировали в течение 24 ч в жидкой питательной среде Мурасиге–Скуга (MS) [15], содержащей суспензию агробактерий *A. rhizogenes* суточного возраста. После экспозиции инокуляты промывали стерильной средой ½ MS и помещали для проявления трансформации на агаризованную среду ½ MS с добавлением антибиотика – 500 мг/л цефотаксима. Через 3 недели после появления розетки корней их отделяли и пересаживали на ту же питательную среду с цефотаксимом (500 мг/л) для элиминирования бактерий. Повторную пересадку кончиков корней проводили на среду с 250 мг/л цефотаксима.

Hairy roots культивировали на среде Гамборга (B_5) [16] с добавлением 500 мг/л гидролизата казеина с интервалом 35 дней. Для пересадки брали примерно 200 мг сырой биомассы корней и помещали в конические колбы объемом 250 мл в 100 мл среды. pH доводили до 5,8 до автоклавирования. Условия культивирования: в темноте при 24±2°С и постоянном перемешивании при 90 об/мин («Elmi, S-3-02L», Латвия).

В работе по оценке параметров роста и уровня биосинтеза вторичных метаболитов использована только одна линия *hairy root*s – *hairy roots S. roemeri*, полученная из частей корня.

Сырую массу определяли после промывания корней от питательной среды под проточной водой и просушивания фильтровальной бумагой. Сухую биомассу определяли после высушивания корней при 100°С до постоянной массы. Индекс роста рассчитывали по формуле [17]

$$I = \frac{(m_{\max} - m_0)}{m_0},$$

где m_0 и $m_{\max}$ – масса корней в начале и конце культивирования соответственно.

Наблюдения за параметрами роста культуры *hairy roots* проводили после 4-го и 5-го пассажей, для расчета индекса роста фиксировали сырую и сухую биомассу корней в начале и конце культивирования. Эксперименты прово-

дили в двух повторностях. Статистическую обработку результатов и анализ полученных данных выполняли с использованием программы Microsoft Excel 7.0 и StatSoft STATISTICA 6.0 (LSD-test). Данные представлены в виде средних значений с доверительными интервалами, статистическая значимость различий определялась по Стьюденту ($p < 0,05$). Графики построены в программе Microsoft Excel 7.0.

Методы исследования биологически активных веществ растений. Экстракты из культур *hairy roots* получены методом перколяции 70%-ным раствором этанола с последующим концентрированием с помощью ротационного испарителя («IKA RV 10 digital», Германия). Влажность сырья определяли на анализаторе влажности («ANB ML-50», Япония).

Анализ содержания фитоэкдистероидов осуществляли в лаборатории фитохимии СБС методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. ВЭЖХ/УФ анализ выполнен на жидкостном хроматографе («Shimadzu LC20», Япония) с диодноматричным детектором. Хроматографическая колонка Perfect Sil Target ODS-3; 4,6×250 мм, размер зерна сорбента – 5 мкм, элюирование смесью ацетонитрила и изопропилового спирта (3:2; 5:2, v/v) в градиенте 0,1%-ной трифторуксусной кислоты от 15 до 35%. Скорость элюирования – 1 мл/мин. Аналитическая длина волны λ_{max} = 254 нм для регистрации фитоэкдистероидов, время анализа 60 мин. Для нормально фазовой ВЭЖХ использовали следующую хроматографическую систему: подвижная фаза – циклогексан-изопропиловый спирт – вода (100:40:2.5, v/v), колонка Target 100 Sil.

Для построения калибровочной кривой использовали смесь стандартных образцов 4 компонентов, включая 20Е. Смеси готовили путем разбавления 96%-ным этиловым спиртом. Концентрации 20Е в подготовленных смесях составили: 0,325; 0,1625; 0,08125 мг/мл. Отдельно снимали хроматограмму 20Е с концентрацией 1 мг/мл. Полученные данные имеют хорошую сходимость с хроматограммами смесей и были использованы при построении калибровочной кривой и уравнения для расчета содержания экдистероидов. Расчет содержания экдистероидов осуществляли на основе площади пика 20Е в анализируемом образце экстракта и по уравнению кривой.

Кроме того, этанольные экстракты анализировали качественно на пластинках для тонкослойной хроматографии (ТСХ), силикагель 60 F254 25 TLC, 20×20 см (алюминий) Merck в системе растворителей хлороформ – этанол в соотношении 3:1 (v:v).

Результаты исследования и обсуждение

Состав и содержание экдистероидов представителей рода *Silene* являются видоспецифичными и в значительной степени зависят от места произрастания, стадии развития и условий выращивания [14]. По этой причине использование культуры клеток и органов растений является важным альтернативным источником получения суммы и отдельных экдистероидов смолевок, а также модельной системой для изучения путей их биосинтеза.

Трансформацию частей проростков *S. roemeri* наблюдали через 2 недели после инокуляции эксплантов со штаммами *A. rhizogenes* A-4 RT. Культура *hairy roots* идентифицирована по морфологическому признаку: на эксплантах развивались тонкие ветвящиеся корни 5–12 мм длиной. Полученные «бородатые корни» (рис. 1) культивировали на протяжении четырех пассажей, после чего проводили оценку параметров роста и развития. Индексы роста по сырой и сухой биомассе на 4-м и 5-м пассажах статистически значимо не различались ($p < 0,05$) (табл. 1).

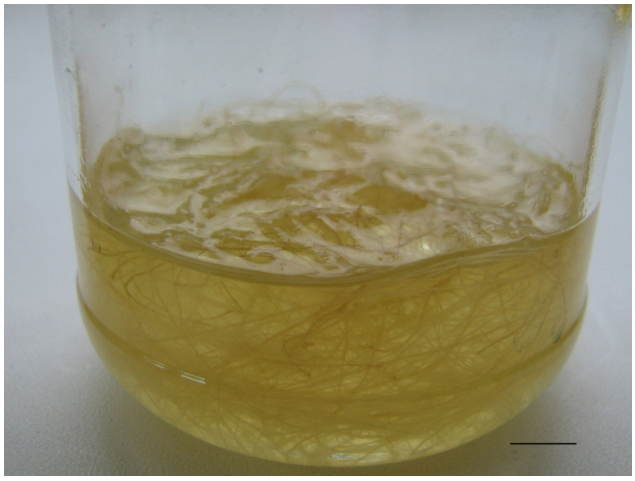


Рис. 1. Культура *hairy roots Silene roemeri* на среде B_5, дополненной 500 мг/л гидролизата казеина. Масштаб: 1 см. Автор: А.А. Эрст
[**Fig. 1.** *Hairy roots Silene roemeri* in B_5 medium with an addition of 500 mgl^{-1} casein hydrolyzate. Scale: 1 cm. Photo by AA Erst]

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Индексы прироста биомассы культуры *hairy roots Silene roemeri*
[Growth index of *hairy roots Silene roemeri*]

№ пассажа [Subculture cycle №]	Сырая биомасса [Wet biomass]	Сухая биомасса [Dry biomass]
4	8,3±1,4a	8,1±1,8a
5	9,6±1,9a	9,0±1,5a

Примечание. Значения, за которыми следуют одинаковые буквы в колонке, статистически значимо не различаются ($p<0,05$, LSD-test).
[*Note*. Values, followed by the same letters in columns are not significantly different from each other ($p<0.05$, LSD-test)].

Идентификация экдистероидов в этанольных экстрактах культур hairy roots методом ВЭЖХ. С целью обнаружения и качественной идентификации экдистероидов *hairy roots S. roemeri* предварительно изучено хроматографическое поведение стандартов экдистероидов в трех системах растворителей – подвижных фазах (табл. 2) как в режиме нормально-фазовой (НФ), так и обращенно-фазовой (ОФ) высокоэффективной жидкостной хроматографии.

Таблица 2 [Table 2]

Времена удерживания стандартов экдистероидов при использовании разных подвижных фаз
[Retention times of ecdysteroid standards using different mobile phases]

Экдистероиды [Ecdysteroids]	Время удерживания, мин [Retention times, min]		
	Система 1 [System 1]	Система 2 [System 2]	Система 3 [System 3]
Туркестерон [Turkesterone]	11,78	11,92	–
Интегристерон А [Integristerone A]	16,95	15,43	61,7
Полиподин В [Polypodine B]	18,72	19,61	32,8
20-Гидроксиэкдизон [20-hydroxyecdysone]	19,31	20,03	31,8
Экдизон [Ecdysone]	29,81	28,72	23,6
2-Дезокси-20-гидроксиэкдизон [2-deoxy-20-hydroxyecdysone]	33,21	31,93	17,2
2-Дезоксиэкдизон [2-deoxy ecdysone]	43,94	42,96	13,5

Примечание. Система 1: ОФ – ацетонитрил – изопропанол (3:2, v/v) в 0,1%-ной трифторуксусной кислоте, градиент от 15 до 35%; система 2: ОФ – ацетонитрил – изопропанол (5:2, v/v) в 0,1%-ной трифторуксусной кислоте, градиент от 15 до 35%; система 3: НФ – циклогексан-изопропиловый спирт – вода (100:40:2.5, v/v), колонка Target 100 Sil.
[*Note.* System 1: RP - acetonitrile-isopropanol (3:2, v/v) in 0.1% trifluoroacetic acid gradient from 15 to 35%; System 2: RP - acetonitrile-isopropanol (5:2, v/v) in 0.1% trifluoroacetic acid gradient from 15 to 35%; System 3: NP - ciclohexane-isopropanol-water (100:40:2.5, v/v) column Target 100 Sil].

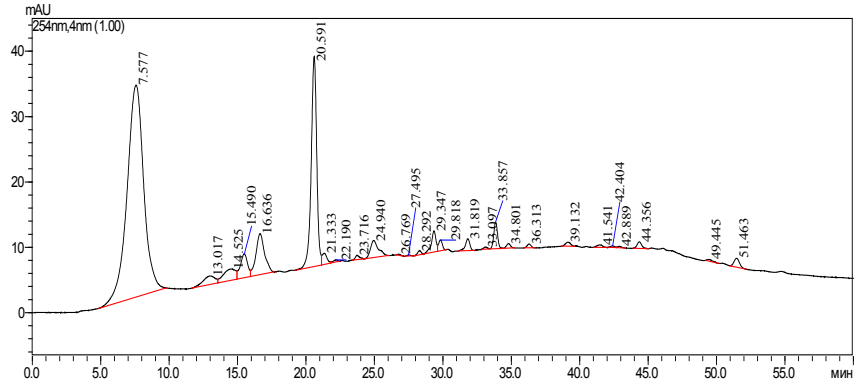
Таблица 3 [Table 3]

Хроматографические характеристики этанольного экстракта культуры *hairy roots Silene roemeri*
[Chromatographic characteristics of ethanol extract of *hairy roots Silene roemeri*]

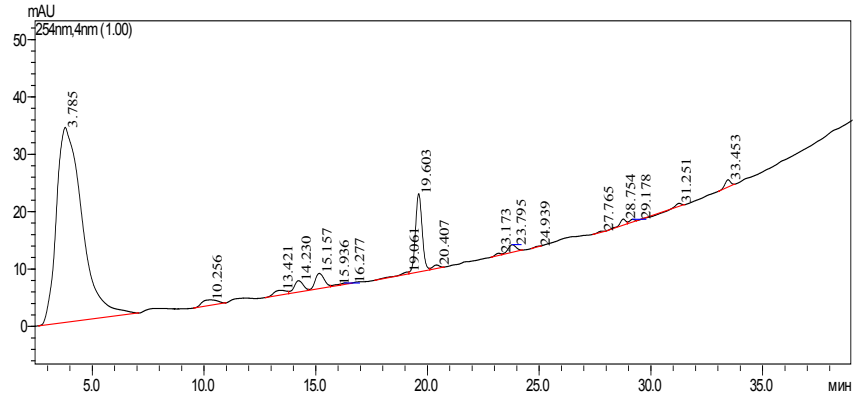
№ п/п	Время удерживания, мин [Retention times, min]	Площадь пика, % [Peak area, %]	Длина волны (λ), нм [Wave length (λ), nm]	Идентифицированные экдистероиды [Ecdysteroids]
1	15,228	4,3569	246	Интегристерон А [Integristerone A]
2	16,636	5,7794	242	НИДЭ [UNIE]
3	20,591	18,7731	246	20-Гидроксиэкдизон [20-hydroxyecdysone]
4	22,190	0,1588	245	НИДЭ [UNIE]
5	23,716	0,3050	243	НИДЭ [UNIE]
6	24,940	2,1618	242	НИДЭ [UNIE]
7	28,292	0,2343	243	НИДЭ [UNIE]
8	29,347	1,5694	242	НИДЭ [UNIE]
9	29,818	0,6600	244	НИДЭ [UNIE]
10	31,819	0,8493	243	2-Дезокси-20-гидроксиэкдизон [2-deoxy-20-hydroxyecdysone]
11	33,857	1,6169	244	НИДЭ [UNIE]
12	34,801	0,3000	243	НИДЭ [UNIE]
13	36,313	0,2480	242	НИДЭ [UNIE]
14	39,132	0,3231	242	НИДЭ [UNIE]
15	39,85	0,3962	242	НИДЭ [UNIE]
16	41,541	0,2087	242	НИДЭ [UNIE]
17	42,404	0,1002	242	2-Дезоксиэкдизон [2-deoxy ecdysone]
18	42,889	0,0857	242	НИДЭ [UNIE]
19	44,356	0,4915	240	НИДЭ [UNIE]
20	46,129	0,1570	242	НИДЭ [UNIE]
21	51,463	0,7854	242	НИДЭ [UNIE]

Примечание. НИДЭ – неидентифицированные экдистероиды.
[*Note*. UNIE - unidentified ecdysteroids].

В процессе подбора хроматографических условий для разделения экстрактов использовали систему 2 вследствие лучшего разделения экдистероидов и меньшего времени анализа. Полученные хроматограммы представлены на рис. 2–3. Проведенные хроматографические исследования качественного состава концентрированных экстрактов свидетельствуют о том, что в культурах *hairy roots*, полученных в подобранных условиях, происходит биосинтез как полярных, так и неполярных экдистероидов (табл. 3).



a



b

Рис. 2. ВЭЖХ этанольного экстракта *hairy roots Silene roemeri*:
a – на 4-м пассаже; *b* – на 5-м пассаже
[**Fig. 2.** HPLC of ethanol extract of *hairy roots Silene roemeri*: *a* - 4th subculture cycle;
b - 5th subculture cycle. On the X-axis - Time, min; on the Y-axis - Optical density, mAU]

Максимумы поглощения пиков 240–246 нм (см. рис. 2, 3, табл. 3) свидетельствуют об экдистероидной природе соединений, обусловленных наличием α,β-ненасыщенной кетогруппировки в структуре экдистероидов.

Согласно данным ВЭЖХ в экстрактах *hairy roots S. roemeri* на 4-м и 5-м пассажах обнаружены интегристерон А, 20Е, 2-дезокси-20Е, 2-дезоксиэкди-

зон и ряд неидентифицированных экдистероидов. Оценка уровня мажорного экдистероида 20Е показала, что в целом во всех образцах он составляет 0,1%.

В ряде работ показано, что культура *hairy roots* является наиболее эффективной системой для биосинтеза вторичных метаболитов, в том числе и экдистероидов. Так, T. Matsumoto и N. Tanaka отмечали, что в линиях *hairy roots A. reptans* Ar-4 и Ar-19 синтезируется 0,15 и 0,085% 20Е, в то время как в корнях интактных растений его содержание составляет 0,03% [12]. Для другого вида рода *Ajuga – A. multiflora* Bunge – также показано, что в генетически трансформированных корнях содержание 20Е превышает в 10 раз его количество в интактных растениях [18].

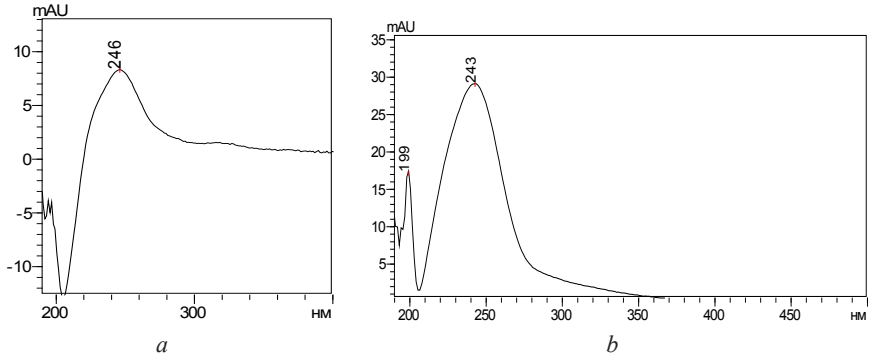


Рис. 3. УФ-спектры экдистероидов *hairy roots Silene roemeri*:
a – на 4-м пассаже; *b* – на 5-м пассаже
[**Fig. 3.** UV spectra of ecdysteroids of *hairy roots Silene roemeri*: *a* - 4th subculture cycle;
b - 5th subculture cycle. On the X-axis - Wavelength, nm; on the Y-axis - Optical density, mAU]

Важным является и то, что генетически трансформированные корни сохраняют способность к синтезу вторичных метаболитов, специфичных для корней растения донора. Так, для ценного лекарственного растения *Hedysarum theinum* Krasnob. выявлено, что составы вторичных метаболитов генетически трансформированных корней и корней проростков практически идентичны [19]. В наших исследованиях также показано, что культура *hairy roots S. roemeri* синтезирует экдистероиды, характерные для данного вида. При этом уровень биосинтеза 20Е ниже, чем в интактном растении *S. roemeri* (0,8% в надземной части, 0,2% в корнях) [13]. Однако нами установлено, что в культуре *hairy roots* синтезируется более разнообразный состав экдистероидов (до 21), чем в целых растениях *S. roemeri*. В работах по культивированию *in vitro A. turkestanica* показано, что состав экдистероидов зависит от применяемой биотехнологической системы. Так, в суспензионной культуре данного вида синтезируется только 20Е, в то время как в культуре *hairy roots* обнаружены 20Е, туркестерон, циастерон, циастерон 22-ацетат [11]. Для интактных растений *Serratula quinquefolia* Bieb. ex Willd показана

возможность изменения в направлении биосинтеза экдистероидов и концентрации отдельных экдистероидов при выращивании в различных условиях. Например, происходит переключение биосинтеза экдистероидов с 20Е преимущественно на инокостерон в листья культивируемых растений по сравнению с дикорастущими [20]. Перспективность использования культуры *hairy roots* также подтверждается ее высокой стабильностью по сравнению с каллусной и суспензионной культурами. Например, для *Hyoscyamos muticus* L. показана высокая биосинтетическая способность на протяжении 15 лет культивирования [21]. Следует отметить, что не все системы *hairy roots* экдистероидсодержащих растений способны к биосинтезу экдистероидов. Так, E. Skala et al. отмечено, что культура *hairy roots Rh. carthamoides* – вида, широко используемого как источник фитоэкдистероидов, не синтезирует данную группу вторичных метаболитов [22].

Известно, что уровень биосинтеза вторичных метаболитов растений в культуре *in vitro*, как правило, ниже, чем в исходном растении. С другой стороны, технология *in vitro* позволяет регулировать накопление биологически активных веществ, оптимизируя питательную среду путем добавления в нее гормонов, элиситоров, предшественников синтеза и подбирая условия культивирования [23]. Так, добавление ацетата натрия (150 мг $л^{-1}$), мевалоновой кислоты (15 или 150 мг $л^{-1}$) и метилжасмоната увеличивало содержание 20Е примерно вдвое для культуры *in vitro A. turkestanica* по сравнению с интактными культурами [11]. В работе N. Reixach et al. на заростках *P. vulgare* в культуре *in vitro* показано, что погружение заростков в воду 45°С при продолжительности воздействия 10 ч приводило к увеличению биосинтеза экдистероидов в 15–23 раза [7]. Период культивирования также оказывает влияние на уровень биосинтеза экдистероидов. Для *A. turkestanica* показано, что содержание 20Е достоверно увеличивалось в процессе культивирования от 4-го к 7-му пассажу [11]. А содержание 20Е в каллусных культурах разных типов эксплантов *S. coronata* изначально составило 0,001–0,04%, и лишь на десятый год культивирования его содержание в штаме GI 1.1 достигло 0,4% [4]. Результаты нашего исследования и анализ литературных данных свидетельствуют о возможности как устойчивого производства метаболически активных фитоэкдистероидов через системы *in vitro*, так и усиления их биосинтеза.

Заключение

Получена культура *hairy roots* экдистероидсодержащего вида *Silene roemeri*. Оптимизирована методика обнаружения и качественной идентификации экдистероидов в культурах *hairy roots S. roemeri*. Методом ВЭЖХ показано, что данная культура синтезирует 21 экдистероид. По уровню накопления 20Е (0,1%) *hairy roots S. roemeri* можно отнести к культурам с высокой биосинтетической активностью. Проведенные исследования подтверждают перспективность использования данной биотехнологической

системы для более глубокого изучения путей биосинтеза и локализации экдистероидов растений и способов усиления их продукции.

Литература

1. *Roychowdhury D., Majumder A., Jha S. Agrobacterium rhizogenes*-mediated transformation in medicinal plants: prospects and challenges // Biotechnology for Medicinal Plants / ed. by S. Chandra et al. Berlin Heiderberg : Springer-Verlag, 2013. PP. 29–68. doi: 10.1007/978-3-642-29974-2_2
2. *Bulgakov V.P., Gorpenchenko T.Y., Veremeichik G.N., Shkryl Y.N., Tchernoded G.K., Bulgakov D.V., Aminin D.L., Zhuravlev Y.N.* The *rolB* gene suppresses reactive oxygen species in transformed plant cells through the sustained activation of antioxidant defense // Plant Physiology. 2012. Vol. 158. PP. 1371–1381. doi: 10.1104/pp.111.191494
3. *Thiem B., Kikowska M., Malinski M.P., Kruszka D., Napierala M., Florek E.* Ecdysteroids: production in plant *in vitro* cultures // Phytochemistry Reviews. 2016. PP. 1–20. doi: 10.1007/s11101-016-9483-z [Electronic resource]
4. *Филлипова В.Н., Володина С.О., Смоленская И.Н., Зоринянц С.Э., Володина В.В.* Экдистероиды в культурах клеток *Serratula coronata* и *Ajuga reptans* // Химия растительного сырья. 2002. № 1. С. 57–62.
5. *Qian J., Yang Y., Li X., Chi D.* 20-hydroxyecdysone accumulation and regulation in *Ajuga lobata* D. Don suspension culture // Bioscience, Biotechnology and Biochemistry. 2016. Vol. 80, № 3. PP. 591–599. doi: 10.1080/09168451.2015.1116921
6. *Орлова И.В., Лукша В.Г., Володин В.В., Носов А.М.* Синтез экдистероидов в растениях и культурах клеток *Rhaponticum carthamoides* Willd.(Iljin) // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 6. С. 907–912.
7. *Reixach N., Lafont R., Camps F., Casas J.* Biotransformations of putative phytoecdysteroid biosynthetic precursors in tissue cultures of *Polypodium vulgare* // European Journal of Biochemistry. 1999. Vol. 266. PP. 608–615.
8. *Corio-Costet M.-F., Chapuis L., Delbecque J.-P. Serratula tinctoria* L. (Dyer's Savory): *in vitro* culture and the production of ecdysteroids and other secondary metabolites // Biotechnology in Agriculture and Forestry. Medicinal and Aromatic Plants IX / ed. by Y.P.S. Bajaj. 1996. Vol. 37. PP. 384–401.
9. *Chamnipa N., Thanonkeo S., Thanonkeo P.* Enhance production of 20-hydroxyecdysone in cell suspension cultures of *Vitex glabrata* R.Br. by elicitor feeding // Journal of Medicinal Plants Research. 2012. Vol. 6, № 17. PP. 3317–3323. doi: 10.5897/JMPR12.059
10. *Messeguer J., Mele E., Reixach N., Irurre-Santilari J., Casas J. Polypodium vulgare* L. (Wood Fern): *in vitro* culture and the production of phytoecdysteroids // Biotechnology in Agriculture and Forestry. Medicinal and Aromatic Plants X / ed. by Y.P.S. Bajaj. 1998. Vol. 41. PP. 333–348.
11. *Cheng D.M., Yousef G.G., Grace M.H., Rogers R.B., Gorelick-Feldman J., Raskin I., Lila M.A. In vitro* production of metabolism-enchancing phytoecdysteroids from *Ajuga turkestanica* // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2008. Vol. 93. PP. 73–83. doi: 10.1007/s11240-008-9345-5
12. *Matsumoto T., Tanaka N.* Production of ecdysteroid by *hairy root* cultures of *Ajuga reptans* var *autropurpurea* // Agricultural and Biological Chemistry.1991. Vol. 55. PP. 1019–1025.
13. *Delbeque J., Beydon P., Chapuis L. In vitro* incorporation of radiolabelled cholesterol and mevalonic acid into ecdysteroid by *hairy root* cultures of a plant, *Serratula tinctoria* // European Journal of Entomology. 1995. Vol. 92. PP. 301–307.
14. *Зибарева Л.Н., Еремина В.И.* Динамика содержания экдистероидов в видах *Silene* L., выращиваемых в Сибирском ботаническом саду (г. Томск) // Растительные ресурсы. 1996. Т. 32, вып. 1–2. С. 106–110.

15. *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture // Physiologia Plantarum. 1962. Vol. 15, is. 3. PP. 473–497.
16. *Gamborg O.L., Eveleigh D.E.* Culture methods and detection of glucanases in cultures of wheat and barley // Canadian Journal of Biochemistry. 1968. Vol. 46, № 5. PP. 417–421.
17. *Godoy-Hernandez G., Vazquez-Flota F.A.* Growth measurements: estimation of cell division and cell expansion // Plant Cell Culture Protocols. Series: Methods in Molecular Biology. 2006. Vol. 318, № 2. PP. 51–58. doi:10.1385/1-59259-959-1:051
18. *Kim O.T., Manickavasagm M., Kim Y.J., Jin M.R., Kim K.S., Seong N.S., Hwang B.* Genetic transformation of *Ajuga multiflora* Bunge with *Agrobacterium rhizogenes* and 20-hydroxyecdysone production in *hairy roots* // Journal of Plant Biology. 2005. Vol. 48, is. 2. PP. 258–262. doi: 10.1007/BF03030416
19. *Вдовитченко М.Ю., Кузовкина И.Н., Пэтц Х., Шнайдер Б.* Культивируемые *in vitro* корни копеечника чайного и образование в них фенольных соединений // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 2. С. 604–613.
20. *Володин В.В., Володина С.О., Чадин И.Ф., Пылина Я.И., Бачаров Д.С., Джумырко С.Ф., Бутенко Л.И.* Состав экдистероидов в дикорастущих и культивируемых растениях *Serratula quinquefolia* Bieb. ex Willd // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2010. № 4. С. 29–34.
21. *Kim Y., Wyslouzil B.E., Weathers P.J.* Secondary metabolism of *hairy root* cultures in bioreactors // In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant. 2002. Vol. 38(1). PP. 1–10. doi: 10.1079/IVP2001243
22. *Skała E., Grabkowska R., Sitarek P., Kuzma ł., Blauz A., Wysokinska H. Rhaponticum carthamoides* regeneration through direct and indirect organogenesis, molecular profiles and secondary metabolite production // Plant Cell Tissue and Organ Cult. 2015. Vol. 123. PP. 83–98. doi:10.1007/s11240-015-0816-1
23. *Giri A., Narasu M.L.* Transgenic *hairy roots*: recent trends and applications // Biotechnology Advances. 2000. Vol. 18. PP. 1–22.

Поступила в редакцию 24.10.2016 г.; повторно 23.11.2016 г.;
принята 26.01.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Авторский коллектив:
Эрст Анна Алексеевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории биотехнологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).
E-mail: annaerst@yandex.ru
Зибарева Лариса Николаевна – д-р хим. наук, зав. лабораторией фитохимии Сибирского ботанического сада Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, ул. Ленина, 36).
E-mail: zibareva.lara@yandex.ru
Железниченко Татьяна Витальевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории биотехнологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).
E-mail: zhelez05@mail.ru
Ковзунова Ольга Викторовна – канд. биол. наук, м.н.с. отдела биохимии и биотехнологии растений Государственного научного учреждения Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси (Республика Беларусь, 220012, г. Минск, ул. Сурганова, 2в).
E-mail: olga-kopa@mail.ru

Erst AA, Zibareva LN, Zheleznichenko TV, Kovzunova OV. Genetically transformed root cultures (*hairy roots*) of *Silene roemeri* Friv. as the source of phytoecdysteroids. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;37:17-30. doi: 10.17223/19988591/37/2 In Russian, English summary

Anna A. Erst[1], Larisa N. Zibareva[2], Tatiana V. Zheleznichenko[1], Olga V. Kovzunova[3]

[1] Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation
[2] Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation
[3] SSI Central Botanical Garden, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

Genetically transformed root cultures (*hairy roots*) of *Silene roemeri* Friv. as the source of phytoecdysteroids

The *hairy roots* culture attracts increasing attention of researchers as the system of obtaining valuable secondary metabolites. Investigation of the features of biosynthesis of ecdysteroids by this biotechnological system and evaluation of the parameters of its productivity are important problems in the studies of the directed biosynthesis of secondary metabolites of plants and selection of the lines that are superproducers of biologically active substances. The aim of the research was to obtain *hairy roots Silene roemeri* culture and study the content of phytoecdysteroids in this culture.

We obtained *hairy roots* culture of ecdysteroid-containing species *S. roemeri* by means of *Agrobacterium*-mediated transformation (strain A4 RT). The transformation was carried out according to the following scheme: sterile seedlings were divided into cotyledons, hypocotyls, and roots, pricked with a needle of an insulin syringe and inoculated for 24 hours in the liquid nutrient medium MS containing a suspension of a day-old *A. rhizogenes* agrobacterium. After exposure, the inoculates were washed with the sterile ½ MS medium and placed, for the development of the transformation, in the agar-containing ½ MS medium with antibiotic added (500 mg l^{-1} cefotaxime). Two weeks later, after the appearance of root rosettes, they were separated and relocated in the same nutrient medium with cefotaxime. We cultivated *hairy roots* in Gamborg's B_5 medium with an addition of 500 mg l^{-1} casein hydrolyzate. The growth index was 8.3-9.6.

We carried out biochemical analysis of thus obtained culture for the concentrations of ecdysteroids by means of high-performance liquid chromatography. We discovered a number of nonpolar and medium-polar ecdysteroids. We established that cultivation is accompanied by the biosynthesis of over 20 ecdysteroids, including integristerone A, 20-hydroxyecdysone, 2-deoxy-20-hydroxyecdysone, and 2-deoxyecdysone. Estimation of the levels of the major ecdysteroid 20-hydroxyecdysone showed that its content was 0.1%. It allows considering hairy roots *S. roemeri* as a culture with a high biosynthetic activity. Our results show that the use of the *hairy roots* cultures of *S. roemeri* are a potential source of phytoecdysteroids and a promising system to study biosynthesis routes, localization of phytoecdysteroids, and methods to improve their products.

The article contains 3 Figures, 3 Tables, 23 References.

Key words: *in vitro* culture; HPLC; 20-hydroxyecdysone; medical plants.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 15-54-04083 Bel_mol_a).

References

1. Roychowdhury D, Majumder A, Jha S. *Agrobacterium rhizogenes*-mediated transformation in medicinal plants: prospects and challenges. In: *Biotechnology for Medicinal Plants*.

Chandra S. et al., editors. Berlin Heiderberg: Springer-Verlag; 2013. pp. 29-68. doi: 10.1007/978-3-642-29974-2_2
2. Bulgakov VP, Gorpenchenko TY, Veremeichik GN, Shkryl YN, Tchernoded GK, Bulgakov DV, Aminin DL, Zhuravlev YN. The *rolB* gene suppresses reactive oxygen species in transformed plant cells through the sustained activation of antioxidant defense. *Plant Physiology*. 2012;158(3):1371-1381. doi: 10.1104/pp.111.191494
3. Thiem B, Kikowska M, Malinski M.P, Kruszka D, Napierała M, Florek E. Ecdysteroids: production in plant *in vitro* cultures. *Phytochemistry Reviews*. 2016:1-20. doi: 10.1007/s11101-016-9483-z [Electronic resource]
4. Fillipova VN, Volodina SO, Smolenskaya IN, Zorinyants SE, Volodina VV. Ekdisteroidy v kul'turakh kletok *Serratula coronata* i *Ajuga reptans* [Ecdysteroids in cell cultures of *Serratula coronata* and *Ajuga reptans*]. *Khimija Rastitel'nogo Syr'ja – Chemistry of Plant Raw Materials*. 2002;1:57-62. In Russian
5. Qian J, Yang Y, Li X, Chi D. 20-hydroxyecdysone accumulation and regulation in *Ajuga lobata* D. Don suspension culture. *Bioscience, Biotechnology And Biochemistry*. 2016;80(3);591-599. doi: 10.1080/09168451.2015.1116921
6. Orlova IV, Luksha VG, Volodin VV, Nosov AM. Sintez ekdisteroidov v rasteniyakh i kul'turakh kletok *Rhaponticum carthamoides* Willd.(Iljin) [Synthesis of ecdysteroids in plants and cell cultures of *Rhaponticum carthamoides* Willd. (Iljin)]. *Russian Journal of Plant Physiology*. 1994;41(6):907-912. In Russian
7. Reixach N, Lafont R, Camps F, Casas J. Biotransformations of putative phytoecdysteroid biosynthetic precursors in tissue cultures of *Polypodium vulgare*. *European Journal of Biochemistry*. 1999;266(2):608-615. PMID: 10561604
8. Corio-Costet MF, Chapuis L, Delbecque JP. *Serratula tinctoria* L. (Dyer's Savory): *In vitro* culture and the production of ecdysteroids and other secondary metabolites. In: *Biotechnology in Agriculture and Forestry*. *Medicinal and Aromatic Plants IX*. Bajaj YPS, editor. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 1996;37:384-401. doi: 10.1007/978-3-662-08618-6_23
9. Chamnipa N, Thanonkeo S, Thanonkeo P. Enhance production of 20-hydroxyecdysone in cell suspension cultures of *Vitex glabrata* R.Br. by elicitor feeding. *Journal of Medicinal Plants Research*. 2012;6(17):3317-3323. doi: 10.5897/JMPR12.059
10. Messeguer J, Mele E, Reixach N, Irurre-Santilari J, Casas J. *Polypodium vulgare* L. (Wood Fern): *In vitro* culture and the production of phytoecdysteroids. In: *Biotechnology in Agriculture and Forestry*. *Medicinal and Aromatic Plants IX*. Bajaj YPS, editor. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag; 1998;41:333-348. doi: 10.1007/978-3-642-58833-4_17
11. Cheng DM, Yousef GG, Grace MH, Rogers RB, Gorelick-Feldman J, Raskin I, Lila MA. *In vitro* production of metabolism-enchancing phytoecdysteroids from *Ajuga turkestanica*. *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 2008;93:73-83. doi: 10.1007/s11240-008-9345-5
12. Matsumoto T, Tanaka N. Production of phytoecdysteroid by *hairy root* cultures of *Ajuga reptans* var *autropurpurea*. *Agricultural and Biological Chemistry*.1991;55(4):1019-1025. doi: 10.1271/bbb1961.55.1019
13. Delbeque J, Beydon P, Chapuis L. *In vitro* incorporation of radiolabelled cholesterol and mevalonic acid into ecdysteroid by *hairy root* cultures of a plant, *Serratula tinctoria*. *European Journal of Entomology*. 1995;92:301-307.
14. Zibareva LN, Eremin VI. Dynamics of the contents of ecdisteroids in species of the genus *Silene* L. grown in Siberian botanical garden (Tomsk city). *Rastitelnye Resursy*. 1996;32(1-2):106-110. In Russian
15. Murashige T, Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. *Physiologia Plantarum*. 1962;15(3):473-497. doi: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
16. Gamborg OL, Eveleigh DE. Culture methods and detection of glucanases in cultures of wheat and barley. *Canadian Journal of Biochemistry*. 1968;46(5):417-421. PMID: 5658143

17. Godoy-Hernandez G, Vazquez-Flota F. A. Growth measurements: estimation of cell division and cell expansion. *Plant Cell Culture Protocols*. Series: *Methods in Molecular Biology*. 2006;318(2):51-58. doi: 10.1385/1-59259-959-1:051
18. Kim OT, Manickavasagm M, Kim YJ, Jin MR, Kim KS, Seong NS, Hwang B. Genetic transformation of *Ajuga multiflora* Bunge with *Agrobacterium rhizogenes* and 20-hydroxyecdysone production in *hairy roots*. *Journal of Plant Biology*. 2005;48(2):258-262. doi: 10.1007/BF03030416
19. Vdovitchenko MYu, Kuzovkina IN, Paetz Ch, Schneider B. Formation of phenolic compounds in the roots of *Hedysarum theinum* cultured *in vitro. Russ J Plant Physiol*. 2007;54(4):536-544. doi: 10.1134/S1021443707040164
20. Volodin VV, Volodina SO, Chadin IF, Pylina YaI, Bacharov DS, Dzhumyrko SF, Butenko LI. The composition of ecdysteroids in wild and cultivated plants *Serratula quinquefolia* Bieb. ex Willd. *Vestnik Instituta Biologii Komi Nauchnogo Centra Ural'skogo Otdeleniya RAN – Vestnik Instituta Biologii, Komi Science Center, UB RAS*. 2010;4:29-34. In Russian
21. Kim Y, Wyslouzil BE, Weathers PJ. Secondary metabolism of *hairy root* cultures in bioreactors. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant.* 2002;38(1):1-10. doi: 10.1079/IVP2001243
22. Skała E, Grabkowska R, Sitarek P, Kuzma L, Blauz A, Wysokinska H. *Rhaponticum carthamoides* regeneration through direct and indirect organogenesis, molecular profiles and secondary metabolite production. *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 2015;123:83-98. doi: 10.1007/s11240-015-0816-1
23. Giri A, Narasu ML. Transgenic *hairy roots*: recent trends and applications. *Biotechnology Advances*. 2000;18:1-22. doi: 10.1016/S0734-9750(99)00016-6

Received 24 October 2016; Revised 23 November 2016;
Accepted 26 January 2017; Published 25 March 2017

Author info:
Erst Anna A, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biotechnology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., 630090 Novosibirsk, Russian Federation.
E-mail: annaerst@yandex.ru
Zibareva Larisa N, Dr. Sci. (Chem.), Head of the Laboratory of Phytochemistry, Siberian Botanical Garden of Tomsk State University, 36 Lenin Ave., 634050 Tomsk, Russian Federation.
E-mail: zibareva.lara@yandex.ru
Zheleznichenko Tatiana V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biotechnology, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., 630090 Novosibirsk, Russian Federation.
E-mail: zhelez05@mail.ru
Kovzunova Olga V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Department of Biochemistry and Plant Biotechnology, State Scientific Institution Central Botanical Garden, National Academy of Sciences of Belarus, 2c Surganova Str., 220012 Minsk, Republic of Belarus.
E-mail: olga-kopa@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 31–46

БОТАНИКА

УДК 581.6 (633.88)
doi: 10.17223/19988591/37/3

С.А. Кубентаев, А.Н. Данилова

Республиканское государственное предприятие «Алтайский ботанический сад» Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан, г. Риддер, Восточно-Казахстанская область, Республика Казахстан

Оценка эколого-биологических особенностей *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и его ресурсные показатели на хребте Ивановский (Восточный Казахстан)

Работа выполнена в рамках государственного грантового проекта «Изучение лекарственных растений Казахстанского Алтая, применяемых в официальной и народной медицине, оценка их распространения, сырьевых запасов и возможности практического применения».

Представлены эколого-биологические исследования Rhaponticum carthamoides на хр. Ивановский в Восточном Казахстане и при интродукции в Алтайском ботаническом саду (г. Риддер, Республика Казахстан). Дана фитоценотическая характеристика местообитаний вида, определены онтогенез, возрастной состав ценопопуляций, численность и сезонный ритм развития Rh. carthamoides; выявлены ресурсные показатели вида. Установлено, что на Проходном белке хр. Ивановский Rh. carthamoides имеет промышленные запасы. Растения марального корня хорошо развиты, по площади участка размещены рассеянно. Популяция представлена всеми возрастными группами с преобладанием генеративных особей. Популяция подвергается сильному антропогенному воздействию из-за чрезмерного сбора растений местным населением. Особи Rh. carthamoides в естественных местах обитания и при интродукции проходят все периоды онтогенеза и полный цикл развития. Продолжительность жизненного периода растений в природе составляет до 60 лет, в культуре – до 35 лет. Суммарный эксплуатационный запас сухого сырья Rh. carthamoides в обследованных ценопопуляциях составил 629,0 т надземной массы и 511,8 т корней с объёмом возможной ежегодной заготовки соответственно 157,2 и 33,7 т на общей площади 120 га.

Ключевые слова: *онтогенез; сезонный ритм развития; фитоценотическая характеристика.*

Введение

Важной частью общей проблемы охраны природы являются комплексные исследования хозяйственно ценных растений как в природных местах

обитания, так и при интродукции. Многолетний цикл исследований в природе позволяет получить полные данные о существовании популяций, динамике их численности, занимаемой ими территории, об особенностях их обитания в различных растительных сообществах, а также позволяет выявить степень влияния негативных факторов на популяции. Особенно актуальны работы, когда исследования проводятся параллельно *in-situ* и *ex-situ* с растениями, которые из-за чрезмерного антропогенного воздействия попадают в раздел редких и исчезающих растений, нуждающихся в особой охране как наиболее уязвимое звено в экосистемах. Одним из таких растений во флоре Восточного Казахстана является *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. Обзор научных публикаций выявил, что российскими ботаниками проводятся значительные комплексные исследования по сохранению, интродукции, фитоценологии, ресурсам и химическому составу *Rh. carthamoides*. Ученые Н.А. Некратова (Сахарова), Н.Ф. Некратов, Ю.Д. Сосков, Б.А. Постников, Н.В. Ревякина, А.В. Положий в разное время занимались исследованиями биологических особенностей маральего корня [1–8]. В работе А.В. Положий, Ю.П. Сурова [9] приводятся данные по ареалам, фитоценотической приуроченности и запасам левзеи сафлоровидной в Южной Сибири. Б.А. Постниковым [10] разработана агротехника возделывания маральего корня как кормовой культуры в СибНИИ кормов СО РАСХН. В статье А.Н. Некратовой, Н.А. Некратовой [11] дана технология возделывания маральего корня (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) как кормового растения в условиях Томской области. И.Н. Кубан, О.В. Дорогина [12] проанализировали устойчивость и оценили состояние ценопопуляций *Rh. carthamoides* Горного Алтая. На основании изучения современного состояния популяций и чрезмерного антропогенного воздействия вид внесен в Красную книгу Республики Алтай [13] и Алтайского края [14] как сокращающийся по численности.

Природная флора Восточного Казахстана является одним из перспективных регионов в Казахстане для использования природных ресурсов лекарственных растений, благодаря богатству и разнообразию флоры Казахстанского Алтая [15]. Скрининг природной флоры выявил произрастание на его территории 783 видов лекарственных растений из 99 семейств [16]. Заготовка же лекарственного сырья, в том числе и *Rh. carthamoides,* имеет в основном стихийный характер, что привело к деградации популяций этого вида во многих горных районах, доступных для заготовителей. Исходя из сказанного, следует, что сведения об эколого-биологических особенностях маральего корня позволяют разработать технологию выращивания его в Восточном Казахстане.

Rhaponticum carthamoides (Willd.) Iljin (=*Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich) – одно из ценных лекарственных растений, применяемых в официальной и народной медицине [17]. В качестве растительного сырья используется подземная часть, которая содержит стероиды, стерины, сесквитерпеновые лактоны, фенольные кислоты, тритерпеновые сапонины, хиноны, флавоноиды и т.д. [18]. В народной медицине известен под названи-

ем «маралий корень», отвар и настой из корней и надземной части растения применяют как стимулятор при упадке сил, нормализующий обмен веществ. Рапонтик сафлоровидный является хорошим медоносом и кормовым растением, его охотно поедают сельскохозяйственные животные [19].

Цель нашего исследования заключалась в оценке эколого-биологических особенностей *Rh. carthamoides* в природных местах обитания и при интродукции в Алтайском ботаническом саду; выявление ценотической структуры и ресурсных показателей зарослей вида для разработки научной основы сохранения и рационального использования. Впервые для маральего корня, произрастающего на территории Восточного Казахстана, проведены комплексные исследования ценопопуляций *Rh. carthamoides* в природе и при интродукции в Алтайском ботаническом саду, которые позволили раскрыть эколого-биологические особенности вида, определить ценотическую структуру *Rh. carthamoides,* выявить его ресурсный потенциал.

Материалы и методики исследования

В качестве объекта исследования взяты природные ценопопуляции *Rh. carthamoides* (Willd.) Iljin в естественных местах обитания на хр. Ивановский (Проходной белок) и особи вида в культигенной популяции при интродукции в Алтайском ботаническом саду (Республика Казахстан).

Рапонтик сафлоровидный – мезопсихрофит с североазиатским распространением [20]. Растёт в субальпийских и альпийских лугах, часто опускаясь по лугам в лесной пояс, очень редко заходит на альпийские тундры. Многолетник, до 180 (200) см высоты. Корневище деревянистое, горизонтальное, с многочисленными придаточными корнями и специфическим смолистым запахом. Стебли полые, тонкобороздчатые. Листья глубоко-перисторазделенные. Корзинки одиночные, цветки фиолетово-розовые. Обвёртка бурая, придатки плёнчатые, волосистые. Семянки четырехгранные, с ребристым, с двухрядным хохолком. Общее распространение: Западная и Восточная Сибирь, Монголия. Встречается в Казахстане [22], на Алтае [23], в Тарбагате [24], Джунгарском Алатау [21]. В Казахстане *Rh. carthamoides* подлежит государственной охране с 1981 г., включен во второе издание Красной книги Казахстана [22–23].

Хребет Ивановский, где проведены популяционные исследования *Rh. carthamoides*, входит в состав Юго-Западного Алтая. Восточная часть как наиболее высокая (около 2800 м над ур. м) начинается у восточной границы Казахстана, у истоков Белой и Черной Убы и тянется на запад до долины реки Громатуха, в окр. г. Риддер. На юге граничит с хребтом Ульбинским, на северо-западе р. Громатуха отделяет его от хр. Убинский. Высотные отметки лежат в пределах 2000–2800 м над ур. м. [24].

Район интродукции – Алтайский ботанический сад – расположен на юго-восточной окраине г. Риддер в горной зоне юго-западной периферии Юго-Западного Алтая в пределах абсолютных высот от 770 до 860 м [25].

По данным Риддерской метеостанции, территория сада относится к умеренно прохладной, умеренно увлажненной агроклиматической зоне со среднегодовым количеством осадков от 432 до 937 мм с летним максимумом, суммой эффективных температур 4 925°С, частым вторжением в начале вегетационного периода холодных арктических масс воздуха. По средним многолетним данным, последние весенние заморозки приходятся на начало третьей декады мая, а первые осенние заморозки – на первую декаду сентября.

Методологической основой для изучения ценопопуляций был выбран маршрутно-рекогносцировочный [26]. При описании растительных сообществ с участием объекта исследования использовались геоботанические методы с визуальной оценкой количества особей по шкале Г. Друде [27]. Структура каждой конкретной ценопопуляции изучалась согласно методикам Т.А. Работного [28] и О.В. Смирновой [29]. Для выяснения жизненного цикла применена методика А.А. Уранова [30]. За основу изучения эколого-биологических особенностей вида в полевых условиях взяты разработанные В.Н. Голубевым и Е.Ф. Молчановым методические указания [31]. Учет запасов сырья проводили на конкретных зарослях в ценопопуляциях рапонтикового (*Rh. carthamoides*), чемерицево-рапонтикового (*Rh. carthamoides*, *Veratrum lobelianum* Bernh.), ежово-рапонтикового (*Rhaponticum carthamoides*, *Dactylis glomerata* L.) фитоценозов с закладкой пробных площадей и дальнейшей экстраполяцией полученных данных на всю площадь; величину эксплуатационного запаса и объем возможных ежегодных заготовок с учетом периода восстановления изучаемого вида – по «Методике определения запасов лекарственных растений» [32]. Статистическую обработку биометрических параметров особей проводили согласно рекомендациям Г.Н. Зайцева. Для составления морфометрической характеристики *Rh. carthamoides* учитывались следующие количественные показатели: плотность генеративных растений на 1 м^2; количество генеративных и вегетативных разновозрастных побегов на одну особь; высота генеративных особей. Уровень изменчивости морфометрических признаков рассчитан по величине коэффициента вариации – V [33].

Результаты исследования и обсуждение

Наблюдения за сезонным ритмом развития *Rh. carthamoides* в течение нескольких вегетационных сезонов проводились в ценопопуляциях, местонахождения которых на Проходном белке зафиксированы в кедрово-лиственничном лесу, субальпийском и альпийском лугах в высотном пределе от 1 650 до 1 900 м над ур. м. и при интродукции в Алтайском ботаническом саду.

По результатам наблюдений установлено, что начало вегетации вида как в природных условиях, так и при интродукции определяется сроком таяния снежного покрова и колеблется по годам, отражая метеорологические особенности данного и предыдущего годов. На Проходном белке *Rh. cartham-*

oides начинает вегетировать после полного стаивания снега в конце мая – начале июня. Нарастание зелёной массы идёт очень интенсивно, в начале июля растения достигают максимальной высоты и вступают в фазу цветения. Сначала растения зацветают в кедрово-лиственничном лесу, затем на субальпийском и альпийском лугах. В ценопопуляции, расположенной в кедрово-лиственничном лесу, продолжительность цветения особей составляет 10–12 дней, на субальпийском лугу – 8–10 дней, альпийском – до 8 дней. Семена созревают во второй половине августа – начале сентября на 25–35-й день после завершения цветения. Развитие розеточных листьев наблюдается в течение всего вегетационного периода. Подснежный рост не отмечен.

Погодные условия значительно влияют на сроки наступления и продолжительность прохождения фенофаз. Наиболее раннее цветение и созревание семян происходит при тёплой и влажной погоде (май–июнь), жаркой и сухой – в августе. Вегетационный период длится 110–120 дней.

Даты отрастания образцов *Rh. carthamoides* при интродукции отличаются незначительно. Сразу после освобождения от снега коллекционного участка, обычно во второй декаде апреля (14,04±5,0), отрастают растения, интродуцированные из субальпийского и альпийского лугов, чуть позже, с колебанием в 2–4 дня, начинают отрастать особи, завезенные из кедрово-лиственничного леса (17,04±3,0). В фазу цветения все образцы вступают практически одновременно в конце июня – первой декаде июля (29,06±5,0). Цветение обильное, проходит в сжатые сроки, 8–12 дней. Семена созревают во второй половине июля. Вегетация заканчивается в середине августа. Под снег растения уходят зелеными за счет вторичного роста розеточных листьев, которые под снегом отмирают. Весенние и осенние заморозки не повреждают растения. Когда осенью снег ложится на талую землю, весной следующего года отмечается подснежный рост.

Для изучения онтогенетических особенностей *Rh. carthamoides* наблюдения проводились как за дикорастущими особями в ценопопуляциях на Проходном белке, так и за культивируемыми в Алтайском ботаническом саду. При этом определялись такие важнейшие показатели жизнеспособности вида: продолжительность возрастного состояния особей в онтогенезе, их морфологические особенности, плотность генеративных и вегетативных особей на единице площади, количество генеративных побегов в каждой особи, масса семян.

Возрастной состав и численность особей *Rh. carthamoides* определены в ценопопуляциях на альпийском разнотравном лугу, субальпийском разнотравном лугу и в разреженном лиственнично-кедровом лесу.

Для сравнительного изучения онтогенетических и биологических особенностей *Rh. carthamoides* в природе и культуре семена, собранные в исследуемых ценопопуляциях, были высеяны весной следующего года на опытных делянках рядовым способом с междурядьями 70 см на глубину 2–3 см.

Исследования выявили в жизненном цикле *Rh. carthamoides* на Проходном белке (хр. Ивановский) четыре периода и семь возрастных состояний.

Латентный период. Растения пребывают в состоянии покоя в виде семян, плодов.

Семена крупные, продолговатые, масса 1 000 шт. семян колеблется от 13,74 до 15,11 (14,44) г. Осенью после разрушения корзинок (сентябрь–октябрь) семена осыпаются, иногда они в корзинке сохраняются до весны следующего года. Обнаружено, что в каждой ценопопуляции ежегодно семена сильно повреждаются личинками долгоносика, уничтожающими до 60% семенного материала. Опытным путем установлено, что лабораторная всхожесть этих семян составляет 38%. При хранении в тёмном помещении с суточными колебаниями температуры в режиме от 10 до 22° всхожесть семян рапонтика сафлоровидного сохраняется в течение 2–3 лет.

Прегенеративный (виргинильный) период. Представлен проростками, ювенильными, прематурными, виргинильными особями.

Проростки. Прорастание семян подземное. Массовое их прорастание наблюдается весной, реже осенью. Проростки имеют две обратнояйцевидные, цельнокрайние длиной до 15 мм и шириной до 7 мм зеленые семядоли с длинными черешками, сросшимися в трубчатое влагалище. К концу первого вегетационного периода проростки переходят в ювенильное состояние, в котором в природе они обычно существуют в течение 2–6 вегетационных периодов. Ювенильные особи представляют собой розетки из 1–2 обычно цельных, пильчато- или выемчато-зубчатых листьев, реже слегка перисто-рассечённых, подземная часть состоит из главного корня и укороченного неразветвленного корневища.

В культуре при весеннем посеве всходы появляются через 10–12 дней. В состоянии проростка сеянцы находятся 1,5–2 месяца, затем переходят в ювенильное состояние. К осени у них развивается достаточно мощная корневая система и небольшая из 4–6 листьев розетка. Семядольные листья постепенно засыхают и опадают к концу августа – началу сентября. Вегетацию заканчивают переходом в прематурное состояние.

В природе прематурные особи отмечены с двухлетнего возраста и до 12 лет. Для них характерна розетка из двух-трех слабо-перисто-рассечённых листьев. Их подземная часть состоит из более крупного цельного или слаборазветвлённого корневища и хорошо выраженного главного корня. В надземной части формируются два-три вегетативных побега.

В виргинильное состояние особи в природе переходят с 4–6 лет, в культуре – на 2-м году вегетации. Они имеют в природе одну розетку из 2–3, в культуре – из 5–9 глубоко перисто-рассечённых листьев с 3–5 листовыми долями. Подземная часть представлена неветвистым или разветвлённым корневищем (с 1–6 монокарпическими побегами).

Генеративный период. Вступление в генеративный период у растений сопровождается изменениями, происходящими как в надземной части, так и у подземных органов. Высота генеративных особей в природе варьирует от 150 до 170 см, в культуре – 170–190 см. В генеративном состоянии особи отмечены в природе с 8 –11 до 35–50 лет.

В культуре на втором году в генеративное состояние переходят до 7% особей, остальные – на 3-й год. Продолжительность генеративного периода составляет 20–25 лет. В природе и культуре подземные органы генеративных растений представлены крупным разветвлённым корневищем, состоящим из 10–70 монокарпических побегов с многочисленными придаточными корнями и почками возобновления. В этом возрастном состоянии у отдельных генеративных особей выявлена способность к активному вегетативному размножению с помощью образования клонов, в результате чего развивается глубоко омоложённое вегетативное потомство.

Постгенеративный (сенильный) период. Сенильные особи в природе отмечены в возрасте 50–60 лет, в культуре – с 25–35 лет. Они не имеют генеративных побегов, число вегетативных побегов минимальное, не больше 3. Вырождается и подземная часть, которая заметно уступает по мощности генеративным и взрослым вегетативным особям, преобладают старые разрушающиеся участки корневища, уменьшается число почек возобновления, которые отличаются мелкими размерами.

Таким образом, *Rh. carthamoides* в естественных местах обитания на Проходном белке хр. Ивановский и при интродукции в Алтайском ботаническом саду проходит полный цикл онтогенеза. Продолжительность жизненного цикла растений в природе составляет 50–60 лет, в культуре – 25–35 лет.

Нами проведены ресурсоведческие исследования на хр. Ивановский (Проходной белок). В результате была составлена фитоценотическая характеристика обследованной территории и проведена оценка сырьевой базы в трех ценопопуляциях (рис. 1). Специфичность реагирования вида на экологические факторы обнаруживается как на уровне популяционных параметров, так и на количественных параметрах отдельных особей. Для особей *R. carthamoides,* независимо от условий произрастания – в природе или культуре, характерна большая внутривидовая изменчивость [34].

Ценопопуляция рапонтикового (*Rh. carthamoides*) фитоценоза входит в состав разнотравных альпийских лугов. Координаты местонахождения: 50°13'16" с. ш., 83°32'00" в. д., 1 891 м над ур. м. Рельеф выровненный, слабоволнистый. Занимает участок, ориентированный с юго-востока на северо-восток. Почвенный горизонт хорошо развит, достигает 100 см толщины, ниже подстилающий слой образован обломками древней породы. Почвы хорошо дренированы, глинистые, со значительным включением мелкой крошки горной породы. Рельеф выровненный, слабоволнистый. Общая площадь ценопопуляции составляет 35 га. Травостой хорошо развит, представлен тремя ярусами. Общее проективное покрытие 100%. В роли доминанта выступает *Rh. carthamoides* – soc, на его долю в покрытии приходится до 60%, сомкнутость 06.

Первый ярус высотой 130–150 см беден по видовому составу, представлен *Rh. carthamoides* – soc, *Saussurea latifolia* Ledeb. – sol, *Veratrum lobelianum* Bernh. – sol, *Doronicum altaicum* Pall – sol.

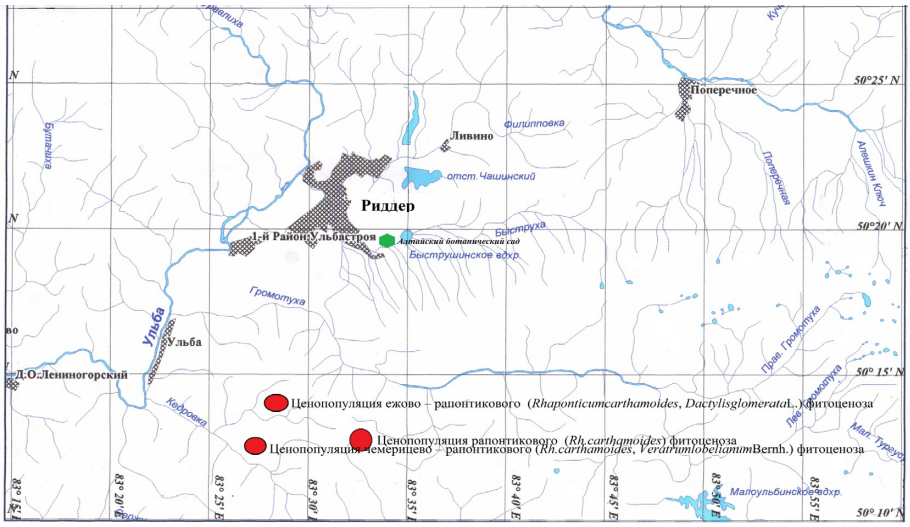


Рис. 1. Картосхема местонахождения *Rhaponticum carthamoides* на хр. Ивановском
[**Fig. 1.** Map location of *Rhaponticum carthamoides* on the Ridge of Ivanovo]

Второй ярус высотой 50–90 см сформирован *Geranium albiflorum* Ledeb. – sol, *Ptarmica ledebourii* (Heimerl) Klok. – sol, *Rumex acetosella* L. – sol, *Euphorbia pilosa* L. – sol, *Pedicularis proboscidea* Stev. – sol, *Solidago virgaurea* L. – sp-sol, *Alopecuru pratensis* L. – sp, *Poa pratensis* – sp, *Phleum alpinum* L. – sol, *Ranunculus grandifolius* C.A. Mey. – sol, *Bistorta elliptica* (Willd. Ex Spreng.) Kom. – sol, *Carex aterrima* Hoppe – sp, *Hedysarum theinum* Krasnob – sol, *Phlomoide salpina* (Pall.) Adyl. – sol.

Третий ярус высотой 10–35 см хорошо выражен, представлен *Festuca kryloviana* Reverd. – sol, *Viola altaica* Ker. – sp, *Alchemilla acutiloba* Opiz – cop_1, *Primula pallasii* Lehm. – sol, *Viola disjuncta* W. Beck – sp, *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love – sol, *Lathyrus gmelini* Fritsch – sol.

Растения маральего корня в ценопопуляции, выявленной на разнотравном альпийском лугу, хорошо развиты, по площади участка размещены рассеянно. В возрастном спектре представлены все возрастные группы, но в количественном отношении преобладают генеративные особи, плотность которых на 1 м^2 составляет 3,32±0,62 шт., V – 38%. Количество вегетативных разновозрастных растений на 1 м^2 – 4,73±0,80 шт., V – 45%. Число генеративных побегов на одну особь – 2,67±0,35 шт., V – 50%. Высота генеративных особей – 114±6,83 см, V – 23%.

Ценопопуляция чемерицево-рапонтикового (*Rh. carthamoides*, *Veratrum lobelianum* Bernh.) фитоценоза входит в состав разнотравных субальпийских лугов. Координаты местонахождения: 50°12'33" с. ш., 83°27'19" в. д., 1 800 м над ур. м., размещена на выровненном, мелкобугристом участке. Почвен-

ный слой хорошо выражен, 45–50 см. Верхний почвенный слой глинистый вперемешку с мелким щебнем, слабо гумусирован. По участку отмечается выход отдельных глыб коренных пород небольших размеров. Напочвенный покров представлен мхами и опадом, масса которого 96 г/м^2. Общая площадь ценопопуляци 25 га. Растительный покров хорошо развит. Общее проективное покрытие 100%. В роли доминантов выступают *Veratrum lobelianum* Bernh. – soc, *Rh. carthamoides* – cop$_2$, на их долю в покрытии приходится около 65%. Травостой четко трехъярусный.

Первый ярус высотой 130–170 см представлен *Veratrum lobelianum* – soc, *Rh. carthamoides* – cop$_2$, из второстепенных видов встречаются *Tanacetum vulgare* L. – sol, *Alopecurus pratensis* – sp, *Poa pratensis* – sol. Сомкнутость первого яруса составляет 04.

Второй ярус высотой 60–130 см сформирован *Heracleum dissectum* Ledeb. – sol, *Cerastium arvense* L. – sol, *Rumex acetosella* L. – sol, *Geranium albiflorum* – sp, *Pedicularis proboscidea* – sol, *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. – sol, *Solidago virgaurea* – sp-sol, *Euphorbia pilosa* L. – sol, *Ranunculus grandifolius* C.A. Mey. – sol, *Phlomoides alpina* – sol. Сомкнутость второго яруса составляет 03.

Третий ярус высотой 15–35 см формируют *Alchemilla acutiloba* – cop$_2$, *Viola disjuncta* – sol.

Растения марального корня на разнотравном субальпийском лугу размещены отдельными группами, биометрически особи хорошо развиты. Плотность генеративных особей на 1 м^2 составляет 1,87±0,39 шт., V (коэффициент вариаций) – 48%. Количество вегетативных разновозрастных растений на 1 м^2 – 3,47±0,53 шт., V – 55%. Число генеративных побегов на одну особь – 2,60±0,34 шт., V – 49%. Высота генеративных особей – 120±6,83 см, V – 26%.

Ценопопуляция ежово-рапонтикового (*Rh. carthamoides*, *Dactylis glomerata* L.) фитоценоза входит в состав разреженного лиственнично-кедрового леса (*Larix sibirica* Ledeb, *Pinus sibirica* Du Tour). Координаты местонахождения: 50°14'51" с. ш., 83°28'21" в. д., 1 728 м над ур. м. Склон северо-западный, крутизной около 30°. Рельеф слегка бугристый. Почвы горно-луговые, глинистые. Кустарниковый ярус не сформирован. Напочвенный покров хорошо развит в виде опада толщиной до 6 см, масса 130 г/м^2. Общая площадь ценопопуляции составляет 60 га. Травостой хорошо развит, но беден по видовому составу. В роли доминантов выступают *Rh. carthamoides* – cop$_2$, *Dactylis glomerata* – soc, на их долю в покрытии приходится около 45%. Травостой четко трехъярусный.

Первый ярус 140–170 см сформирован *Rh. carthamoides* – cop$_2$, *Dactylis glomerata* L. – soc. Из второстепенных видов встречаются *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. – sp, *Thalictrum flavum* L. – sol. Сомкнутость первого яруса составляет 04.

Сырьевые запасы *Rhaponticum carthamoides* на хребте Ивановский
[Raw material reserves of *Rhaponticum carthamoides* on the Ridge of Ivanovo]

Местонахождение и координаты ценопопуляций [Location and coordinates of coenopopulations]	Площадь, занимаемая видом, га [Area occupied by the species, ha]	Урожайность воздушно-сухого сырья, кг/га [Yield of air-dry raw material,kg/ha]		Эксплуатационный запас воздушно-сухого сырья, т [Operational reserve of air-dry raw material, t]		Объем возможных ежегодных заготовок воздушно-сухого сырья, т [Volume of potential annual harvesting of air-dry raw material, t]	
		надземной массы [above-ground mass]	корней [roots]	надземной массы [above-ground mass]	корней [roots]	надземной массы [above-ground mass]	корней [roots]
1	2	3	4	5	6	7	8
Ценопопуляция рапонтикового (*Rh. carthamoides*) фитоценоза [Coenopopulation of *Rh. carthamoides* phytocenosis]	35,0	4220,0	4750,0	147,0	166,5	36,7	11,0
Ценопопуляция чемерицево-рапонтикового (*Rh. carthamoides*, *Veratrum lobelianum* Bernh.) фитоценоза [Coenopopulation of *Rh. carthamoides, Veratrum lobelianum*-Bernh. phytocenosis]	25,0	7045,0	4486,0	176,0	112,1	44,0	7,5
Ценопопуляция ежово-рапонтикового (*Rhaponticum carthamoides*, *Dactylis glomerata* L.) фитоценоза [Coenopopulation of *Rhaponticumcarthamoides*, *Dactylis glomerata* L. phytocenosis]	60,0	5118,0	3886,0	306,0	233,2	76,5	15,2

Второй ярус высотой 70–150 см формируют *Lathyrus gmelinii* (Fisch.) Fritsch – sol, *Bupleurum longifolium* L. subsp. *Aureum* (Fisch. ex Hoffm.) Soo – sp, *Phlomoides alpina* – sol, *Saussurea latifolia* Ledeb. – sp, *Tanacetum vulgare* L. – sp, *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. – sol, *Ranunculus grandifolius* C.A. Mey. – sol. Сомкнутость второго яруса составляет 03.

Третий ярус высотой 20–30 см слабо сформирован, представлен *Potentilla chrysantha* Trev – sol, *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Kryl. и в основном вегетативной массой *Dactylis glomerata* L.

Особи *Rh. carthamoides* в разреженном лиственнично-кедровом лесу хорошо развиты, по площади отмечены единичными растениями или группами. Установлено, что на 1 м^2 плотность генеративных растений составляет 1,17±0,29 шт., V – 48%; вегетативных разновозрастных – 2,27±0,53 шт., V – 40%. Количество генеративных побегов на одну особь – 3,60±0,34 шт., V – 49%. Высота генеративных особей – 130±1,80 см, V – 27%.

В связи с возможностью комплексного использования марального корня на лекарственное сырье (подземные органы) и как кормового растения (надземная масса) проведено изучение надземной массы и корней в природных ценопопуляциях на хр. Ивановский (Проходной белок). В таблице приведены результаты оценки ресурсных показателей *Rh. carthamoides* в ценопопуляциях рапонтикового (*Rh. carthamoides*), чемерицево-рапонтикового (*Rh. carthamoides*, *Veratrum lobelianum* Bernh.), ежово-рапонтикового (*Rh. carthamoides*, *Dactylis glomerata* L.) фитоценозов. Установлено, что *Rh. carthamoides* образует промышленные запасы. Суммарный эксплуатационный запас сухого сырья *Rh. carthamoides* в обследованных ценопопуляциях составил 629,0 т надземной массы и 511,8 т корней с объемом возможной ежегодной заготовки соответственно 157,2 и 33,7 т на общей площади 120 га.

Заключение

На основе изучения эколого-биологических особенностей *Rh. carthamoides* на хр. Ивановский (Проходной белок) и при интродукции в Алтайском ботаническом саду определены ритм сезонного развития вида в Восточном Казахстане, онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций. Выявлена внутривидовая изменчивость морфологических и количественных показателей особей в природе. Составлены фитоценотические характеристики ценопопуляций в пределах ценокомплекса по флористическому составу и обилию, а также установлено, что *Rh. carthamoides* образует промышленные запасы на хр. Ивановский. Полученные результаты исследований в дальнейшем можно использовать для разработки научной основы сохранения и рационального использования.

Литература

1. *Некратова Н.А., Некратов Н.Ф.* Лекарственные растения Алтае-Саянской горной области. Ресурсы, экология, ценокомплексы, популяционная биология, рациональное использование. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2005. 228 с.
2. *Некратова Н.А., Некратов Н.Ф., Михайлова С.И., Серых Г.И.* Лекарственные растения Кузнецкого Алатау. Ресурсы и биология. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1991. 268 с.
3. *Сосков Ю.Д.* Некоторые биологические особенности *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (марального корня) // Ботанический журнал. 1959. Т. 44, № 4. С. 507–513.

4. *Постников Б.А.* Маралий корень в горах Алтая и его биология // Новые кормово-силосные растения. Минск, 1965. С. 108–113.
5. *Постников Б.А.* Некоторые данные о химическом составе марального корня (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск, 1970. С. 249–254.
6. *Ревякина Н.В.* К изучению биологических особенностей и запасов золотого корня и марального корня в Центральном Алтае // Известия СО АН СССР. 1973. Вып. 2. С. 58–64.
7. *Сахарова Н.А.* Биологические основы рационального использования важнейших лекарственных растений Кузнецкого Алатау // Растительные ресурсы. 1981. Т. 17, вып. 2. С. 165–175.
8. *Положий А.В., Некратова Н.А.* Рапонтикум сафлоровидный // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 198–226.
9. *Положий А.В., Суров Ю.П.* Ареалы, фитоценотическая приуроченность и прогнозы запасов левзеи сафлоровидной и родиолы розовой в Южной Сибири // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. 1972. С. 113–116.
10. *Постников Б.А.* Маралий корень и основы введения его в культуру. Новосибирск : СО РАСХН, 1995. 276 с.
11. *Некратова А.Н., Некратова Н.А.* Возделывание марального корня (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) как кормового растения в условиях Томской области // Вестник Красноярского ГАУ. 2014. № 7. С. 57–60.
12. *Кубан И.Н., Дорогина О.В.* Анализ устойчивости и оценка состояния ценопопуляций *Rhaponticum carthamoides* (Willd) Iljin Горного Алтая // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2013. С. 82–85
13. *Красная* книга Республики Алтай / сост. А.Г. Манеев, И.Н. Пшеничная, Н.В. Федоткина и др. Новосибирск : Наука, 1996. 130 с.
14. *Камелин Р.В., Соколова Г.Г.* Красная книга Алтайского края. Барнаул : Изд-во АГУ, 1998. 54 с.
15. *Котухов Ю.А.* Флора сосудистых растений Казахстанского Алтая // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2005. Т. 11. С. 11–84.
16. *Котухов Ю.А., Данилова А.Н., Кубентаев С.А.* Перечень лекарственных растений Казахстанского Алтая. Риддер : Медиа-Альянс, 2015. 155 с.
17. *Грудзинская Л.М., Гемеджиева Н.Г., Нелина Н.В., Каржаубекова Ж.Ж.* Аннотированный список лекарственных растений Казахстана. Алматы : Издание Института ботаники и фитоинтродукции, 2014. 200 с.
18. *Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е.* Дикорастущие полезные растения России. СПб. : Изд-во СПХФА, 2001. 663 с.
19. *Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И.* Полезные растения Западной Сибири. Л. : Изд-во АН СССР, 1959. 349 с.
20. *Куминова А.В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск : Изд-во Сиб. отд. АН СССР, 1960. 450 с.
21. *Флора* Казахстана / сост. А.Н. Васильева, А.П. Гамаюнова, В.П. Голоскоков, Л.Г. Зайцева и др. ; под ред. Н.В. Павлова. Алма-Ата : Наука, 1966. Т. IX. 450 с.
22. *Красная* книга Казахской ССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. 2: Растения / под ред. Б.А. Быкова. Алма-Ата : Наука, 1981. 260 с.
23. *Красная* книга Казахстана. Т. 2, ч. 1: Растения / под ред. И.О. Байтулина. Астана : ТОО «АртPrintXXI», 2014. 452 с.
24. *Егорина А.В., Зинченко Ю.К., Зинченко Е.С.* Физическая география Восточного Казахстана. Усть-Каменогорск : Альфа-Пресс, 2003. 187 с.

25. *Алтайскому* ботаническому саду 80 лет: альманах / под ред. А.Н. Даниловой. Риддер : Медиа-Альянс, 2015. 59 с.
26. *Быков Б.А.* Геоботаника. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1957. 287 с.
27. *Быков Б.А.* Введение в фитоценологию. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1970. 226 с.
28. *Работнов Т.А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1964. С. 132–145.
29. *Смирнова О.В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляция растений: Основные понятия и структура. 1976. С. 72–80.
30. *Уранов А.А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюллетень МОИП. Отделение биологии. 1969. Т. 1, вып. 1. С. 141–149.
31. *Голубев В.Н., Молчанов Е.Ф.* Методические указания к популяционно-количественному и эколого-биологическому изучению редких, исчезающих и эндемичных растений Крыма. Ялта : ВАСХНИЛ, Гос. Никит. ботан. сад, 1978. 41 с.
32. *Методика* определения запасов лекарственных растений / Гос. ком. СССР по лесн. хоз-ву, М-во мед. и микробиол. пром-сти; [Разраб. А.И. Шретер и др.]. М. : ЦБНТИлесхоза, 1986. 50 с.
33. *Зайцев Г.Н.* Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1973. 150 с.
34. *Некратова Н.А.* Заметки об изменчивости *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) и *Poligonum bistorta* (Polygonaceae) в Алтае-Саянской горной области // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 11. С. 77–84.

Поступила в редакцию17.02.2016 г.; повторно 17.10.2016 г.;
принята 21.02.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Авторский коллектив:
Кубентаев Серик Аргынбекович – магистр сельскохозяйственных наук, м.н.с. Республиканского государственного предприятия «Алтайский ботанический сад» Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан (Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская область, 071300, г. Риддер, ул. Ермакова, 1).
E-mail: kubserik@mail.ru
Данилова Алевтина Николаевна – канд. биол. наук, в.н.с. Республиканского государственного предприятия «Алтайский ботанический сад» Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан (Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская область, 071300, г. Риддер, ул. Ермакова, 1).
E-mail: kubserik@mail.ru

Kubentaev SA, Danilova AN. Evaluation of ecological and biological characteristics of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and its resource indicators on the Ridge of Ivanovo (Eastern Kazakhstan). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;37:31-46. doi: 10.17223/19988591/37/3 In Russian, English summary

Serik A. Kubentaev, Alevtina N. Danilova

Republican State Enterprise "Altay Botanical Garden", Committee of Science, Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan

Evaluation of ecological and biological characteristics of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and its resource indicators on the Ridge of Ivanovo (Eastern Kazakhstan)

The aim of this study was to evaluate the ecological and biological characteristics of *Rhaponticum carthamoides* in natural habitats and during introduction to the Altay Botanical Garden, and to identify resource indicators for the development of

the scientific basis for its conservation and sustainable use. This paper presents ecological and biological studies of *Rh. carthamoides* on the Ridge of Ivanovo in Eastern Kazakhstan and during introduction to the Altay Botanical Garden (Ridder, Kazakhstan). In this work, phytocenotic characteristics of habitats are given and ontogenesis, age composition of coenoopulations, abundance and seasonal rhythm of *Rh. carthamoides* development are defined; resource indicators are identified.

We established that on the Ridge of Ivanovo *Rh. carthamoides* has commercial reserves. Maral root plants are well developed and are scattered throughout the area. The population is represented by all age groups, with a predominance of generative individuals. The plants are subject to strong anthropogenic influence, being collected by local population. *Rh. carthamoides* plants in natural habitats and during introduction go through all periods of ontogenesis and complete cycle of vegetation. The duration of the life period of plants in nature is 50-60 years, in culture - 25-35 years. The total operational reserve of *Rh. carthamoides* dry raw material in the studied coenopopulation amounted to 629,0 tons of aboveground mass and 511,8 tons of roots with the volume of possible annual harvesting of 157.2 tons, respectively, and 33.7 tons on the total area of 120 hectares. The age structure of *Rh.carthamoides* coenopopulations from different places of the Ridge of Ivanovo is of the same type: the absolute maximum is necessary in all cases for generative individuals. Apparently, this type of population can be considered normal for undisturbed cenoses. Habitat conditions are optimal for the growth of *Rh. carthamoides*.

The article contains 1 Figure, 1 Table, 34 References.

Key words: *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin; ontogenesis; seasonal rhythm of development; phytocenotic characteristics; Ridge of Ivanovo.

Funding: This work was performed under government grant project “Study of medicinal plants of the Kazakhstan Altay, used in official and folk medicine, assessment of their distribution, raw material resources and the possibility of practical application”.

References

1. Nekratova NA, Nekratov NF. Lekarstvennye rasteniya Altae-Sayanskoy gornoy oblasti. Resursy, ekologiya, tsenokompleksy, populyatsionnaya biologiya, ratsional'noe ispol'zovanie [Medicinal plants of the Altay-Sayan mountain region. Resources, ecology, coenotic complexes, population biology, rational use]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2005. 228 p. In Russian
2. Nekratova NA, Nekratov NF, Mikhaylova SI, Serykh GI. Lekarstvennye rasteniya Kuznetskogo Alatau. Resursy i biologiya [Medicinal plants of the Kuznetsk Alatau. Resources and biology]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1991. 268 p. In Russian
3. Soskov YuD. Nekotorye biologicheskie osobennosti *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (maral’ego kornya) [Some biological characteristics of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (maral root)]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal.* 1959;44(4):507-513. In Russian
4. Postnikov BA. Maraliy koren' v gorah Altaya i ego biologiya [Maral root in the Altay Mountains and its biology]. In: *Novye kormovo-silostnye rasteniya* [New forage-silage plants]. Minsk. 1965. pp. 108-113. In Russian
5. Postnikov BA. Nekotorye dannye o himicheskom sostave maral'ego kornya (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) [Some data on the chemical composition of maral root (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin]. In: *Ekologo-morfologicheskie i biokhimicheskie osobennosti poleznykh rasteniy dikorastushchey flory Sibiri* [Ecologo-morphological and biochemical peculiarities of beneficial plants of wild flora of Siberia (Novosibirsk, Russia, 1970)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1970. pp. 249-254. In Russian
6. Revyakina NV. K izucheniyu biologicheskikh osobennostey i zapasov zolotogo kornya i maral'ego kornya v Tsentral'nom Altae [On studying biological characteristics and reservess

of golden root and maral root in the Central Altay Mountains]. *Izvestiya SO AN SSSR*. 1973;2:58-64. In Russian
7. Sakharova NA. Biologicheskie osnovy ratsional'nogo ispol'zovaniya vazhneyshikh lekarstvennykh rasteniy Kuznetskogo Alatau [Biological bases of rational use of essential medicinal plants of the Kuznetsk Alatau]. *Rastitel'nye resursy*. 1981;17(2):165-175. In Russian
8. Polozhiy AV, Nekratova NA. *Rapontikum saflorovidnyy* [*Rhaponticum carthamoides*]. In: *Biologicheskie osobennosti rasteniy Sibiri, nuzhdayushchihsya v ohrane* [Biological peculiarities of the plants of Siberia, in need of protection (Novosibirsk, Russia, 1986)]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1986. pp. 198-226. In Russian
9. Polozhiy AV, Surov YuP. Arealy, Fitotsenoticheskaya priurochennost' i prognozy zapasov Levzei saflorovidnoy i Rodioly rozovoy v Yuzhnoy Sibiri [Areas, phytocenotic confinement and forecasts of reserves of *Rhaponticum carthamoides* and *Rhodiola rosea* in Southern Siberia]. *Resursy dikorastushchikh lekarstvennykh rasteniy SSSR* [Resources of wild medicinal plants in the USSR]. 1972; pp. 113-116. In Russian
10. Postnikov BA. Maraliy koren' i osnovy vvedeniya ego v kul'turu [Maral root and the basis of its introduction into culture]. Novosibirsk: SO RASHN Publ.; 1995. 276 p. In Russian
11. Nekratov AN, Nekratova NA. Cultivation of maral root (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) as the forage plantin the Tomsk region conditions. *Vestnik Krasnoyarskogo GAU* – The *Bulletin of KrasGAU*. 2014;7:57-60. In Russian, English summary
12. Kuban IN, Dorogina OV. Analysis of stability and assessment of populations *Rhaponticum sarthamoides* (Willd) Iljin Altai Mountains. In: *Problems of botany of South Siberia and Mongolia.* Proc. of the 12th Int. Sci. and Pract. Conf. (Barnaul, Russia, 28-30 October, 2013). Barnaul: AltGU Publ.; 2013. pp. 82-85. In Russian, English summary
13. *Krasnaya kniga Respubliki Altay* [The Red Data Book of the Altay Republic]. Maneev AG, Pshenichnaya IN and Fedotkina NV, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1996. 130 p. In Russian
14. *Krasnaya kniga Altayskogo kraya*. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy [The Red Data Book of Altay kray. Rare and endangered species of plants]. Kamelin RV, editor. Barnaul: AGU Publ.; 1998. 306 p. In Russian
15. Kotukhov YuA. The list of vascular plants of Kazakhstan Altay. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical investigations of Siberia and Kazakhstan]. Kupriyanov AN, editor. Barnaul: AGU Publ.; 2005. Vol. 11. pp. 11-84. In Russian
16. Kotukhov YuA, Danilova AN, Kubentayev SA. Perechen' lekarstvennyh rasteniy Kazakhstanskogo Altaya [List of medicinal plants of the Kazakhstan Altay]. Ridder: Media-Al'yans Publ.; 2015. 155 p. In Russian
17. Grudzinskaya LM, Gemedzhieva NG, Nelina NV, Karzhaubekova ZhZh. Annotirovannyy spisok lekarstvennykh rasteniy Kazakhstana [Annnotated list of medicinal plants of Kazakhstan]. Almaty: Institute of Botany and Phytointroduction Publ.; 2014. 200 p. In Russian
18. Budantsev AL, Lesiovskaya EE. Dikorastushchie poleznye rasteniya Rossii [Wild beneficial plants of Russia]. Saint Petersburg: SPHFA Publ.; 2001. 663 p. In Russian
19. Vereshchagin VI, Sobolevskaya KA, Yakubova AI. Poleznye rasteniya Zapadnoy Sibiri [Beneficial plants of Western Siberia]. Leningrad: AN SSSR Publ.; 1959. 349 p. In Russian
20. Kuminova AV. Rastitel'nyy pokrov Altaya [Vegetation of the Altay Mountains]. Novosibirsk: Sib.otd. ANSSSR Publ.; 1960. 450 p. In Russian.
21. *Flora Kazakhstana* [Flora of Kazakhstan]. Pavlov NV, editor. Almaty: Nauka Publ.; 1966. Vol. 9. 450 p. In Russian.
22. *Krasnaya kniga Kazakhskoy SSR*: Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh i rasteniy. Ch.2. Rasteniya [The Red Data Book of the Kazakh SSR: Rare and endangered species of animals and plants. Pt. 2. Plants]. Bykov BA, editor. Almaty: Nauka Publ.; 1981. 260 p. In Russian

23. *Krasnaya kniga Kazakhstana*. T. 2. Chast' 1. Rasteniya [The Red Data Book of Kazakhstan. Vol. 2. Pt. 1. Plants]. Baytulin IO, editor. Astana: TOO «ArtPrintXXI» Publ.; 2014. 452 p. In Russian
24. Egorina AV, Zinchenko YuK, Zinchenko ES. Fizicheskaya geografiya Vostochnogo Kazakhstana [Physical geography of East Kazakhstan]. Ust'-Kamenogorsk: Al'fy-Press Publ.; 2003. 187 p. In Russian
25. *Altayskomu botanicheskomu sadu 80 let. Almanakh* [Altay Botanical garden 80. The almanac]. Danilova AN, editor. Ridder: Media-Al'yans Publ.; 2015. 59 p. In Russian
26. Bykov BA. Geobotanika [Geobotany]. Almaty: ANKazSSR Publ.; 1957. 287 p. In Russian
27. Bykov BA. Vvedenie v fitotsenologiyu [Introduction to phytocenology]. Almaty: ANKazSSR Publ.; 1970. 226 p. In Russian
28. Rabotnov TA. Opredelenie vozrastnogo sostava populyatsiy vidov v soobshchestve [Definition of age structure of species populations in the community]. In: *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1964. pp. 132-145. In Russian
29. Smirnova OV. Ob"em schetnoy edinitsy pri izuchenii tsenopopulyatsiy rasteniy razlichnykh biomorf [Volume of the counting unit in the study of coenopopulations of plants of various biomorphes]. In: *Tsenopopulyatsiya rasteniy: Osnovnye ponyatiya i struktura* [Coenopopulation of plants: Basic concepts and structure (Moscow, Russia, 1976)]. Moscow: Nauka Publ.; 1976. pp. 72-80. In Russian
30. Uranov AA. Zhiznennoe sostoyanie vida v rastitel'nom soobshchestve [Life status of the species in the plant community]. *Byulleten' MOIP. Otdelenie biologii – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series.* 1969;1(1):141-149. In Russian
31. Golubev VN, Molchanov EF. Metodicheskie ukazaniya k populyatsionno-kolichestvennomu i ekologo-biologicheskomu izucheniyu redkikh, ischezayushchikh i endemichnykh rasteniy Kryma [Guidelines for population-based quantitative and ecological and biological study of rare, endangered and endemic plants of the Crimea]. Yalta: VASHNIL Gos. Nikit. botan. sad. Publ.; 1978. 41 p. In Russian.
32. *Metodika opredeleniya zapasov lekarstvennykh rasteniy* [Method of determination of reserves of medicinal plants]. Shreter AI, editor. Moscow: TsBNTIleshoza Publ.; 1986. 50 p. In Russian
33. Zaytsev GN. Metodika biometricheskikh raschetov. Matematicheskaya statistica v eksperimentalnoy botanike [Methods of biometric calculations. Mathematical statistics in experimental botany]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 150 p. In Russian
34. Nekratova NA. Zametki ob izmenchivosti *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) i Poligonum bistorta (Polygonaceae) v Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [Notes on the variability of *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) and *Poligonum bistorta* (Polygonaceae) in the Altay-Sayan mountain region]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1995;80(11):77-84. In Russian

Received 17 February 2016; Revised 17 October 2016;
Accepted 21 February 2017; Published 25 March 2017

Authors info:
Kubentaev Serik Argynbekovich, Master (Agric.), Junior Researcher, Republican State Enterprise "Altay Botanical Garden", Committee of Science, Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan, 1 Ermakov Str., 071300 Ridder, East Kazakhstan region, Republic of Kazakhstan.
E-mail: kubserik@mail.ru
Danilova Alevtina Nikolaevna, Cand. of Sci. (Biol.), Leading Researcher, Republican State Enterprise "Altay Botanical Garden", Committee of Science, Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan, 1 Ermakov Str., 071300 Ridder, East Kazakhstan region, Republic of Kazakhstan.
E-mail: kubserik@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 47–65

УДК 574.3:582.736(470.54)
doi: 10.17223/19988591/37/4

Е.Н. Подгаевская, Н.В. Золотарева

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

Особенности произрастания и состояние ценопопуляций *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedsch. на северной границе распространения (Свердловская область)

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-04186

Oxytropis spicata (Pall.) O. et B. Fedsch. – горно-степной эндемик Южного Урала, едва заходящий на Средний Урал. В Свердловской области находятся самые северные местообитания вида – в настоящий момент он известен из 5 пунктов, включен в Красную книгу Свердловской области. Ранее специальных исследований состояния популяций остролодочника колосистого на Урале не проводилось. Изучены 3 ценопопуляции вида в Свердловской области, две из них расположены в лесостепной зоне, одна – в подзоне южной тайги. Выявлено, что в самых северных местонахождениях степной вид O. spicata меняет ценотическую приуроченность и встречается под пологом остепненных сосновых лесов с разреженным травяным покровом. Ценопопуляция вида, исследованная в пределах бореальной зоны, отличается от ценопопуляций лесостепной зоны низкими значениями основных демографических параметров, таких как численность, плотность, индексы виталитета и жизненности, а также контагиозным распределением особей в сообществе. На индивидуальном уровне в наиболее северном местообитании O. spicata имеет значимо меньшее число генеративных и вегетативных побегов, цветков в соцветии.

Ключевые слова: *эндемик; периферийные популяции; ценотическая приуроченность; морфометрические признаки; демографические параметры.*

Введение

Редкие, эндемичные и охраняемые растения определяют специфику регионального фиторазнообразия [1, 2], их присутствие рассматривается как основа для создания особо охраняемых природных территорий [3–5]. Изучение распространения и состояния популяций, в том числе их генетического разнообразия, особенно актуально для видов, имеющих небольшое количество локальных местонахождений с низкой численностью [6, 7]. На территории Свердловской области ряд эндемичных и реликтовых видов находится на границе распространения, зачастую в отрыве от своего основного ареала, и представлен малым числом популяций [8, 9].

Oxytropis spicata (Pall.) O. et B. Fedsch. – горно-степной эндемик Южного Урала, едва заходящий на Средний Урал. В Свердловской области известен

из 5 пунктов и внесен в Красную книгу [8] как уязвимый вид (II категория). Специальных исследований состояния популяций остролодочника колосистого на территории Урала не проводилось. Основные работы посвящены изучению его систематического положения, хорологии [10], морфологических и кариологических характеристик [11, 12] и семенной продуктивности с целью дальнейшей интродукции и реинтродукции [13].

Цель наших исследований – изучить ценотическую приуроченность, возрастную структуру и выявить закономерности изменений морфометрических признаков в периферийных популяциях *Oxytropis spicata* на Урале.

Материалы и методики исследования

Oxytropis spicata – стержнекорневой каудексообразующий травянистый многолетний поликарпик высотой 20–40 см. Листья перистые 15–20 см длиной. Листочки продолговато-ланцетные острые, сверху скудно, снизу более обильно опушенные. Прилистники овально-ланцетные, приросшие к черешку, белоопушенные. Цветоносы 20–50 см высотой, крепкие, бороздчатые, густо опушены короткими полуоттопыренными белыми волосками. Соцветие колосовидное, узкое и длинное, плотное, при плодах не разрыхляется, состоит из 30–60 цветков. Прицветники яйцевидные или широкоовальные, в 2–3 раза короче трубки чашечки, густо опушенные. Чашечка трубчато-колокольчатая, длиной 5–8 мм, мохнато белоопушенная. Треугольные зубцы чашечки в 4 раза короче трубки. Цветки ярко-розовые или голубовато-розовые, при сушке становятся голубыми. Флаг длиной 15–18 мм, слегка выемчатый на верхушке. Крылья длиной 12–13 мм, выемчатые, сильно расширенные кверху. Лодочка почти равна крыльям, с остроконечием около 1 мм. Бобы широкояйцевидные, скученные, очень плотно прижатые друг к другу. Цветет в июне–июле, плодоносит в июле–августе. Опыляется насекомыми. Размножается исключительно семенами [9, 10]. 2n = 16 [11].

Остролодочник колосистый произрастает в лесостепной зоне, большая часть ареала вида расположена в пределах Республики Башкортостан и Челябинской области между 55°50' и 52°00'N [9, 14] (рис. 1). В пределах основного ареала наиболее северные местонахождения вида известны в Предуралье (Месягутовская лесостепь) и по восточному макросклону Урала (хр. Потанины Горы близ г. Кыштым) [10, 14, 15]. Восточная граница ареала вида в основном совпадает с границей Зауральского пенеплена и Западно-Сибирской равнины. Западная граница ареала проходит в Башкирском Предуралье. В Оренбургской области известны единичные местонахождения типичного *O. spicata* близ границы с Башкирией на южном пределе распространения вида [14, 16]. Растения, которые распространены в Среднем Поволжье и Заволжье – в Республике Татарстан, Самарской, Ульяновской и Саратовской областях, а также в западных районах Оренбургской области, ранее относили к *O. spicata.* Однако они существенно отличаются от

уральских и выделены в особый вид – остролодочник татарский (*O. tatarica* Knjasev) [10, 14]. Растения из центральных районов Оренбургской области (в пределах степной зоны), промежуточные по своим признакам между *O. spicata* s. str. и *O. tatarica*, также описаны в качестве особого вида – остролодочник казацкий (*O. kasakorum* Knjasev) [10, 14]. Распространение видов из родства *O. spicata* на Урале и в Среднем Поволжье подробно изучено М.С. Князевым [10, 14].

На территории Свердловской области известны наиболее северные местонахождения вида, значительно удаленные от основного ареала: на Александровских сопках у г. Красноуфимск (лесостепная зона); по р. Реж на скалах Коровий Камень выше с. Першино, на левобережных скалах выше с. Голендухино, на правобережных скалах «Сычёвские яры» выше д. Луговая (подзона южной тайги) [8, 9, 14].

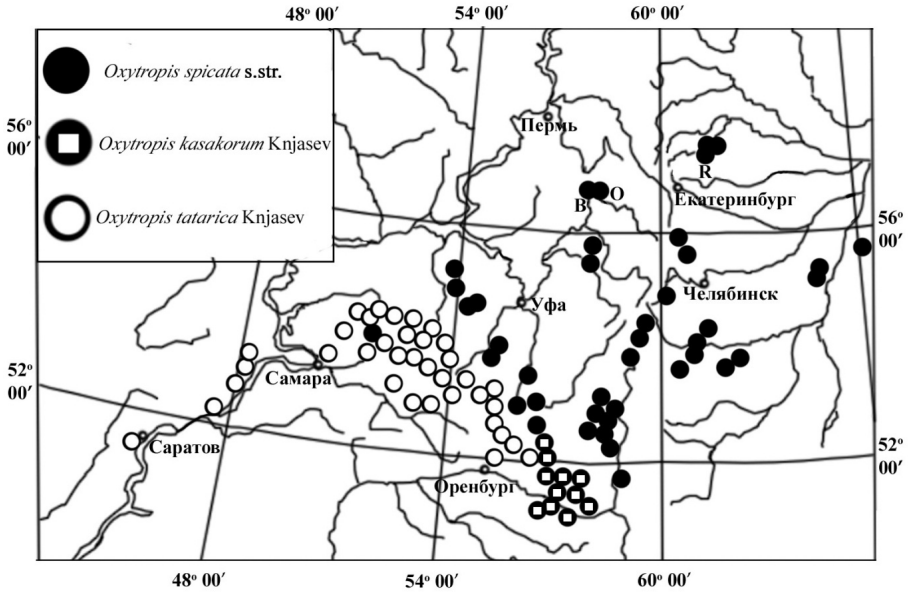


Рис. 1. Распространение трех викарирующих рас *Oxytropis spicata* s.l. [14].
Ценопопуляции: B – Большая, O – Остренькая, R – Режевская
[**Fig. 1.** Distribution of three vicarious races of *Oxytropis spicata* s.l. [14].
Cenopopulations: B - Bol'shaya, O - Ostren'kaya, R - Rezhevskaya]

Нами исследованы три местонахождения вида на территории Свердловской области: на Александровских сопках (Большая и Остренькая) и по р. Реж на скалах Коровий Камень (рис. 1). В каждом местонахождении определена ценотическая приуроченность вида, а также изучена его наиболее многочисленная ценопопуляция (ЦП). Основные экотопические и фитоценотические параметры местонахождений представлены в табл. 1. Для выявления экологических характеристик типичных местонахождений вида в

центральной части ареала исследованы фитоценозы с его участием на горе Турпай (у с. Равилово Абзелиловского района Республики Башкортостан, 53°12'N 58°34'E).

Во всех исследованных местонахождениях *Oxytropis spicata* редок, число фитоценозов с его участием невелико, вид не имел высокого проективного покрытия (не более 3%), играя в сообществе роль ассектатора. На Александровских сопках выявлено семь фитоценозов, включающих остролодочник колосистый, на Коровьем Камне – только один. В центральной части ареала (на горе Турпай) вид произрастает в разнотравно-злаковых и злаково-разнотравных степях с высоким участием петрофитов и доминированием *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Poa transbaicalica* Roshev., *Stipa zalesskii* Wilensky; на Александровских сопках – в составе петрофитных степных фитоценозов по каменистым вершинам и юго-западным склонам, встречаясь в основном в типчаковых и мордовниково-типчаковых степях. В своих наиболее северных местонахождениях по р. Реж остролодочник отмечен на крутых южных склонах под пологом соснового леса с разреженным травяным покровом [15].

Таблица 1 [Table 1]

Основные экотопические и фитоценотические параметры местонахождений ценопопуляций *Oxytropis spicata* на территории Свердловской области
[Basic ecotopic and phytocenotic parameters of localities of the studied *Oxytropis spicata* cenopopulations in Sverdlovsk region]

Параметры [Parameters]	Ценопопуляции [Cenopopulations]		
	Большая [Bol'shaya]	Остренькая [Ostren'kaya]	Режевская [Rezhevskaya]
Координаты [Coordinates]	56°43'N 57°47'E	56°43'N 57°47'E	57°25'N 61°29'E
Крутизна склона, град. [Slope angle, degree]	14	16	32
Экспозиция, град. [Exposure, degree]	210	135	180
Каменистость субстрата, % [Substrate stoniness, %]	10	10	45
Увлажнение / богатство-засоленность [Humidification / Richness-salinity]	52,6 / 12,5	52,9 / 12,5	55,8 / 12,3
Проективное покрытие травяно-кустарничкового / кустарникового яруса, % / сомкнутость полога деревьев [Projective cover of grass-undershrub layer / shrub layer, % / crown density]	50 / 0 / 0	55 / 35 / 0	15 / 0/ 0,5
Видовое богатство / количество видов степного и лесостепного флористического комплекса [Species richness / number of steppe and forest-steppe species in floristic complex]	41 / 29	57 / 38	30 / 12
Проективное покрытие *Oxytropis spicata*, % [Projective cover of *Oxytropis spicata*, %]	3	1	<1

Геоботанические описания фитоценозов выполнялись по стандартной методике в естественных границах, экологическая характеристика местообитаний остролодочника определялась с помощью экологических шкал увлажнения и богатства-засоленности, разработанных А.Ю. Королюком [17]. Статус увлажнения или богатства-засоленности вычисляется исходя из экологических оптимумов видов по следующей формуле:

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

где *Stat* – статус описания; *Opt*(*i*) – оптимум *i*-го вида; *N* – количество видов в описании (если данные по некоторым видам отсутствуют, учитывается количество видов с известными оптимумами).

Статистическую обработку первичных данных производили при помощи пакетов «Microsoft Excel 2007» и StatSoft STATISTICA 6.0. Уровни варьирования признаков приняты по С.А. Мамаеву [18]. В каждой ценопопуляции у 10 особей средневозрастного генеративного состояния измеряли комплекс морфометрических параметров: высота генеративного побега, длина листа, число вегетативных (розеточных) побегов, число генеративных побегов, число цветков в соцветии, длина соцветия. Сравнение данных осуществляли с помощью критерия Манна–Уитни.

При исследовании ценопопуляций использованы общепринятые методики [19–22]. Возрастные состояния выделены на основе периодизации онтогенеза, разработанной Т.А. Работновым [20], дополненной А.А. Урановым и сотрудниками его школы [20–22]. Подсчитаны основные популяционные параметры: плотность (M, число особей на 1 м^2), индексы возрастности (дельта) [19] и эффективности (омега) [23]. Тип возрастного спектра определяли по классификации «дельта–омега» [23]. Важными критериями состояния ЦП являются индексы виталитета (*IVC*) [24], восстановления (Iв) [25] и замещения (Iз) [26]. При учете численности основной счетной единицей служила особь. Жизненность ценопопуляций определяли по методике Ю.А. Злобина (критерий *Q*) [27, 28].

Результаты исследования и обсуждение

В онтогенезе *Oxytropis spicata* выделены 4 возрастных периода и 10 возрастных состояний.

Латентный период. Бобы до 10 мм длины и 5 мм ширины, одногнездные, с узкой брюшной перегородкой. Семена темно-коричневые, округлые, 1,8–2 мм длиной и 1,6–1,7 мм шириной, сплюснутые в латеральном направлении.

Прегенеративный период. Проростки (pl). Семядоли овальные. Первый лист тройчатосложный, листочки продолговато-эллиптические, эллиптические, цельнокрайние. Все растение опушенное, серовато-зеленое.

Ювенильное состояние (j). Растения однопобеговые, 2,8–6,0 см высотой. Листья ювенильного типа тройчатые или непарноперистосложные с 2 парами листочков. Пластинки листочков длиной 0,5–0,8 см, шириной 0,2–0,3 см.

Имматурное состояние (im). Растение представлено первичным побегом, достигает высоты 4–10 см, имеет 5–9 непарноперистосложных листьев с 5–10 парами листочков. Листочки длиной 0,5–0,12 см, шириной 0,2–0,3 см. Начинает формироваться каудекс.

Виргинильное состояние (v). Начинается кущение, появляются новые побеги. Растения имеют 1–3 розеточных побега. Листья взрослого типа непарноперистосложные с 12–16 парами листочков. Пластинки листочков длиной 1,2–2,2 см, шириной 0,4–0,5 см.

Генеративный период. Молодые генеративные растения (g_1). Формируется многоглавый каудекс. Растения имеют 2–7 розеточных побегов, образуют 1–5 цветоносов высотой 39–50 см. Листья длиной 14–19 см, имеют 14–16 пар листочков. Листочки длиной 1,2–2,4 см, шириной 0,5–0,6 см.

Средневозрастные генеративные растения (g_2) имеют 5–12 розеточных побегов и 2–8 цветоносов высотой 36–64 см. Листья 16–27 см длиной с 16–17 парами листочков. Пластинки листочков длиной 1,9–3,5 см, шириной 0,5–1,1 см.

Старые генеративные растения (g_3) имеют 5–10 розеток и 2–4 цветоноса высотой 44–47 см. Листья 13–17 см длиной с 15–17 парами листочков. Листочки длиной 1,8–2,5 см, шириной 0,5–0,6 см.

Постгенеративный период. Субсенильные (ss) растения имеют 2–8 розеточных побегов. Листья длиной 14–18 см с 14–16 парами листочков. Пластинки листочков длиной 1,6–2 см, шириной 0,4–0,5 см.

Сенильные (s) растения встречаются в ценопопуляциях редко. В результате разрушения каудекса образуются одно- или двупобеговые партикулы с листьями ювенильного и имматурного типа.

Ценопопуляция вида, исследованная на сопке Большой, располагается в верхней части юго-западного умеренно крутого каменистого склона в сообществе с доминированием *Echinops crispus* S. Majorov и *Festuca valesiaca* Gaudin (см. табл. 1). Ценопопуляция, изученная на сопке Остренькой, находится почти на вершине в зарослях спиреи городчатой (*Spiraea crenata* L.) с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Artemisia sericea* Web., *Echinops crispus* и *Festuca valesiaca.* Ценопопуляция вида по р. Реж отмечена в средней и нижней частях каменистого крутого южного склона в составе остепненного соснового леса с разреженным травяным покровом (см. табл. 1), наибольшее проективное покрытие в котором имеет *Elytrigia lolioides* (Kar. & Kir.) Nevski (7%).

Местообитания остролодочника в центральной части ареала – на горе Турпай – более сухие, чем на Александровских сопках, а тем более по р. Реж (значения по шкале увлажнения соответственно 48,8–51,3; 51,9–52,9; 55,8), таким образом, наиболее северные местообитания вида характеризуют-

ся как влажностепные или сухолуговые, по шкале богатства-засоленности относятся к довольно богатым (средние значения соответственно 13; 12,5; 12,3). Местообитания остролодочника, исследованные на территории Свердловской области, кроме географического положения и экотопических параметров, отличаются степенью освещенности травяно-кустарничкового яруса: мордовниково-типчаковая степь в верхней части открытого каменистого склона сопки Большой не испытывает затенения, в то время как травяно-кустарничковый ярус в зарослях спиреи городчатой на вершине сопки Остренькой умеренно затенен, еще сильнее затенение проявляется в остепненном сосновом лесу на Коровьем Камне. Таким образом, рассматриваемые местообитания выстраиваются в ряд по степени увеличения затенения, при этом ценопопуляции на сопках Большая и Остренькая находятся в непосредственной близости друг от друга, а ценопопуляция на р. Реж удалена от них на 80 км в меридиональном направлении и на 230 км в направлении с юго-запада на северо-восток. В результате, анализируя размерные и количественные признаки зрелых генеративных особей остролодочника, необходимо учитывать влияние не только широтного положения, но и затенения. Так, по ряду признаков, таких как длина генеративного побега и число вегетативных побегов, все исследованные ЦП значимо отличаются друг от друга, ЦП Остренькая и Большая отличаются также и по длине листа. Значимые отличия между территориально близкими ценопопуляциями по этим признакам объясняются в данном случае затенением в зарослях спиреи городчатой на сопке Остренькой, которое создает более мягкий микроклимат по сравнению с открытым, постоянно освещенным склоном сопки Большой. Известно, что уменьшение интенсивности света приводит к увеличению высоты луговых и степных растений [29]; так, в условиях затенения увеличивается длина листа и генеративного побега остролодочника, на Остренькой, по сравнению с Большой, возрастает и число вегетативных побегов на растение (табл. 2).

Другую группу признаков можно рассматривать как индикаторы зонального положения популяции. Так, по числу генеративных побегов, длине соцветия и числу цветков в соцветии южные популяции не различаются между собой, но значимо отличаются от северной (см. табл. 2). Уменьшение числа генеративных побегов на особь и числа цветков в соцветии у остролодочника при продвижении к северному пределу распространения подтверждает закономерности, выявленные нами ранее для *Stipa pennata* L. Исследуя ценопопуляции *Stipa pennata*, расположенные в широтном градиенте на северной границе распространения вида, мы показали, что наиболее северная ценопопуляция значимо отличается от остальных меньшими значениями всех признаков генеративной сферы: так, количество генеративных побегов на 1 средневозрастную генеративную особь здесь в 9–10 раз меньше, чем в южных местонахождениях [30].

Таблица 2 [Table 2]

Морфометрическая характеристика исследованных ценопопуляций *Oxytropis spicata*
[Morphometric parameters of the studied *Oxytropis spicata* cenopopulations]

Признаки [Parameters]		Ценопопуляции [Cenopopulations]			*U*
		Большая [Bol'shaya]	Остренькая [Ostren'kaya]	Режевская [Rezhevskaya]	
Длина листа, см [Leaf length, cm]	M±m min-max C_v, %	18,6±0,4 16–20 6,3	21,5±0,5 18–23 7,4	20,2±0,1 17–27 15,4	*U*o,r = 28,5 *U*b,o = 8,5** *U*b,r = 37,5
Длина листочка, см [Leaflet length, cm]	M±m min-max C_v, %	2,3±0,1 1,9–2,7 10,7	2,3±0,1 2,0–2,6 8,2	3,0±0,1 2,5–3,5 10,2	*U*o,r = 1,5** *U*b,o = 39,5 *U*b,r = 4,0**
Ширина листочка, см [Leaflet width, cm]	M±m min-max C_v, %	0,7±0,05 0,5–0,9 19,3	0,8±0,1 0,6–1,1 22,5	0,9±0,05 0,7–1,1 16,6	*U*o,r = 30,0 *U*b,o = 50,0 *U*b,r = 29,0
Длина генеративного побега, см [Reproductive shoot length, cm]	M±m min-max C_v, %	40,7±1,3 36–48 9,5	48,6±0,4 47–50 2,8	56,2±1,7 49–64 8,9	*U*o,r = 6,5** *U*b,o = 4,0** *U*b,r = 0,0**
Длина соцветия, см [Inflorescence length, cm]	M±m min-max C_v, %	9,7±0,5 8–13 14,5	10,5±0,5 8,5–13 15,2	13,7±0,7 10–17 15,8	*U*o,r = 13,0* *U*b,o = 33,0 *U*b,r = 5,5**
Число цветков в соцветии [Number of flowers in inflorescence]	M±m min-max C_v, %	33,9±0,5 32–36 4,0	34,3±0,5 32–37 4,8	29,3±1,5 22–35 14,9	*U*o,r = 12,0* *U*b,o = 43,0 *U*b,r = 13,5*
Число генеративных побегов на особь [Number of reproductive shoots per individual]	M±m min-max C_v, %	4,3±0,7 2–8 51,5	4,6±0,4 3–7 27,5	2,3±0,2 1–3 29,3	*U*o,r = 4,0** *U*b,o = 37,0 *U*b-r = 16,5*
Число вегетативных побегов на особь [Number of vegetative shoots per individual]	M±m min-max C_v, %	3,9±0,4 2–5 28,2	6,2±0,5 5–10 25	2,5±0,2 2–3 21,1	*U*o,r = 0,0** *U*b,o = 8,0** *U*b,r = 15,0*

Примечание. U – критерий Манна–Уитни, где b – Большая, o – Остренькая, r – Режевская; уровень значимости: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,001$.

[*Note. U* - Mann-Whitney U-test where b - Bol'shaya, o - Ostren'kaya, r - Rezhevskaya; significance level: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,001$].

Возрастные спектры изученных ЦП, за исключением ЦП Остренькая, неполночленные – отсутствуют особи постгенеративной группы (табл. 3). В ЦП Большая и Остренькая преобладают особи виргинильной и молодой генеративной групп, онтогенетические спектры центрированные. Однако по критерию «дельта–омега» ЦП Остренькая классифицируется как «молодая», а ЦП Большая – как «зреющая», что определяется высокой долей зрелых генеративных и малой долей имматурных и ювенильных особей в этой ЦП. В ЦП Режевская абсолютный максимум приходится на растения ювенильной группы, возрастной спектр левосторонний. Высокая доля молодой фракции ($j–g_1$) и отсутствие особей постгенеративной группы приводят к тому, что по классификации «дельта–омега» ЦП Режевская относится к группе «молодых». Условия произрастания ЦП Режевская значительно уклоняются от оптимальных для рассматриваемого вида, чем, очевидно, и объясняется отмирание особей в в постгенеративном периоде и отсутствие их в ценопопуляции. Однако существующее количество генеративных особей достаточно для эффективного возобновления ЦП, что отражается на высоких индексах восстановления и замещения.

Таблица 3 [Table 3]

Демографические параметры ценопопуляций остролодочника колосистого [Demographic parameters of *Oxytropis spicata* cenopolations]

ЦП [Cenopopulation]	Δ – ω	$I_в$ [$I_г$]	$I_з$ [I_s]	Возрастные группы, % [Ontogenetic groups, %]								*IVC*	M
				j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s		
Остренькая [Ostren'kaya]	0,33–0,48	0,58	1,13	14,3	18,4	20,4	26,5	6,1	6,1	6,12	2,04	1,05	5,4
Большая [Bol'shaya]	0,31–0,63	0,45	0,83	2,7	11	31,5	28,8	19,2	6,8	0	0	1,03	8,1
Режевская [Rezhevskaya]	0,22–0,37	0,67	2	48	10,7	8	16	8	9,3	0	0	0,96	3,6

Примечание. M – число особей на 1 м^2; Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности; $I_в$ – индекс восстановления; $I_з$ – индекс замещения; *IVC* – индекс виталитета ценопопуляций.

[*Notes.* M - Number of individuals per m^2; Δ - Age index; ω - Effectiveness index; $I_г$ - Recovery index; I_s - Substitution index; *IVC* - Vitality index].

В Красноуфимских ЦП особи остролодочника распределены равномерно по всему сообществу, ЦП Режевская состоит из трех небольших скоплений, расположенных вниз по крутому склону. В средней части склона находится 1-е скопление площадью 3 м^2, ниже по склону – 2-е скопление – 6 м^2, в нижней части склона вдоль тропы расположено самое крупное, 3-е скопление – 10 м^2. Возрастные спектры скоплений представлены на рис. 2. Значительная крутизна склона приводит к скатыванию семян вниз, что отражается на возрастных спектрах скоплений. В 3-м скоплении отмечено наибольшее число особей (43), среди которых преобладают ювенильные

растения (24), тогда как в 1-м локусе они отсутствуют, а во 2-м их число очень мало (4 особи).

Индекс виталитета ценопопуляций, рассчитанный по размерному спектру особей, свидетельствует об ухудшении условий существования вида в бореальной зоне по сравнению с лесостепной: наибольшие значения индекса отмечены для ЦП Остренькая и ЦП Большая, тогда как для ЦП Режевская значение гораздо ниже (см. табл. 3). Оценка жизненности ценопопуляций по критерию *Q* показала, что ЦП Остренькая и Большая относятся к группе «процветающая» (*Q* = 0,5), ЦП Режевская – «депрессивная» (*Q* = 0,1).

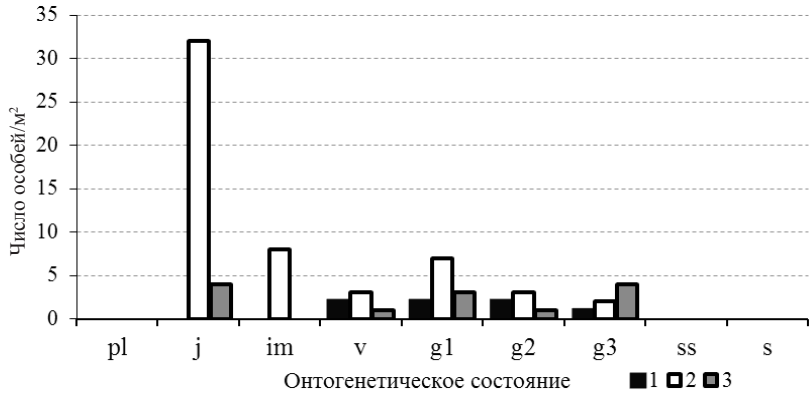


Рис. 2. Онтогенетические спектры скоплений остролодочника колосистого в ЦП Режевская. 1, 2, 3 – номера скоплений. По оси *X* – онтогенетическое состояние (*j* – ювенильное; *im* – имматурное; *v* – виргинильное; g_1 – молодое генеративное; g_2 – средневозрастное генеративное; g_3 – старое генеративное; ss – субсенильное; s – сенильное); по оси *У* – число особей данного онтогенетического состояния [**Fig. 1.** Ontogenetic spectra of *Oxytropis spicata* aggregation in Rezhevskaya cenopopulation. Note: 1, 2, 3 - Number of aggregation. 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; s - Senile; on the Y axis - Number of individuals/м²]

Анализируя изменчивость исследованных морфометрических признаков, необходимо отметить, что все признаки в популяциях, кроме числа генеративных и вегетативных побегов, отличаются низким и средним уровнями изменчивости (*CV* не превышает 20%). В то же время, по имеющимся литературным данным, популяции, существующие на северном пределе распространения, например таких видов, как *Silene nutans* L., *Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb., *Dianthus fischeri* Spreng. [31], в основном характеризуются высоким и очень высоким уровнями изменчивости признаков вегетативной и генеративной сфер.

Известно, что на северном пределе распространения экологическая амплитуда вида сужается, в связи с чем уменьшается количество пригодных для него местообитаний. При этом его ценотическая приуроченность мо-

жет соответствовать таковой в центральной части ареала или существенно изменяться. Такой неморальный теневыносливый вид, как *Asarum europaeum* L. в центральной части ареала обычен в широколиственных, широколиственно-еловых, травяных осиновых и березовых лесах [32], на северной границе распространения вид произрастает в сообществах, не характерных для его ценоареала, в частности, на злаково-разнотравных сенокосных лугах [31]. Возрастание светолюбия по направлению к северу отмечено также для других видов, в частности, для бореального лесного *Vaccinium myrtillus* L. [33]. Результаты исследований северных местонахождений *Dianthus fischeri*, *Adonis sibirica*, *Silene nutans* на территории Республики Коми свидетельствуют о том, что эти виды не меняют ценотическую приуроченность относительно центральной части ареала, сокращается только разнообразие включающих их фитоценозов [31]. К этой же группе относится и ковыль перистый, который даже в своих наиболее северных местонахождениях произрастает на участках с высокой концентрацией видов степного и лесостепного флористического комплекса, оставаясь доминантом степных сообществ [30].

Остролодочник колосистый в своих наиболее северных местонахождениях по р. Реж радикально меняет ценотическую приуроченность – светолюбивый вид степных фитоценозов здесь встречается под пологом остепненных сосновых лесов с разреженным травяным покровом. Подобным же образом ведет себя другой лесостепной и степной вид *Taraxacum proximum* (Dahlst.) Dahlst., наиболее северные местонахождения которого также выявлены по р. Реж. Так, в пределах Красноуфимской лесостепи вид произрастает в степных сообществах с сомкнутым травяным покровом (проективное покрытие 65–85%), а в условиях бореальной зоны приурочен к сосновым лесам с разреженным травяным покровом (проективное покрытие менее 10%) [34]. К этой же группе относится *Astragalus kungurensis* Boriss. – узколокальный эндемик, произрастающий на юге Пермского края и на севере Республики Башкортостан преимущественно под пологом остепненных сосновых редколесий [14, 35]. Этот вид близок к степному *Astragalus wolgensis* Bunge, представляя по сути его незначительно морфологически обособленную расу, которая предпочитает затененные, а не открытые местообитания [14], отличающиеся ослабленной конкуренцией со стороны других растений, прежде всего дерновинных злаков [35]. Очевидно, приуроченность этих видов к остепненными сосновым лесам с низким проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса связана со снижением их конкурентоспособности при продвижении к северу, а также с особыми микроклиматическими условиями, создающимися под пологом леса. По сравнению с открытым пространством в лесном фитоценозе значительно снижается скорость ветра, увеличиваются влагозапас почвы, глубина снежного покрова, сглаживаются суточные и сезонные разницы температур, лесная подстилка оказывает отепляющее действие, опасность заморозков под пологом леса ниже, чем на открытой местности [36, 37]. Таким образом, условия на юж-

ных склонах под пологом редкостойного соснового леса более мягкие, чем на их открытых участках, что также способствует выживанию остролодочника и сходных по экологическим требованиям степных видов здесь длительное время.

Анализируя состояние популяций двух редких видов (*Fritillaria ruthenica* Wickstr. и *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.) в разных частях ареала в направлении с севера на юг, Л.Б. Заугольнова с соавт. [38] приходят к выводу, что состояние популяционной системы зависит прежде всего от конкретной эколого-ценотической обстановки и чаще всего не обнаруживает прямой связи с положением вида в пределах ареала. Полученные нами данные свидетельствуют, что связь как популяционных, так и индивидуальных показателей с географическим положением популяции существует: в наиболее северном местообитании остролодочник колосистый на индивидуальном уровне имеет значимо меньшее число генеративных и вегетативных побегов, цветков в соцветии, на популяционном – низкие плотность, численность, индекс виталета и жизненность, меньшую долю генеративных особей, чем в более южных популяциях. Те же закономерности выявлены нами при исследовании индивидуальной и популяционной реакции ковыля перистого в широтном градиенте: в северном направлении происходит уменьшение основных счетных и линейных признаков зрелых генеративных особей ковыля, обеспечивающих воспроизведение, а следовательно, и существование его популяций. В наибольшей степени ухудшение условий произрастания проявляется в состоянии генеративной сферы, признаки которой в северной популяции по своим значениям существенно меньше, чем в остальных, а также в онтогенетической структуре популяции, которая характеризуется низкими индексами восстановления и замещения и более высоким индексом старения [30].

Отличия, выявленные между состоянием двух южных, пространственно близких ценопопуляций остролодочника колосистого в Красноуфимской лесостепи, обусловлены различиями эколого-ценотической обстановки в этих местообитаниях. На Остренькой сопке в условиях затенения травяного яруса кустами спиреи формируется более мягкий микроклимат, что выражается в наилучшем развитии генеративных особей остролодочника, имеющих здесь наибольшее число вегетативных побегов, длину листа. На примере другого степного вида *Fritillaria ruthenica* также показано соответствие максимального развития организма экотопам с самыми высокими баллами увлажнения и обеспеченности почв азотом. Исследованные местообитания остролодочника в Красноуфимской лесостепи не имеют значительных отличий по увлажнению или богатству почвы, но даже небольшие микроклиматические отличия оказывают влияние на состояние вида в наиболее северных местонахождениях, где его «чувствительность» и требовательность к условиям произрастания резко возрастают. Только в ценопопуляции на сопке Остренькой выявлены особи постгенеративной группы, что также связано с благоприятными эколого-ценотическими условиями данного ме-

стообитания. Наиболее высокие популяционные показатели выявлены для остролодочника на сопке Большой, где экологические и ценотические условия в большей степени сходны с таковыми в центральной части ареала. Именно здесь зафиксированы самые высокие плотность, численность, доля генеративных особей. Таким образом, в данном случае максимальные оценки для организма и популяции не совпадают, что отмечено и при исследовании ценопопуляций других видов [38].

Популяционные исследования редких видов показали, что благоприятные местообитания, расположенные близко друг к другу, для их сохранения предпочтительнее, чем находящиеся на значительном удалении друг от друга, а также что территориально крупные местообитания лучше мелких [39]. С этой точки зрения многочисленные и близко расположенные ценопопуляции Александровских сопок подвержены меньшим рискам, чем популяция Режевская, численность и структура которой свидетельствуют о критических для вида условиях обитания. Популяции остролодочника колосистого в пределах бореальной зоны длительное время существуют в значительном отрыве от основного ареала в жестких природно-климатических условиях, выживают в не характерной для вида эколого-ценотической обстановке, чему способствует длительное сохранение всхожести семян (до 10–13 лет) и разновременное прорастание их в течение месяца [13].

Заключение

Остролодочник колосистый – светолюбивый вид степных фитоценозов, в своих наиболее северных местонахождениях по р. Реж меняет ценотическую приуроченность, произрастая под пологом остепненных сосновых лесов с разреженным травяным покровом. От центральной части ареала к северному пределу распространения увеличивается увлажнение местообитаний вида. В результате анализа состояния ценопопуляций *O. spicata* выявлена связь как индивидуальных, так и популяционных показателей с географическим положением: по числу генеративных побегов и цветков в соцветии южные популяции не отличаются между собой, но значимо отличаются от северной, превосходя ее. На популяционном уровне отличия северной популяции выражаются в низких численности и плотности, меньшей доле генеративных особей. Наиболее высокие популяционные показатели имеет ценопопуляция вида, существующая в эколого-ценотических условиях, приближенных к таковым в центральной части ареала.

Литература

1. *Casazza G., Barberis G., Minuto L.* Ecological characteristics and rarity of endemic plants of the Italian Maritime Alps // Biological Conservation. 2005. Vol. 123, is. 3. PP. 361–371. doi: 10.1016/j.biocon.2004.12.005
2. *Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н.* Современное состояние горных степей Свердловской области // Экология. 2012. № 5. С. 331–339.

3. *Князев М.С., Мамаев С.А., Власенко В.Э.* Реликтовые сообщества и популяции петрофильных видов растений на территории северных районов Свердловской области и вопросы их охраны // Экология. 2007. № 5. С. 343–349.
4. *Дёгтева С.В., Полетаева И.И., Пыстина Т.Н.* Роль системы особо охраняемых природных территорий Республики Коми в сохранении редких видов // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2011. № 8. С. 35–41.
5. *Олонова М.В., Чжанг Д., Бекет У.* Материалы к выделению ключевых ботанических территорий Алтайской горной страны // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 1 (21). С. 59–73.
6. *Minuto L., Grassi F., Casazza G.* Ecogeographic and genetic evaluation of endemic species in the Maritime Alps: the case of *Moehringia lebrunii* and *M. sedoides* (Caryophyllaceae) // Plant Biosystems. 2006. Vol. 140, № 2. PP. 146–155. doi: 10.1080/11263500600756348
7. *Walisch T.J., Colling G., Bodenseh M., Matthies D.* Divergent selection along climatic gradients in a rare central European endemic species, *Saxifraga sponhemica* // Annals of Botany. 2015. Vol. 115, Issue 7. PP. 1177–1190. doi: 10.1093/aob/mcv040
8. *Красная* книга Свердловской области: животные, растения, грибы / отв. ред. Н.С. Корытин. Екатеринбург : Баско, 2008. 256 с.
9. *Куликов П.В., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н.* Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург : Гощицкий, 2013. 612 с.
10. *Князев М.С.* Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале. IV. Виды родства *Oxytropis songorica* // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 4. С. 140–148.
11. *Филиппов Е.Г., Куликов П.В., Князев М.С.* Числа хромосом видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 6. С. 138–139.
12. *Арсланова Л.Р.* Морфологическая и кариологическая изменчивость редких южноуральских видов рода *Oxytropis* DC. : дис. … канд. биол. наук. Уфа, 2015. 248 с.
13. *Елизарьева О.А., Кунакасова Г.Г.* Качество семян *Oxytropis spicata* (Pall.) (Pall.) O. et B. Fedsch. (Fabaceae) из природных популяций // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2013. № 11. С. 62–66.
14. *Князев М.С.* Бобовые (Fabaceae Lindl.) Урала : видообразование, географическое распространение, историко-экологические свиты : дис. … д-ра биол. наук. СПб., 2015. 607 с.
15. *Куликов П.В.* Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург ; Миасс : Геотур, 2005. 537 с.
16. *Рябинина З.Н., Князев М.С.* Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009. 758 с.
17. *Королюк А.Ю.* Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. № 12. С. 3–38.
18. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. : Наука, 1972. 282 с.
19. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института Академии наук СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
20. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–33.
21. *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура) / отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М. : Наука, 1976. С. 217.
22. *Ценопопуляции* растений (очерки популяционной биологии) / отв. ред. Т.И. Серебрякова, Т.Г. Соколова. М. : Наука, 1988. С. 184.
23. *Животовский Л.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

24. *Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М.* К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Учен. зап. НТГСПА : матер. VI Всероссийского популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 80–85.
25. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола : Ланар, 1995. 224 с.
26. *Глотов Н.В.* Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
27. *Злобин Ю.А.* Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–781.
28. *Злобин Ю.А.* Популяционная экология растений : современное состояние, точки роста. Сумы : Университетская книга, 2009. 263 с.
29. *Культиасов И.М.* Экология растений. М. : Изд-во Московского университета, 1982. 384 с.
30. *Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В.* Особенности произрастания и состояние популяций *Stipa pennata* L. на северной границе распространения (Свердловская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 3 (31). С. 40–53. doi: 10.17223/19988591/31/4
31. *Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В.* Биология и экология редких видов растений Республики Коми. Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 183 с.
32. *Флора* северо-востока европейской части СССР. Семейства Cyperaceae – Caryophyllaeeae / ред. А.И. Толмачев. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1976. Т. 2. 314 с.
33. *Горышина Т.К.* Экология растений. М. : Высшая школа, 1979. 368 с.
34. *Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Золотарев М.П.* Находки редких видов высших растений в Свердловской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2015. Т. 120, вып. 6. С. 81–83.
35. *Баландин С.В., Ладыгин И.В.* Состояние популяции узколокального уральского эндемика *Astragalus kungurensis* (Fabaceae) // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 11. С. 1715–1724.
36. *Молчанов А.А.* Влияние леса на окружающую среду. М. : Наука, 1973. 359 с.
37. *Рахманов В.В.* Гидроклиматическая роль лесов. М. : Лесная промышленность, 1984. 240 с.
38. *Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В.* Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1993. Т. 98, вып. 5. С. 100–106.
39. *Клименко А.А., Злобин Ю.А.* Устойчивость и динамика популяций редких видов растений на охраняемых природных территориях // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 2. С. 181–191.

Поступила в редакцию 18.10.2016 г.; повторно 14.02.2017 г.;
принята 21.02.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Авторский коллектив:
Подгаевская Елена Николаевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: enp@ipae.uran.ru
Золотарева Наталья Валерьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: nvp@ipae.uran.ru

Podgaevskaya EN, Zolotareva NV. Vegetation features and cenopopulation condition of *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedsch at the northern border of their occurrence (Sverdlovsk region). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;37:47-65. doi: 10.17223/19988591/37/4 In Russian, English summary

Elena N. Podgaevskaya, Natalya V. Zolotareva

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

Vegetation features and cenopopulation condition of *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedsch at the northern border of their occurrence (Sverdlovsk region)

In Sverdlovsk region there are several endemic and relict plant species that are at the border of their occurrence, often in isolation from the main area, constituting the most vulnerable part of the local flora. *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedsch. Is a mountain-steppe endemic of the South Urals that scarcely spreads in the Middle Urals. The basic part of the species area is located in the Bashkortostan Republic and Chelyabinsk region (*See Figure 1*). In Sverdlovsk region the species reaches the north border of its range and is only localized at 5 points now. As a vulnerable species, it is included in the regional Red Book. Special investigations of *Oxytropis spicata* population condition have never been conducted earlier. The aim of the research was to study the ontogenetic structure and to reveal the laws of changes in individual morphometric features in *O. spicata* marginal populations in the Urals.

We studied three localities (cenopopulations) of the species in Sverdlovsk region, two of them are hills situated in the forest-steppe zone: "Bol'shaya" (56°43'N, 57°47'E) and "Ostren'kaya" (56°43'N, 57°47'E), and one is a bank slope in the subzone of south taiga "Rezhevskaya" (57°25'N, 61°29'E). In each locality, we identified the species coenotic confinement and studied the largest of available cenopopulations. The basic ecotopic and phytocenotic parameters are shown in *Table 1*. The age structure of all studied cenopopulations is normally distributed. In the ontogenetic spectrum of the cenopopulation "Ostren'kaya" all ontogenetic groups are present. The cenopopulations "Bol'shaya" and "Rezhevskaya" have no post-generative individuals. We revealed that to the north border of *O. spicata* occurence the humidification of its habitats increases. In the most northern habitats *O.spicata* changes its confinement to steppe cenosis and occurs under the canopy of steppificated pine forests with thinned grass cover. The analysis of morphometric features variability demonstrates that all the features in the populations, except numbers of generative and vegetative shoots, are characterized by low and medium variation rate ($CV \leq 20\%$). Also, we established the relation of both individual and population indices with geographic position (*See Table 2*). The most northern cenopopulation has significantly fewer flowers in an inflorescence, as well as generative and vegetative shoots. The two southern cenopopulations are indistinguishable by the number of generative shoots and flowers in an inflorescence, but are dissimilar significantly to the northern cenopopulation. The species cenopopulation in the boreal zone are dissimilar to cenopopulations in the forest-steppe zone by low values of its basic demographic parameters, i.e. abundance, density, vitality and viability indices, and also by contagious distribution of its individuals in a plant community (*See Table 3, Figure 2*). The highest population indicators are attributed to the cenopopulation "Ostren'kaya" which is located under ecological-coenotic conditions close to those found in the Central part of the species area.

The article contains 2 Figures, 3 Tables, 39 References.

Key words: Endemic; periphery populations; coenotic confinement; morphometric features; demographic parameters.

Funding: This research was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 15-04-04186).

References

1. Casazza G, Barberis G, Minuto L. Ecological characteristics and rarity of endemic plants of the Italian Maritime Alps. *Biological Conservation*. 2005;123(3):361-371. doi: 10.1016/j.biocon.2004.12.005
2. Zolotareva NV, Podgaevskaya EN. Current state of mountain steppes in Sverdlovsk oblast. *Russian Journal of Ecology*. 2012;43(5):358-366. doi: 10.1134/S1067413612050177
3. Knyazev MS, Mamaev SA, Vlasenko VE. Relict communities and populations of petrophilous plant species in northern regions of Sverdlovsk oblast and problems in their conservation. *Russian Journal of Ecology*. 2007;38(5):317-322. doi: 10.1134/S1067413607050049
4. Degteva SV, Poletaeva II, Pystina TN. The role of nature protected areas of the Komi republic for rare species conservation. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra Ural Branch of the Russian Academy of Sciences – Journal "Proceedings" of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2011;4(8):35-41. In Russian
5. Olonova MV, Zhang D, Beket U. On the identification of Important Plant Areas on Altai Mountain Country. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;1(21):59-73. In Russian, English summary
6. Minuto L, Grassi F, Casazza G. Ecogeographic and genetic evaluation of endemic species in the Maritime Alps: The case of *Moehringia lebrunii* and *M. sedoides* (Caryophyllaceae). *Plant Biosystems*. 2006;140(2):146-155. doi: 10.1080/11263500600756348
7. Walisch TJ, Colling G, Bodenseh M, Matthies D. Divergent selection along climatic gradients in a rare central European endemic species, *Saxifraga sponhemica. Annals of Botany*. 2015;115(7):1177-1190. doi:10.1093/aob/mcv040
8. *Krasnaya kniga Sverdlovskoy oblasti: zhivotnye, rasteniya, griby* [The Red Data Book of Sverdlovsk oblast: animals, plants, fungi]. Korytin NS, editor. Yekaterinburg: Basko Publ.; 2008. 256 p. In Russian
9. Kulikov PV, Zolotareva NV, Podgaevskaya EN. Endemichnye rasteniya Urala vo flore Sverdlovskoy oblasti [Endemic plants of the Urals in the flora of Sverdlovsk oblast]. Yekaterinburg: Goshchitskiy Publ.; 2013. 612 p. In Russian
10. Knyazev MS. Systematic and chorologic notes on the species of genus *Oxytropis* (Fabaceae) in the Urals IV. Species related to *Oxytropis songoricus*. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2001;86(4):140-148. In Russian, English summary
11. Filippov EG, Kulikov PV, Knyazev MS. Chromosome numbers in the species of *Oxytropis* (Fabaceae) in the Urals. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1998;83(6):138-139. In Russian, English summary
12. Arslanova LR. *Morfologicheskaya i kariologicheskaya izmenchivost' redkih yuzhnoural'skih vidov roda Oxytropis DC.* [Morphological and karyological variation in the rare species of genus *Oxytropis* DC in the South Urals. CandSci. Dissertation, Biology]. Ufa: Bashkir State University; 2015. 248 p. In Russian
13. Elizajeva OA, Kunakasova GG. Quality of *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. (Fabaceae) seeds from natural populations. *Byulleten' Botanicheskogo sada Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta – Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*. 2013;11:62-66. In Russian
14. Knyazev MS. *Bobovye (Fabaceae Lindl.) Urala: vidoobrazovanie, geograficheskoe rasprostranenie, istoriko-ekologicheskie svity* [Legumes (Fabaceae Lindl.) of the Urals:

speciation, geographic distribution, historical-ecological suites. DrSci. Dissertation, Biology]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences; 2015; 607 p. In Russian

15. Kulikov PV. Konspekt flory Chelyabinskoy oblasti (sosudistye rasteniya) [Synopsis of flora in Chelyabinsk oblast (vascular plants)]. Yekaterinburg - Miass: "Geotur" Publ.; 2005. 537 p. In Russian
16. Ryabinina ZN, Knyazev MS. Opredelitel' sosudistyh rasteniy Orenburgskoy oblasti [Manual book of vascular plants in Orenburg oblast]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2009. 758 p. In Russian
17. Korolyuk AYu. Ekologicheskie optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optimum of plants in the South of Siberia]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan]. Vol. 12. Kupriyanov AN, editor. Barnaul: Gerbariy im. VV Sapozhnikova Altayskogo gosudarstvennogo universiteta Publ.; 2006. pp. 3-28. In Russian
18. Mamaev SA. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnyh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale) [Forms of intraspecific variation of woody plants (the case of Pinaceae family in the Urals)]. Moscow: Nauka Publ.; 1972. 282 p. In Russian
19. Rabotnov TA. Zhiznennyy tsikl mnogoletnih travyanistyh rasteniy v lugovyh tsenozah [Vital cycle of perennial grasses in meadow coenosis]. *Trudy Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR. Seriya 3. Geobotanika.* 1950;6:7-204. In Russian
20. Uranov AA. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskih volnovyh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energetic processes]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1975;2(134):7-33. In Russian
21. *Tsenopopulyatsii rasteniy* (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant coenopopulations: basic concepts and structure)]. Uranov AA, Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 217 p. In Russian
22. *Tsenopopulyatsii rasteniy* (ocherki populyatsionnoy biologii) [Plant cenopopulations (The outlines of populational ecology)]. Serebryakova TI, Sokolova TG, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 184 p. In
23. Zhivotovsky LA. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(1):1-5.
24. Ishbirdin AR, Ishmuratova MM. K otsenke vitaliteta tsenopopulyatsiy *Rhodiola iremelica* Boriss. po razmernomu spektru [On assessing the vitality of *Rhodiola iremelica* Boriss. cenopopulations according to the size spectrum]. In: *Fundamental'nye i prikladnye problemy populyatsionnoy biologii.* Uuchenye zapiski nizhnetagil'skoy sotsial'no-pedagogicheskoy akademii: materialy VI Vserossiyskogo populyatsionnogo seminara [Fundamental and applied problems of population biology. Scientific notes of Nizhny Tagil social and pedagogical academy: proceedings of the VI All-Russian population seminar]. Nizhniy Tagil: Nizhnetagil'skaya gosudarstvennaya sotsial'no-pedagogicheskaya akademiya Publ.; 2004. pp. 80-85. In Russian
25. Zhukova LA. Populyatsionnaya zhizn' lugovyh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar" Publ.; 1995. 224 p. In Russian
26. Glotov NV. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy [On assessing the parameters of plant population age structure]. In: *Zhizn' populyatsiy v geterogennoy srede*. Sbornik nauchnyh materialov II Vserossiyskogo populyatsionnogo seminara [Life of populations in a heterogeneous environment. Proc. of the II All-Russian population seminar]. Yoshkar-Ola: Periodika Mariy El Publ.; 1998. pp. 146-149. In Russian
27. Zlobin YuA. Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava tsenopopulyatsiy rasteniy [Theory and practice of the vitality pattern estimation in plant coenopopulations]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1989;74(6):769-781. In Russian, English summary

28. Zlobin YuA. Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta [Population ecology of plants: current state and points of growth]. Sumy: Universitetskaya kniga Publ.; 2009. 263 p. In Russian
29. Kul'tiasov IM. Ekologiya rasteniy [Plant ecology]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1982. 384 p. In Russian
30. Podgayevskaya EN, Zolotareva NV. Peculiarities of *Stipa pennata* L. growing and population condition at the northern border of its occurrence. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):40-53. doi: 10.17223/19988591/31/4. In Russian, English summary.
31. Martynenko VA, Poletaeva II, Teteryuk BYu, Teteryuk LV. Biology and ecology of rare plants of the Komi Republic. Yekaterinburg: Ural Division RAS Publ.; 2003.179 p. In Russian, English summary
32. *Flora severo-vostoka evropeyskoy chasti SSSR*. Cyperaseae – Caryophyllaeeae [Flora of the north-east of the USSR European part. Cyperaceae – Caryophyllaceae]. Vol. 2. Tolmachev AI, editor. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 314 p. In Russian
33. Goryshina TK. Ekologiya rasteniy [Plant ecology]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1979. 368 p. In Russian
34. Zolotareva NV, Podgaevskaya EN, Zolotarev MP. Records of rare vascular plant species in Sverdlovsk province. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 2015; 120(6):81-83. In Russian, English summary
35. Balandin SV, Ladygin IV. Condition of population of *Astragalus kungurensis* (Fabaceae), a restricted endemic of Urals. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 2008;93(11):1715-1724. In Russian, English summary
36. Molchanov AA. Vliyanie lesa na okruzhayushchuyu sredu [Forest influence on environment]. Moscow: Nauka Publ.; 1973. 359 p. In Russian
37. Rahmanov VV. Gidroklimaticheskaya rol' lesov [Forest hydro-climatic function]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1984. 240 p. In Russian
38. Zaugolnova LB, Denisova LV, Nikitina SV. Approaches to estimating state of plants coenopopulations. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1993;98(5):100-106. In Russian
39. Klimenko AA, Zlobin YuA. Stability and dynamics of rare plant species populations in protected natural areas. *Biology Bulletin Reviews.* 2004;134(2):181-191. In Russian, English summary

Received 18 October 2016; Revised 14 February 2016;
Accepted 21 February 2017; Published 25 March 2017

Author info:
Podgayevskaya Elena N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.
E-mail: enp@ipae.uran.ru
Zolotareva Natalya V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Vegetation and Mycobiota Biodiversity, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.
E-mail: nvp@ipae.uran.r

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 66–104

УДК 581.524.34
doi: 10.17223/19988591/37/5

П.С. Широких[1], В.Б. Мартыненко[1], А.А. Зверев[2], И.Г. Бикбаев[1], И.И. Ибрагимов[3], Г.Г. Бикбаева[4], Л.Д. Каримова[5], Э.З. Баишева[1]

[1]Уфимский Институт биологии РАН, г. Уфа, Россия
[2]Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия
[3] Стерлитамакский филиал Башкирского государственного университета, г. Уфа, Россия
[4]Башкирский государственный аграрный университет, г. Уфа, Россия
[5]Башкирский государственный университет, г. Уфа, Россия

Растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00985-а.

В Башкирском Предуралье изучены растительные сообщества четырех заброшенных сельскохозяйственных полей, которые в настоящее время зарастают лесом. Два поля находятся в зоне широколиственных лесов, два – в зоне хвойных лесов. Продромус изученных сообществ включает 4 класса, 4 порядка и 17 базальных сообществ. Для всех изученных сообществ характерен полидоминантный флористический состав. Каждая залежь отличается группой характерных и дифференцирующих видов либо различным доминированием нескольких синантропных и луговых видов. Отмечено массовое возобновление древесных видов. Вне зависимости от близости заброшенных сельхозугодий к субклимаксовым лесам с доминированием липы, клена, вяза, дуба или пихты отмечено массовое возобновление березы (Betula pendula), реже сосны (Pinus sylvestris). Изученные участки очень сходны физиономически, но достаточно хорошо отличаются флористически даже при наличии большого блока общих видов.

Ключевые слова: *восстановительная сукцессия; залежь; лесовозобновление; синтаксономия; базальные сообщества; Южный Урал.*

Введение

В результате развала сельского хозяйства России в постперестроечный период огромные площади сельскохозяйственных угодий, которые человек ранее «отвоевывал» у леса, были заброшены. В настоящее время на многих таких участках идет активное лесовозобновление. По некоторым оценкам площади таких угодий в стране превышают 20 млн га. В то же время эти

участки служат естественными полигонами для изучения процессов восстановительных сукцессий и анализа видового богатства с использованием различных методов и подходов, что привлекает внимание исследователей как в России [1–7], так и за рубежом [8–14]. Анализ литературных данных показывает, что направление и темпы восстановительных сукцессий, а также динамика флористического состава в процессе демутации пока недостаточно изучены. Южно-Уральский регион не является исключением, здесь также наблюдается процесс массового зарастания бывших сельскохозяйственных угодий различными древесными породами. Разработка синтаксономии сообществ, формирующихся на залежах, позволит дополнить реальную картину их современного состояния, выявить особенности восстановительных сукцессий, а также создать основу для мониторинга изменения растительного покрова в ходе сукцессий.

Материалы и методики исследования

Объектами исследований были четыре заброшенных поля (залежи), выведенные из сельскохозяйственного оборота. В административном отношении объекты исследования расположены на территории Мишкинского, Иглинского, Караидельского и Аскинского районов Республики Башкортостан. Площадь обследованных залежей составляет 154, 88, 30 и 135 га соответственно. Согласно геоботаническому районированию республики [15], поля находятся в широколиственно-лесной зоне Мишкинско-Архангельского округа, в котором субклимаксовыми лесными сообществами являются мезофитные и ксеромезофитные липово-кленово-дубовые леса союза ***Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*** Solomeshch et al. 1993 порядка ***Fagetalia sylvaticae*** Pawłowski et al. 1928 класса ***Querco-Fagetea*** Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937, и в Янаульско-Аскинском и Караидельском округах подзоны смешанных широколиственно-темнохвойных лесов хвойно-лесной зоны, в которых субклимаксовыми лесными сообществами являются широколиственно-темнохвойные леса неморального типа порядка ***Abietetalia sibiricae*** (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006 класса ***Asaro europaei-Abietetea sibiricae*** Ermakov, Mucina et Zhitlukhina 2016 [16].

В ходе исследования выполнено 106 геоботанических описаний. Размер площадок составлял 100 м^2. Описания площадок и классификация выполнялись по методике Браун-Бланке [17, 18]. Для каждого вида глазомерно определялось проективное покрытие по шкале Браун-Бланке: r – единично; ± – менее 1%; 1 – 1–5%; 2a (a) – 6–15%; 2b (b) – 16–25%; 3 – 26–50%; 4 – 51–75%; 5 – 76–100%. Римскими цифрами указан класс постоянства вида I – 5–20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100%.

Названия видов сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова [19], мохообразных – по сводке М.С. Игнатова и др. [20]. Для обработки материалов использовались программы IBIS 7.1 [21] и StatSoft Statistica 6.0 [22].

Классифицировать сообщества с неустоявшимся флористическим составом, в частности переходные сообщества сукцессионных стадий, с помощью классического синтаксономического анализа довольно затруднительно. Поэтому в данном случае использовался дедуктивный метод К. Копечки и С. Гейни [23], который применяется для классификации сообществ синантропной растительности. При этом выделяются не ассоциации, а базальные (основные) или дериватные (замещающие) сообщества; указывается их подчиненность высшим синтаксонам в ранге союзов, порядков или классов [24–31].

Возраст древостоя определялся по стандартной дендрохронологической методике [32]: отбирались керны возрастным буром и подсчитывалось число годовых колец. Установлено, что исследованные залежи были заброшены в 1998–2000 гг. До этого они использовались в качестве посевных площадей, а с началом экономических реформ – как сенокосы и пастбища. В результате резкого сокращения поголовья скота это использование также прекратилось, что привело к постепенному зарастанию их видами древесных пород. Поскольку процесс зарастания происходит неравномерно, были описаны разные участки по степени сомкнутости молодого древостоя от 0 до 90%.

Результаты исследования и обсуждение

Продромус изученных участков заброшенных сельскохозяйственных угодий включает 4 класса, 4 порядка и 17 базальных сообществ и представлен ниже. Как видно из продромуса, большинство участков являются переходными и в соответствии с дедуктивным методом К. Копечки и С. Гейни [23] относятся сразу к двум высшим единицам.

Продромус изученных участков заброшенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья

Класс TRIFOLIO-GERANIETEA SANGUINEI Th. Müller 1962

Порядок ORIGANETALIA VULGARIS Th. Müller 1961

Б.с ***Fragaria viridis-Anthemis subtinctoria*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]

Б.с. ***Hieracium vailantii-Pinus sylvestris*** [Origanetalia vulgaris]

Б.с. ***Fragaria vesca-Pinus sylvestris*** [Origanetalia vulgaris/Abietetalia sibiricae]

Класс MOLINIO-ARRHENATHERETEA R. Tx. 1937

Порядок ARRHENATHERETALIA R. Tx. 1931

Б.с. ***Agrostis tenuis-Viola arvensis*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris]

Б.с. ***Hieracium onegense-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris]

Б.с. ***Lathyrus pratensis-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris/Abietetalia sibiricae]

Б.с. ***Tanacetum vulgare-Hieracium onegense*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris]

Б.с. ***Elytrigia repens-Galium album*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris]

Б.с. ***Viola canina-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris]

Б.с. ***Campanula trachelium-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris/Fagetalia sylvaticae]

Б.с. ***Centaurea jacea-Deschampsia cespitosa*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]

Б.с. ***Agrostis tenuis-Phleum pratense*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]

Б.с. ***Picris hieracioides-Betula pendula*** [Arrhenatheretalia/Fagetalia sylvaticae]

Класс ASARO EUROPAEI-ABIETETEA SIBIRICAE Ermakov, Mucina et Zhitlukhina 2016

Порядок **ABIETETALIA SIBIRICAE** (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006

Б.с. ***Elymus caninus-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae]

Б.с. ***Pyrola rotundifolia-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae]

Класс QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937

Порядок ***Fagetalia sylvaticae*** Pawłowski et al. 1928

Б.с. ***Carex pallescens-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae]

Б.с. ***Poa trivialis-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae]

Обследованные залежи примыкают к лесным массивам или лесополосам. На участках, расположенных наиболее близко к лесу, сформировались сообщества с плотным древесным пологом (80–85%) высотой 5–8 м. По мере удаления от леса древостой становится более разреженным, проективное покрытие деревьев снижается до 0–5% при высоте 2–3 м.

Для всех сообществ залежей характерен полидоминантный флористический состав (табл. 1). С высоким обилием и постоянством в травяном ярусе представлены как луговые виды класса ***Molinio-Arrhenatheretea*** (*Poa angustifolia, Agrostis tenuis, Bromopsis inermis, Trifolium medium, Achillea millefolium, Pimpinella saxifraga, Galium album, Fragaria viridis* и др.), так и синантропные виды класса ***Artemisietea vulgaris*** Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951 (*Taraxacum officinale, Cirsium setosum, Picris hieracioides* и др.). С увеличением плотности древостоя проективное покрытие травяного яруса снижается с 85 до 3% и, соответственно, изменяется обилие и постоянство видов травянистых растений. В сообществах с высокой сомкнутостью древостоя встречаются виды широколиственных (*Ulmus glabra, Quercus robur, Tilia cordata, Campanula trachelium, Aegopodium podagraria, Stellaria bungeana Scrophularia nodosa* и др.) и хвойно-широколиственных лесов (*Abies sibirica, Pyrola rotundifolia, P. minor, Platanthera bifolia*). Ввиду малого количества диагностических видов данные сообщества условно отнесены к классам лесной растительности ***Asaro-Abietetea*** и ***Querco-Fagetea***. Наряду с этим растительность залежей отличается блоками характерных луговых и синантропных видов либо различным доминированием одного/нескольких видов (см. табл. 1).

В ходе исследований стало очевидно, что вне зависимости от близости залежей к субклимаксовым лесам (широколиственным неморальнотравным или темнохвойно-широколиственным) с доминированием липы, клена, вяза, дуба или пихты на залежах не наблюдается возобновления коренных пород. Они практически всегда массово зарастают пионерным видом – березой (*Betula pendula*). В редких случаях заселяются сосной (*Pinus sylvestris*), но только когда рядом есть источник обсеменения.

Таблица 1 [Table 1]

Сокращенная таблица дифференциации сообществ, сформировавшихся на месте залежей
[Shortened synoptic table of plant communities formed in abandoned fields]

Синтаксон [Syntaxon]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Количество описаний [Number of relevés]		9	6	8	5	6	5	7	6	5	5	5	5	6	5	6	9	8
Среднее проективное покрытие, % [Mean cover (layer), %]:																		
Древесного яруса [Tree layer]		5	40	60	85	3	40	60	85	3	20	40	60	85	0	15	40	75
Травяного яруса [Herb layer]		35	45	55	5	55	60	25	3	85	80	35	30	3	60	55	50	5
Общее число видов [Number of species]		110	106	111	63	122	102	104	96	113	121	109	111	96	80	75	95	93
Среднее количество видов [Number of species (mean)]		50	63	58	38	72	61	60	49	70	69	63	59	41	44	49	46	46
Геоботаническая зона [Geobotanical zone]		Хвойно-лесная [Coniferous forest]								Широколиственно-лесная [Broad-leaved forest]								
Административный район РБ [District]		Караидельский [Karaidelskiy]				Аскинский [Askinskiy]				Мишкинский [Mishkinskiy]					Иглинский [Iglinskiy]			
Древесный ярус [Tree layer]																		
Betula pendula	-t3	IV^{+}	V^{+}	V^{2a}	V^{5}	V^{1}	V^{3}	V^{3}	V^{4}	V^{1}	IV^{2b}	V^{3}	V^{4}	V^{5}	.	V^{2a}	V^{3}	V^{5}
Pinus sylvestris	-t3	V^{1}	V^{3}	V^{3}	V^{1}	III^{r}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	I^{r}	III^{r}	II^{r}	IV^{r}	I^{r}	.	.	I^{r}	.
Salix caprea	-t3	.	III^{r}	II^{r}	IV^{r}	IV^{+}	V^{+}	V^{2a}	V^{2a}	III^{r}	III^{+}	IV^{+}	IV^{+}	V^{+}	.	IV^{r}	IV^{+}	IV^{r}
Populus tremula	-t3	.	I^{r}	I^{r}	I^{r}	I^{r}	III^{+}	IV^{+}	V^{+}	II^{r}	III^{+}	III^{+}	III^{+}	IV^{+}	.	.	II^{r}	I^{r}
Padus avium	-t3	.	.	.	.	.	II^{r}	IV^{r}	II^{r}	I^{r}	II^{r}	IV^{r}	III^{r}	IV^{r}	.	.	.	II^{r}
Ulmus glabra	-t3	.	.	II^{r}	II^{r}	.	.	III^{r}	V^{r}	.	.	I^{r}	.	II^{r}	.	.	II^{r}	IV^{r}
Betula pubescens	-t3	.	.	.	.	IV^{r}	II^{r}	V^{+}	V^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Picea obovata	-t3	.	.	.	.	.	II^{+}	I^{+}	III^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Abies sibirica	-t3	.	.	I	III	.	.	.	IV^{+}	.	.	I	.	.	.	.	.	.
Quercus robur	-t3	.	.	.	.	.	.	I	IV^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Fragaria viridis-Anthemis subtinctoria*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]																		
Fragaria viridis	-hl	V^{2a}	V^{2b}	V^{1}	.	I	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.
Carlina biebersteinii	-hl	V	V	V	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Centaurea scabiosa	-hl	V	V	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Echium vulgare	-hl	V	IV	V	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Anthemis subtinctoria	-hl	V	V	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cerastium arvense	-hl	V	IV	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Melilotus albus	-hl	III	III	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hieracium pilosella	-hl	IV	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carduus crispus	-hl	III	II	I	.	I	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Elymus caninus-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae]																		
Elymus caninus	-hl	.	.	I	IV	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Agrostis tenuis-Viola arvensis*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris]																		
Aconogonon alpinum	-hl	.	.	.	.	V	IV	IV	IV	.	.	.	.	I	.	.	.	.
Chrysaspis aurea	-hl	.	.	.	.	V	III	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Amoria hybrida	-hl	.	.	I	.	III	IV	.	.	III	I	.	.	.	.	.	.	.
Viola arvensis	-hl	.	.	.	.	V	II	.	.	I	II	.	.	.	.	.	.	I
Rumex pseudonatronatus	-hl	.	.	.	.	V	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Psammophiliella muralis	-hl	.	.	.	.	V	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Euphrasia pectinata	-hl	.	III	I	.	V	I	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.
Rhinanthus minor	-hl	.	.	.	.	IV	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Inula britannica	-hl	.	.	.	.	IV	.	.	.	I	I	.	.	.	.	.	.	.
Leontodon autumnalis	-hl	.	.	.	.	IV	.	I	.	.	.	.	I	.	III	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Hieracium onegense-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris]																		
Hieracium onegense	-hl	III[1]	II[+]	III[+]	.	II[+]	IV[2b]	.	.	IV[2a]	II[1]	II[1]	II[1]	.	.	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Pyrola rotundifolia-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae]																		
Pyrola rotundifolia	-hl	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.	.	V	.	.	.	.
Pyrola minor	-hl	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Viburnum opulus	-s1	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	II	.	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Tanacetum vulgare-Hieracium onegense*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris]																		
Tanacetum vulgare	-hl	.	I	.	.	I	.	.	.	V	IV	IV	III	.	.	.	.	.
Heracleum sibiricum	-hl	.	.	.	.	.	.	.	I	III	III	V	III	II	.	.	.	.
Viola tricolor	-hl	.	I	I	.	I	I	.	.	V	III	II	III	.	.	.	.	.
Fallopia convolvulus	-hl	.	.	.	III	V	.	.	.	V	III	II	.	.	.	.	.	.
Rumex confertus	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	V	I	I	.	.	I	I	.	.
Anthoxanthum odoratum	-hl	I	.	.	.	I	I	.	.	III	IV	I	.	.	.	.	.	.
Ranunculus acris	-hl	I	.	.	.	.	.	.	.	III	III	.	II	I	.	.	.	.
Tripleurospermum perforatum	-hl	.	.	.	.	III	.	.	.	III	I	.	.	.	.	.	I	I

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Б.с. [D.s. of b.c.] ***Viola canina-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris]																		
Viola canina	-hl	.	.	I	.	I	.	.	I	.	.	V	I	II	I	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Carex pallescens-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae]																		
Euphorbia subcordata	-hl	.	.	I	.	.	.	III	V	.	.	II	.	V	.	.	.	.
Platanthera bifolia	-hl	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	I	IV	.	.	.	II
Salix caprea	-s1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	I	.	I	I
Valeriana wolgensis	-hl	II	.	.	.	.	I	I	.	.	.	I	II	II	.	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Centaurea jacea-Deschampsia cespitosa*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]																		
Centaurea jacea	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V^{3}	V^{2b}	V^{2b}	IV^{+}
Phalacroloma septentrionale	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	.	.	.	V	V	V	V
Potentilla goldbachii	-hl	I	.	I	.	.	II	I	I	.	I	.	I	I	V	V	IV	IV
Phleum pratense	-hl	I	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	V	V	II
Lysimachia vulgaris	-hl	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	II	II	I	III	II
Rhinanthus vernalis	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	.	.	IV	V	II	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Poa trivialis-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae]																		
Agrostis vinealis	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	V^{+}	V^{1}
Poa trivialis	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV
Calamagrostis arundinacea	-hl	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	IV
Прочие виды, дифференцирующие сообщества залежей [Other differentiating species of plant communities in abandoned fields]																		
Veronica teucrium	-hl	V	IV	IV	II	I	I	I	I	I	.	.	.	.	II	.	.	.
Origanum vulgare	-hl	V	V	V	V	.	I	.	.	I	II	II	I	.	.	.	.	.
Trifolium pratense	-hl	V	V	IV	II	IV	III	V	III	V	V	III	III	II	.	.	.	I
Campanula patula	-hl	III	V	II	V	IV	V	V	V	IV	V	IV	IV	II	.	.	I	I
Poa pratensis	-hl	II	V	IV	II	V	V	V	V	.	.	II	II	I	.	.	I	.
Vicia sepium	-hl	.	I	IV	III	II	IV	II	I	.	II	IV	IV	III	.	.	.	I
Centaurea pseudophrygia	-hl	IV	II	I	.	V	IV	III	IV	IV	IV	IV	III	.	I	.	I	.
Potentilla heidenreichii	-hl	II	V	II	.	V	IV	II	I	II	III	I	II	.	.	.	.	.
Stellaria graminea	-hl	II	V	IV	II	V	V	III	II	V	IV	IV	II	III	II	.	.	.
Senecio jacobaea	-hl	IV	V	IV	.	V	III	I	.	II	II	.	I	.	I	.	.	.
Pastinaca sylvestris	-hl	V	V	IV	.	V	IV	III	.	I	I	.	I	I	.	.	.	.
Angelica sylvestris	-hl	.	.	II	II	I	I	II	IV	III	I	V	IV	II	IV	V	V	V
Campanula trachelium	-hl	.	.	.	II	.	I	II	I	I	II	V	V	III	III	II	IV	IV
Carex leporina	-hl	.	.	.	.	II	.	III	II	III	I	II	II	V	V	V	V	IV

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Carex muricata	-hl	I	I	.	.	I	I	III	I	V	IV	II	IV	III	V	IV	IV	III
Carex pallescens	-hl	.	.	.	.	IV	.	II	.	I	I	II	I	IV	IV	IV	III	IV
Equisetum sylvaticum	-hl	.	.	.	.	III	II	II	IV	II	III	IV	III	IV	III	.	II	III
Filipendula ulmaria	-hl	.	.	.	.	II	I	III	IV	III	II	II	I	I	II	I	II	IV
Mentha arvensis	-hl	I	.	.	.	I	IV	II	.	V	V	IV	V	.	.	I	I	IV
Sonchus arvensis	-hl	.	.	.	.	V	V	III	I	.	I	II	V	.	.	I	I	.
Scrophularia nodosa	-hl	.	.	.	.	.	.	V	V	.	II	II	II	II	.	I	I	II
Bromopsis inermis	-hl	.	.	I	.	.	I	.	.	II	II	.	II	II	.	III	II	IV
Phalaroides arundinacea	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	III	IV	IV	.	I	I	II	II	.
Виды с высоким обилием [Species with high cover]																		
Hieracium vaillantii	-hl	V^{+}	V^{1}	V^{+}	.	V^{1}	V^{2a}	V^{2a}	III^{+}	I^{1}	III^{2a}	II^{1}	II^{1}	V^{+}	.	.	.	.
Fragaria vesca	-hl	V^{2a}	V^{2b}	V^{2b}	V^{1}	IV^{+}	V^{+}	V^{1}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	IV^{+}	V^{+}	IV^{+}	II^{+}	V^{+}	III^{+}	V^{+}
Galium album	-hl	IV^{1}	$V^{1;2a}$	V^{1}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{2a}	V^{2a}	V^{1}	V^{1}	V^{+}	IV^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}
Agrostis tenuis	-hl	III^{r}	IV^{+}	IV^{+}	IV^{+}	V^{2a}	V^{2a}	V^{+}	V^{+}	V^{2a}	V^{2a}	V^{2a}	V^{1}	IV^{+}	V^{1}	V^{1}	V^{1}	II^{+}
Poa angustifolia	-hl	IV^{r}	I^{r}	IV^{r}	.	V^{2a}	V^{+}	V^{+}	III^{r}	V^{2a}	III^{1}	V^{1}	V^{1}	IV^{+}	V^{+}	IV^{+}	V^{r}	I^{r}
Cirsium setosum	-hl	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{r}	V^{2a}	V^{1}	V^{1}	V^{1}	V^{+}	IV^{r}	V^{+}	V^{1}	IV^{+}
Taraxacum officinale	-hl	V^{+}	V^{+}	V^{1}	IV^{r}	V^{1}	V^{1}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	III^{r}	IV^{r}	III^{r}	V^{r}	V^{+}	III^{r}
Deschampsia cespitosa	-hl	IV^{+}	IV^{+}	III^{+}	III^{r}	II^{r}	I^{r}	V^{+}	III^{r}	V^{1}	V^{1}	IV^{+}	V^{+}	IV^{+}	IV^{1}	V^{+}	V^{+}	V^{+}
Trifolium medium	-hl	IV^{+}	V^{+}	V^{+}	III^{r}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{r}	V^{1}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	III^{r}	IV^{r}	III^{r}	II^{r}	II^{r}
Picris hieracioides	-hl	V^{+}	V^{1}	V^{1}	V^{+}	V^{1}	V^{2a}	V^{1}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	IV^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{1}	V^{2a}	V^{2a}	V^{+}
Dactylis glomerata	-hl	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	.	II^{r}	IV^{r}	IV^{r}	V^{1}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	IV^{+}	IV^{r}	I^{r}	III^{r}	IV^{r}
Knautia arvensis	-hl	V^{1}	V^{1}	V^{1}	V^{+}	II^{r}	II^{r}	II^{r}	.	III^{+}	II^{r}	.	V^{r}	II^{r}	III^{r}	V^{r}	II^{r}	I^{r}
Elytrigia repens	-hl	V^{+}	V^{+}	V^{+}	III^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{2a}	V^{+}	V^{+}	III^{r}	III^{r}	V^{r}	IV^{+}	IV^{+}
Phleum phleoides	-hl	V^{+}	V^{+}	V^{+}	II^{r}	V^{+}	V^{+}	V^{+}	III^{r}	V^{1}	V^{+}	IV^{+}	V^{+}	III^{r}	.	.	I^{r}	.
Д.в. класса [D.s. of class] ***Molinio-Arrhenatheretea***																		
Vicia cracca	-hl	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	IV	V	V	V
Leucanthemum vulgare	-hl	V	V	V	V	V	V	IV	V	IV	III	IV	V	V	V	V	V	V
Prunella vulgaris	-hl	V	V	V	V	V	V	V	IV	II	IV	III	V	IV	IV	V	V	IV
Pimpinella saxifraga	-hl	V	V	IV	II	V	IV	IV	II	II	III	II	IV	V	IV	IV	II	IV
Achillea millefolium	-hl	V	III	V	V	V	V	V	V	IV	V	V	V	V	V	V	V	IV
Festuca pratensis	-hl	V	V	V	III	.	.	III	.	V	IV	III	III	II	III	III	I	.
Plantago lanceolata	-hl	V	V	IV	.	III	III	.	.	II	V	I	II	.	V	V	V	III
Plantago media	-hl	III	IV	IV	.	V	V	I	.	II	.	I	V	I	II	II	II	.

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Синтаксон [Syntaxon]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Lathyrus pratensis	-hl	IV	III	III	.	I	.	III	.	II	I	III	I	I	IV	I	I	I
Ranunculus polyanthemos	-hl	IV	III	IV	.	I	.	IV	.	IV	IV	I	V	.	I	I	II	.
Rumex acetosella	-hl	III	III	I	.	V	I	IV	.	III	.	II	.	II	I	.	II	.
Д.в. класса [D.s. of class] ***Artemisietea vulgaris***																		
Tussilago farfara	-hl	V	IV	V	IV	II	III	V	V	III	III	V	V	IV	IV	IV	IV	III
Convolvulus arvensis	-hl	V	V	V	III	V	V	V	III	V	V	V	V	III	II	V	IV	V
Euphorbia virgata	-hl	V	IV	V	V	V	V	I	.	III	II	I	II	.	II	V	III	V
Potentilla argentea	-hl	V	V	V	III	V	V	IV	II	II	II	II	II	.	I	IV	III	I
Artemisia vulgaris	-hl	IV	IV	V	.	V	V	V	V	V	V	V	V	I	II	V	IV	IV
Erigeron acris	-hl	V	IV	V	.	V	V	I	.	IV	II	III	II	.	I	II	I	I
Linaria vulgaris	-hl	V	V	V	.	V	V	III	.	V	V	V	V	I	III	V	V	II
Galeopsis bifida	-hl	I	I	.	.	V	III	III	I	V	V	IV	V	V	II	IV	IV	V
Cichorium intybus	-hl	I	II	II	.	III	III	II	.	III	I	I	II	.	II	V	III	.
Artemisia absinthium	-hl	.	IV	II	.	IV	I	.	.	II	II	II	.	.	.	.	.	.
Д.в. класса [D.s. of class] ***Trifolio-Geranietea***																		
Agrimonia asiatica	-hl	V	V	IV	III	V	IV	IV	I	V	V	IV	V	V	III	V	V	V
Veronica chamaedrys	-hl	V	V	IV	IV	V	V	V	V	V	V	III	V	V	V	V	V	V
Hypericum perforatum	-hl	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	IV	V	V	V	V
Omalotheca sylvatica	-hl	IV	V	II	II	V	V	III	I	III	IV	III	III	I	III	V	IV	III
Epilobium montanum	-hl	.	I	III	V	III	V	V	IV	I	IV	V	V	V	I	II	II	V
Clinopodium vulgare	-hl	IV	IV	IV	III	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	II	II

Базальные сообщества [Basal communities]: 1 – ***Fragaria viridis-Anthemis subtinctoria*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]; 2 – ***Hieracium vailantii-Pinus sylvestris*** [Origanetalia vulgaris]; 3 – ***Fragaria vesca-Pinus sylvestris*** [Origanetalia vulgaris/Abietetalia sibiricae], 4 – ***Elymus caninus-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae], 5 – ***Agrostis tenuis-Viola arvensis*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris], 6 – ***Hieracium onegense-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris], 7 – ***Lathyrus pratensis-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris/Abietetalia sibiricae], 8 – ***Pyrola rotundifolia-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae], 9 – ***Tanacetum vulgare-Hieracium onegense*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris], 10 – ***Elytrigia repens-Galium album*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris], 11 – ***Viola canina-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris], 12 – ***Campanula trachelium-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris/Fagetalia sylvaticae], 13 – ***Carex pallescens-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae], 14 – ***Centaurea jacea-Deschampsia cespitosa*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia], 15 – ***Agrostistenuis-Phleum pratense*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia], 16 – ***Picris hieracioides-Betula pendula*** [Arrhenatheretalia/Fagetalia sylvaticae], 17 – ***Poa trivialis-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae].

Примечание. Ярусы: -t3 – древесный; -s1 – кустарниковый; -hl – травяной, Д.в. – диагностические виды, Б.с. – базальное сообщество.
[*Note*. -t3 - tree layer; -s1 - shrub layer; -hl - herb layer; D.s. - diagnostic species, B.c. - basal community].

Таблица 2 [Table 2]

Сообщества залежи Караидельского Района РБ
[Plant communities formed in abandoned field of Karaidelskiy District RB]

Синтаксон [Syntaxon]		1									2						3								4					1	2	3	4
Проективное покрытие, % [Cover, %]:																													ПОСТОЯНСТВО [CONSTANCY]			
древесного яруса [tree layer]		10	5	5	5	3	2	5	10	10	40	40	40	35	40	40	60	55	60	55	45	60	60	60	80	90	80	90	90				
травяного яруса [herb layer]		35	35	35	40	35	35	35	30	35	55	40	50	40	60	65	55	60	45	60	45	50	50	60	15	5	5	5	5				
Средняя высота древостоя, м [Height (mean) of trees, m]		1	1	2	1	1	1	2	3	2	2	2	3	2	2	3	3	4	3	2	2	3	3	3	3	3	3	4	4				
Средняя высота травяного яруса, см [Height (mean) of herbs, cm]		10	10	10	15	10	10	10	10	15	15	10	20	20	10	30	15	35	15	10	15	15	20	20	10	10	10	15	15				
Количество видов [Number of species]		61	60	63	65	65	64	56	65	64	62	61	65	62	59	69	60	49	59	61	63	61	62	51	39	40	38	33	36				
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Виды древесного яруса [Species of tree layer]																																	
Pinus sylvestris	-t3	1	+	1	1	1	1	a	a	1	3	3	3	a	b	a	3	a	b	3	a	3	4	4	a	a	1	1	1	V	V	V	V
Betula pendula	-t3	r	r	r	+	.	.	+	+	1	+	+	+	b	.	b	a	b	3	r	3	a	+	+	3	5	5	5	5	IV	V	V	V
Sorbus aucuparia	-t3	.	.	.	r	.	r	.	r	.	.	r	r	r	r	r	r	+	+	r	r	.	.	+	+	r	r	.	.	II	V	IV	III
Salix caprea	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	+	r	r	r	.	.	.	r	.	r	r	+	.	r	.	III	II	IV
Populus tremula	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	I	I	I
Ulmus glabra	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	II	II
Picea obovata	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	.	+	r	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	II	IV	.
Pinus sylvestris	-jv	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	r	II	I	II	I
Sorbus aucuparia	-jv	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	r	I	.	II	I
Betula pendula	-jv	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	+	.	I	II	I
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Fragaria viridis-Anthemis subtinctoria*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]																																	
Origanum vulgare	-hl	+	+	+	+	+	+	l	a	r	+	+	+	+	+	+	+	+	r	l	+	l	+	+	+	+	r	r	r	V	V	V	V
Fragaria viridis	-hl	l	a	a	l	l	+	a	+	b	l	b	b	r	+	+	+	+	+	a	+	b	b	+	.	.	.	.	.	V	V	V	.
Veronica teucrium	-hl	r	r	r	r	+	+	+	r	+	+	+	+	.	.	+	.	+	.	+	r	r	.	r	.	.	r	.	.	V	IV	IV	I
Carlina biebersteinii	-hl	r	+	r	r	+	+	r	.	r	+	r	r	+	.	+	.	+	r	r	r	+	r	r	.	.	.	.	.	V	V	V	.
Centaurea scabiosa	-hl	+	r	+	.	+	r	l	+	r	r	r	+	r	.	r	.	l	.	r	r	+	+	+	.	.	.	.	.	V	V	IV	.

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		1									2						3								4					1	2	3	4
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Echium vulgare	-hl	r	+	r	+	+	+	r	+	r	.	r	+	r	.	r	r	.	r	r	r	r	r	r	.	.	.	.	.	V	IV	V	.
Anthemis subtinctoria	-hl	+	.	+	+	+	1	+	+	r	+	r	+	r	r	r	r	.	.	+	.	+	+	r	.	.	.	.	.	V	V	IV	.
Bunias orientalis	-hl	r	r	r	+	r	+	r	r	.	r	.	r	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	V	IV	I	I
Hieracium onegense	-hl	.	1	1	a	a	1	.	.	.	.	.	+	+	.	.	r	.	+	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	III	II	III	.
Cerastium arvense	-hl	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	r	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	IV	.	.
Melilotus albus	-hl	r	.	r	.	r	.	r	.	r	r	.	r	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	III	I	.
Hieracium pilosella	-hl	+	r	+	.	+	r	.	.	r	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	II	.	.
Carduus crispus	-hl	r	.	r	r	+	r	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	III	II	I	.
Centaurea pseudophrygia	-hl	.	r	.	.	r	r	r	r	+	r	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	IV	II	I	.
Galium verum	-hl	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Campanula glomerata	-hl	r	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	.
Verbascum nigrum	-hl	.	.	.	+	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Hieracium vailantii-Pinus sylvestris*** [Origanetalia vulgaris]																																	
Hieracium vaillantii	-hl	1	+	+	+	+	+	+	.	1	1	1	1	a	1	a	r	.	+	1	+	+	1	1	.	.	.	.	.	V	V	V	.
Potentilla heidenreichii	-hl	.	r	.	.	.	.	r	.	.	+	1	+	r	r	+	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	II	V	II	.
Artemisia absinthium	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	IV	II	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Fragaria vesca-Pinus sylvestris*** [Origanetalia vulgaris/Abietetalia sibiricae]																																	
Fragaria vesca	-hl	1	1	1	a	a	a	1	a	1	b	1	1	1	b	b	b	b	b	b	b	b	b	3	a	1	1	1	1	V	V	V	V
Vicia sepium	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	r	r	.	r	r	.	.	+	r	r	.	I	IV	III
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Elymus caninus-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae]																																	
Elymus caninus	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	I	IV
Aegopodium podagraria	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	.	.	.	III
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Molinio-Arrhenantheretea***																																	
Galium album	-hl	.	.	.	1	1	1	+	1	1	1	1	1	a	a	+	1	+	1	1	1	1	a	+	+	+	+	+	+	IV	V	V	V
Vicia cracca	-hl	r	r	r	+	+	+	+	r	r	r	r	+	r	+	+	+	+	r	r	+	+	+	+	r	+	r	r	r	V	V	V	V
Leucanthemum vulgare	-hl	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	V	V	V
Prunella vulgaris	-hl	+	+	r	+	+	+	.	+	+	+	+	+	1	+	+	+	.	r	+	+	r	+	+	r	r	+	+	+	V	V	V	V
Dactylis glomerata	-hl	+	1	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	r	+	r	+	+	V	V	V	V
Achillea millefolium	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	r	+	r	+	+	+	V	III	V	V
Campanula patula	-hl	r	r	r	r	.	r	.	.	.	r	r	.	r	r	r	.	.	r	r	r	.	.	.	r	r	r	r	r	III	V	II	V
Agrostis tenuis	-hl	.	.	.	+	r	r	.	+	+	.	r	.	1	+	+	r	+	+	.	+	+	r	.	+	.	1	1	1	III	IV	IV	IV
Plantago major	-hl	r	r	r	+	+	r	r	r	+	r	r	r	r	r	+	r	.	r	r	r	+	+	.	r	r	.	.	.	V	V	IV	II
Festuca pratensis	-hl	+	+	+	+	+	+	a	+	1	+	r	+	+	+	.	r	1	+	r	+	.	+	1	r	.	.	.	+	V	V	V	III

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		1									2						3							4					1	2	3	4
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Trifolium pratense	-hl	r	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	.	+	r	1	1	+	.	r	.	.	.	.	V	V	IV	I
Oberna behen	-hl	+	r	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	r	+	+	r	+	r	+	+	+	+	+	r	.	.	.	r	V	V	V	III
Deschampsia cespitosa	-hl	r	+	r	+	.	r	.	+	r	+	+	+	+	.	.	r	.	.	r	+	.	+	.	.	r	r	.	.	IV	IV	III	II
Pimpinella saxifraga	-hl	r	.	r	+	+	+	+	r	r	r	+	+	r	.	+	.	+	r	+	.	+	+	.	.	.	.	.	r	V	V	IV	II
Plantago lanceolata	-hl	r	+	r	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	r	.	r	.	r	r	+	+	+	.	.	.	.	.	.	V	V	IV	.
Poa pratensis	-hl	.	.	.	.	.	.	1	.	+	.	+	+	+	r	+	.	+	.	r	.	+	r	+	.	.	.	r	r	II	V	IV	II
Stellaria graminea	-hl	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	r	+	+	+	+	r	r	r	.	+	.	+	.	r	.	.	.	.	II	V	IV	I
Plantago media	-hl	r	.	.	r	.	.	+	r	+	+	r	+	.	.	+	.	+	.	+	+	r	+	r	.	.	.	.	.	III	IV	IV	.
Lathyrus pratensis	-hl	r	.	+	+	r	r	.	+	r	r	.	.	+	r	.	+	r	r	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	IV	III	III	.
Ranunculus polyanthemos	-hl	r	r	r	+	r	r	.	+	.	r	r	.	r	.	.	.	.	r	r	+	r	r	r	.	.	.	.	.	IV	III	IV	.
Rumex acetosella	-hl	.	r	.	.	.	.	r	+	r	r	.	.	r	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	III	I	.
Rhinanthus serotinus	-hl	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	I	I	II	.
Alchemilla sp.	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	r	r	.	.	.	.	r	.	.	I	.	II	I
Mentha arvensis	-hl	.	r	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Artemisietea vulgaris***																																
Picris hieracioides	-hl	1	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	+	1	1	+	a	a	+	+	+	+	+	+	V	V	V	V
Cirsium setosum	-hl	r	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	1	r	+	+	+	+	V	V	V	V
Euphorbia virgata	-hl	r	r	r	r	+	r	+	+	+	.	+	+	+	+	.	r	+	+	+	+	+	.	+	r	r	+	r	r	V	IV	V	V
Tussilago farfara	-hl	+	+	r	r	+	1	r	+	+	.	r	.	+	1	+	+	.	+	r	+	+	r	r	r	.	r	+	+	V	IV	V	IV
Convolvulus arvensis	-hl	r	r	r	r	r	r	+	+	+	r	r	r	+	+	r	+	+	r	r	r	+	+	.	.	r	.	r	r	V	V	V	III
Elytrigia repens	-hl	+	+	+	+	+	1	+	.	1	+	1	+	+	+	+	+	a	+	+	r	+	+	+	.	r	.	+	+	V	V	V	III
Potentilla argentea	-hl	r	+	r	1	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	r	+	+	+	r	+	+	+	+	r	r	.	.	.	V	V	V	II
Artemisia vulgaris	-hl	r	r	r	.	r	r	.	.	r	.	r	r	.	r	r	r	.	r	r	r	+	r	+	.	.	.	.	.	IV	IV	V	.
Linaria vulgaris	-hl	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	r	+	r	+	+	r	r	r	r	r	+	+	+	.	.	.	.	.	V	V	V	.
Myosotis arvensis	-hl	.	r	.	r	+	r	r	r	+	r	r	.	+	+	r	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	V	II	.
Erigeron acris	-hl	+	+	+	+	+	r	.	+	+	r	.	.	r	+	r	r	r	+	r	r	r	.	r	.	.	.	.	.	V	IV	V	.
Cichorium intybus	-hl	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	II	.
Euphrasia brevipila	-hl	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I	.
Euphrasia pectinata	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Trifolio-Geranietea***																																
Knautia arvensis	-hl	+	1	+	1	+	1	+	+	+	1	+	1	+	+	1	+	+	+	1	1	1	+	+	r	r	r	r	r	V	V	V	V
Hypericum perforatum	-hl	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	r	r	r	r	+	+	V	V	V	V
Veronica chamaedrys	-hl	r	.	r	+	+	+	r	+	r	r	+	+	+	r	r	r	r	r	.	+	.	+	.	.	r	r	r	r	V	V	IV	IV

Продолжение табл. 2 [Table 2 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		1									2						3									4					1	2	3	4
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Solidago virgaurea	-hl	r	.	r	.	r	.	.	r	r	r	r	r	.	+	+	r	+	r	1	r	+	+	+	.	.	r	r	r	III	V	V	III
Trifolium medium	-hl	+	.	+	+	+	+	+	1	.	1	+	1	+	+	+	r	+	+	1	+	.	+	r	.	r	r	.	.	IV	V	V	II
Agrimonia asiatica	-hl	r	r	.	r	r	r	r	r	r	r	r	+	.	r	r	.	r	.	r	r	r	.	+	r	r	.	.	.	V	V	IV	II
Omalotheca sylvatica	-hl	.	r	.	r	r	+	.	r	r	r	r	.	r	r	+	r	.	r	.	+	.	.	.	r	.	.	.	.	IV	V	II	I
Clinopodium vulgare	-hl	r	.	r	+	+	r	r	.	+	+	.	r	.	r	+	r	+	r	.	r	+	+	.	.	r	r	.	.	IV	IV	IV	II
Pastinaca sylvestris	-hl	+	+	+	+	+	+	r	r	r	r	r	+	r	.	r	.	.	r	r	.	+	r	+	.	.	.	.	.	V	V	IV	.
Inula salicina	-hl	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Festuco-Brometea***																																	
Hylotelephium triphyllum	-hl	r	r	r	r	.	r	r	r	r	.	.	r	.	r	r	+	r	r	.	.	r	r	.	r	r	+	+	+	V	III	IV	V
Poa angustifolia	-hl	r	+	r	+	+	+	.	+	.	.	.	r	.	.	.	r	.	.	+	+	+	r	.	.	.	.	.	.	IV	I	IV	.
Phleum phleoides	-hl	+	+	+	+	1	1	+	.	+	.	+	+	+	+	1	+	+	+	.	+	+	+	+	r	.	.	.	.	V	V	V	I
Senecio jacobaea	-hl	.	.	r	+	+	+	r	.	r	r	r	+	r	.	r	.	r	.	+	r	.	r	r	.	.	.	.	.	IV	V	IV	.
Stachys recta	-hl	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	r	+	+	.	.	r	.	.	r	+	+	+	r	+	+	II	III	III	V
Dracocephalum ruyschiana	-hl	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Valeriana wolgensis	-hl	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Polygono-Poëtea***																																	
Taraxacum officinale	-hl	+	+	+	1	+	1	.	+	+	+	+	+	1	+	1	+	.	1	+	1	+	1	1	r	r	.	r	r	V	V	V	IV
Potentilla anserina	-hl	+	+	+	+	+	+	r	.	+	r	.	+	+	+	+	+	r	+	r	+	r	+	r	r	r	.	.	.	V	V	V	II
Amoria repens	-hl	.	.	.	.	r	.	.	.	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	II	II	II	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Brachypodio-Betuletea***																																	
Bupleurum longifolium	-hl	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	I	.
Rubus saxatilis	-hl	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	I	.
Calamagrostis arundinacea	-hl	.	r	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Campanula persicifolia	-hl	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Angelica sylvestris	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	II	I
Прочие виды [Other species]																																	
Geum urbanum	-hl	+	+	+	+	+	+	r	r	r	.	r	.	.	.	r	r	.	r	+	+	.	.	+	.	r	.	.	.	V	II	IV	I
Geum rivale	-hl	r	.	r	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	.	r	.	+	.	r	.	.	.	+	+	r	.	.	III	I	II	III
Poa nemoralis	-hl	r	.	r	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	r	r	+	+	+	II	I	II	V
Epilobium montanum	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	r	.	.	r	+	.	r	r	+	+	+	.	I	III	V
Chamaenerion angustifolium	-hl	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	r	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	I	III	II	I
Consolida regalis	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.
Rumex acetosa	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Синтаксон [Syntaxon]		1									2						3								4					1	2	3	4
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Fallopia convolvulus	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	II
Мхи [Mosses]																																	
Brachythecium salebrosum	-ml	.	.	.	1	.	.	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	II	V	II	.
Amblystegium serpens	-ml	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	.
Brachythecium glareosum	-ml	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	II	I	I	.
Ceratodon purpureus	-ml	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	II	.

Единично встречены [In one relevé only]: сосудистые [vascular plants] – *Abies sibirica (-t3)* 8 (r), 18 (r); *Rubus idaeus* 15 (r); *Rosa majalis* 2 (r); *Salix cinerea* 23 (r); *Amoria hybrida* 21 (r); *Antennaria dioica* 8 (r); *Anthoxanthum odoratum* 8 (r); *Arabis sp.* 7 (r); *Bromopsis inermis* 16 (+); *Campanula trachelium* 25 (r); *Carex muricata* 4 (r), 15 (r); *Carum carvi* 15 (r); *Cerastium pauciflorum* 21 (r); *Chenopodium album* 2 (r); *Conioselinum tataricum* 22 (r); *Conium maculatum* 11 (r); *Digitalis grandiflora* 9 (r), 13 (r), 17 (r); *Epilobium nervosum* 15 (r); *Euphorbia subcordata* 23 (r); *Galeopsis bifida* 8 (+), 15 (r); *Geranium sylvaticum* 21 (r); *Lathyrus pisiformis* 11 (r); *Melilotus officinalis* 12 (r); *Nepeta pannonica* 22 (r); *Phleum pratense* 8 (+), 19 (+); *Platanthera bifolia* 18 (r); *Polygala comosa* 12 (r), 21(r); *Potentilla goldbachii* 8 (r), 20 (r); *P. humifusa* 5 (r), 25 (r); *Pulsatilla patens* 6 (r); *Ranunculus acris* 5 (r); *Rhinanthus sp.* 13 (r); *Salvia verticillata* 7 (+), 12 (+), 23 (+); *Stellaria bungeana* 26 (r); *Steris viscaria* 4 (r); *Tanacetum vulgare* 15 (r); *Thlaspi arvense* 10 (r); *Trinia multicaulis* 2 (+); *Turritis glabra* 7 (r); *Veronica spicata* 6 (r), 12 (r); *Viola canina* 21 (r); *V. collina* 19 (r); *V. tricolor* 13 (r), 17 (r); мхи [mosses] – *Brachythecium albicans* 11 (+); *B. campestre* 1 (a); *Btachytheciastrum velutinum* 16 (+); *Bryum caespiticium* 5 (+); *Hylocomium splendens* 16 (+); *Lophocolea heterophylla* 16 (+); *Oxyrrhynchium hians* 13 (+); *Plagiomnium cuspidatum* 16 (+); *Sciuro-hypnum oedipodium* 16 (+); *Schistidium submuticum* 1(+); *Weissia sp.* 1 (+).

Локализация описаний: Республика Башкортостан, Караидельский район, 5,3 км к ВСВ от д. Сосновый бор, GPS-координаты (WGS 84) 55°50’17”N, 57°11’23”E, 27–28.07.2013. [Locality of relevés: Republic of Bashkortostan, Karaidelskiy District, 5.3 km to the NEE from the village of Sosnovyy bor, GPS-coordinates (WGS 84) 55°50’17”N, 57°11’23”E, 27-28.07.2013].

Авторы описаний [Authors of relevés]: **3–8, 12–14, 19, 21, 22, 24, 25, 27, 28** – П.С. Широких [P.S. Shirokikh]; **9, 15, 17, 23** – В.Б. Мартыненко [V.B. Martynenko]; **1, 2, 10, 11, 16, 18, 20** – И.Г. Бикбаев [I.G. Bikbaev].

Базальное сообщество [Basal community]: **1** – ***Fragaria viridis-Anthemis subtinctoria*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]; **2** – ***Hieracium vailantii-Pinus sylvestris*** [Origanetalia vulgaris]; **3** – ***Fragaria vesca-Pinus sylvestris*** [Origanetalia vulgaris/Abietetalia sibiricae], **4** – ***Elymus caninus-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae].

Примечание. -t3 – ярус древостоя, -jv – всходы, -hl – травяной ярус, -ml – моховой ярус. Д.в. – диагностические виды синтаксона; б.с. – базальное сообщество.

[*Note*. -t3 - forest tree layer, -jv seedling, -s1 - shrub layer, -hl - herb layer, -ml - moss layer. D. s. - diagnostic species of a syntaxon; b.c. - basal community.]

Таблица 3 [Table 3]

Сообщества залежи Аскинского Района РБ

[Plant communities formed in abandoned field of Askinskiy District RB]

Синтаксон [Syntaxon]		5						6					7							8						5	6	7	8
Проективное покрытие, % [Cover, %]:																										ПОСТОЯНСТВО [CONSTANCY]			
древесного яруса [tree layer]		5	3	3	3	3	5	45	40	45	40	40	50	60	60	60	60	60	60	80	90	90	85	90	85				
кустарникового яруса [shrub layer]		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	-	3	2	-	1	-	-	-	-				
травяного яруса [herb layer]		55	55	55	65	50	65	55	70	65	60	50	20	20	30	30	25	30	30	5	2	3	3	3	3				
Средняя высота древостоя, м [Height (mean) of trees, m]		2	1	1	1	1	2	3	2	2	3	4	6	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3				
Средняя высота травяного яруса, см [Height (mean) of herbs, cm]		20	30	30	40	30	30	40	40	40	35	30	40	30	30	20	30	30	40	15	15	15	15	15	15				
Количество видов [Number of species]		75	75	69	66	72	73	54	59	59	61	71	60	64	58	56	57	62	56	53	45	54	41	50	49				
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24				
Виды древесного яруса [Species of tree layer]																													
Betula pendula	-t3	1	1	1	1	1	1	3	3	3	3	b	3	3	4	3	3	3	4	4	5	4	4	4	5	V	V	V	V
Pinus sylvestris	-t3	r	.	.	r	.	r	1	+	+	+	b	r	1	r	+	a	+	+	+	+	1	+	+	+	III	V	V	V
Sorbus aucuparia	-t3	r	r	r	.	.	.	r	r	.	r	r	r	+	.	+	+	r	r	+	.	r	r	+	+	III	III	V	V
Salix caprea	-t3	+	r	.	+	.	+	.	1	1	+	r	+	1	1	a	a	a	1	a	a	a	a	a	+	IV	IV	V	V
Betula pubescens	-t3	r	r	r	.	r	.	r	.	.	.	.	.	+	+	+	+	r	+	1	+	+	+	+	+	IV	I	V	V
Populus tremula	-t3	.	.	.	.	.	r	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	r	I	III	IV	V
Padus avium	-t3	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	r	r	.	r	r	+	r	.	.	.	.	.	r	r	.	II	IV	II
Ulmus glabra	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	r	.	r	r	+	r	r	.	r	.	.	III	V
Picea obovata	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.	r	r	.	.	II	I	III
Tilia cordata	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	II	I
Abies sibirica	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	+	.	.	.	.	IV
Quercus robur	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	r	+	.	.	.	I	IV
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Agrostis tenuis-Viola arvensis*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris]																													
Aconogonon alpinum	-hl	.	+	+	+	+	+	+	+	r	+	.	+	+	r	r	.	.	+	r	r	.	r	.	+	V	IV	IV	IV
Sonchus arvensis	-hl	r	r	r	+	r	+	r	r	r	r	r	r	r	r	.	.	r	.	.	.	.	r	.	.	V	V	III	I
Chrysaspis aurea	-hl	.	r	r	r	r	+	.	r	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	III	.	.
Amoria hybrida	-hl	.	.	+	r	.	+	.	+	1	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	IV	.	.
Viola arvensis	-hl	r	r	+	r	+	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	II	.	.
Rumex pseudonatronatus	-hl	r	r	r	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.

Продолжение табл. 3 [Table 3 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		5						6					7							8						5	6	7	8
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24				
Psammophiliella muralis	-hl	+	.	r	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.
Euphrasia pectinata	-hl	+	+	+	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	I	.	.
Barbarea arcuata	-hl	.	r	r	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.
Rhinanthus minor	-hl	r	.	.	+	r	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	I	.	.
Inula britannica	-hl	.	r	+	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	.	.
Fallopia convolvulus	-hl	r	+	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.	.	.
Leontodon autumnalis	-hl	r	r	+	.	.	+	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	I	.
Tripleurospermum perforatum	-hl	.	r	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.
Artemisia absinthium	-hl	r	r	.	r	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	I	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Hieracium onegense-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris]																													
Hieracium onegense	-hl	.	.	.	l	.	l	b	b	b	a	a	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	V	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Lathyrus pratensis-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris/Abietetalia sibiricae]																													
Veronica spuria	-hl	.	.	.	.	+	r	+	+	r	.	.	r	.	r	r	.	r	r	.	r	.	.	.	.	II	III	IV	I
Lathyrus pratensis	-hl	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	I	.	IV	.
Ranunculus polyanthemos	-hl	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	r	.	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	I	.	IV	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Pyrola rotundifolia-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae]																													
Pyrola rotundifolia	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	r	+	r	.	.	.	V
Pyrola minor	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	r	.	r	.	.	.	.	IV
Viburnum opulus	-sl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	r	.	r	.	I	.	IV
Прочие виды, дифференцирующие сообщества залежи [Other differentiating species of plant communities in abandoned fields]																													
Erigeron acris	-hl	+	+	+	+	+	+	r	.	+	r	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	V	IV	I	.
Euphorbia virgata	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	V	I	.
Senecio jacobaea	-hl	+	+	+	+	+	r	.	r	+	r	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	III	I	.
Plantago media	-hl	r	r	r	+	r	.	r	r	.	r	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	V	IV	I	.
Plantago lanceolata	-hl	.	r	.	.	r	r	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	.	.
Amoria repens	-hl	.	+	.	+	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	III	III	I	.
Potentilla heidenreichii	-hl	+	+	r	+	r	+	.	+	r	+	r	r	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	V	IV	II	I
Omalotheca sylvatica	-hl	+	+	+	+	r	+	+	.	+	+	+	.	.	r	.	r	r	r	r	.	.	.	.	.	V	IV	III	I
Rumex acetosella	-hl	+	+	+	+	+	+	.	.	r	.	.	.	r	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	V	I	III	.
Oberna behen	-hl	r	+	.	+	r	.	+	r	+	+	+	+	r	r	.	r	r	r	.	.	.	.	.	.	IV	V	V	.
Plantago major	-hl	r	+	r	r	+	r	.	r	.	r	r	r	r	r	r	+	+	r	.	.	.	.	.	.	V	III	V	.
Myosotis arvensis	-hl	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	.	.	.	+	.	r	r	.	.	.	.	.	.	V	V	III	.
Linaria vulgaris	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	V	V	III	.

Продолжение табл. 3 [Table 3 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		5						6					7							8						5	6	7	8
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24				
Potentilla anserina	-hl	+	+	+	.	+	+	+	r	r	+	.	r	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	V	IV	III	.
Pastinaca sylvestris	-hl	r	r	r	+	r	.	r	.	r	.	+	+	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	V	III	III	.
Scrophularia nodosa	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	r	.	r	r	r	+	r	r	+	r	r	.	.	V	V
Euphorbia subcordata	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	r	.	.	IV	V
Dactylis glomerata	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	+	+	.	r	.	r	.	.	r	+	r	.	II	IV	IV
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Molinio-Arrhenantheretea***																													
Agrostis tenuis	-hl	a	1	1	3	1	1	b	a	1	a	a	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	V	V	V	V
Vicia cracca	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	r	+	r	+	+	+	+	r	r	V	V	V	V
Galium album	-hl	+	+	+	1	+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	r	+	+	r	+	+	+	+	+	+	V	V	V	V
Poa pratensis	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	.	+	r	+	r	r	V	V	V	V
Leucanthemum vulgare	-hl	+	+	a	+	1	a	+	+	+	+	+	+	r	.	.	+	+	+	r	r	r	r	r	r	V	V	IV	V
Prunella vulgaris	-hl	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	r	.	r	.	r	V	V	V	IV
Campanula patula	-hl	+	.	.	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	r	r	r	+	r	r	r	+	r	+	r	IV	V	V	V
Trifolium pratense	-hl	r	.	+	.	+	+	.	r	.	.	r	r	r	r	r	r	r	.	r	.	+	.	r	.	IV	II	V	III
Achillea millefolium	-hl	+	1	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	V	V	V
Pimpinella saxifraga	-hl	r	r	+	+	r	+	.	+	+	r	r	+	.	+	.	+	r	r	.	.	.	r	+	.	V	IV	IV	II
Stellaria graminea	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	.	r	r	.	.	.	r	+	.	.	.	V	V	III	II
Vicia sepium	-hl	r	.	.	.	r	.	.	+	.	r	r	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	II	III	II	I
Alchemilla sp.	-hl	.	.	.	.	r	+	.	+	+	.	r	r	+	.	r	+	+	+	.	r	r	.	+	r	II	III	V	IV
Deschampsia cespitosa	-hl	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	r	.	+	r	+	r	+	+	+	.	+	.	r	.	II	I	V	III
Filipendula ulmaria	-hl	.	.	r	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	+	.	r	r	r	.	r	.	r	r	II	I	III	IV
Carex leporina	-hl	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	+	r	r	r	.	.	.	.	II	.	III	II
Mentha arvensis	-hl	.	.	.	.	r	.	+	.	.	+	+	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	III	II	.
Potentilla goldbachii	-hl	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	I	I	I
Equisetum pratense	-hl	r	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	I	.
Festuca pratensis	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Artemisietea vulgaris***																													
Potentilla argentea	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	r	r	r	r	.	r	.	.	r	r	.	.	V	V	IV	II
Picris hieracioides	-hl	1	1	+	1	a	a	+	b	a	a	1	1	+	+	1	+	1	a	+	+	+	+	+	+	V	V	V	V
Cirsium setosum	-hl	+	r	+	+	+	1	+	+	+	1	1	1	+	+	1	+	+	+	r	.	+	r	+	+	V	V	V	V
Tussilago farfara	-hl	.	.	.	+	r	.	.	.	.	1	+	r	1	r	r	1	r	.	.	+	r	+	+	+	II	II	V	V
Convolvulus arvensis	-hl	+	+	+	+	+	+	.	+	r	+	+	+	+	r	r	+	+	+	.	+	.	.	r	+	V	IV	V	III
Artemisia vulgaris	-hl	+	r	r	r	+	r	r	r	+	r	r	r	+	+	.	r	r	r	+	r	+	.	+	+	V	V	V	V

Продолжение табл. 3 [Table 3 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		5						6					7							8						5	6	7	8
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24				
Elytrigia repens	-hl	+	+	+	+	.	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	r	+	r	+	V	V	V	V
Cichorium intybus	-hl	.	r	r	.	r	.	r	r	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	III	II	II	.
Euphrasia brevipila	-hl	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Trifolio-Geranietea***																													
Agrimonia asiatica	-hl	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	.	r	.	+	+	.	r	+	r	.	.	.	.	.	V	IV	IV	I
Veronica chamaedrys	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	r	+	+	r	r	+	+	+	+	+	r	+	V	IV	V	V
Hypericum perforatum	-hl	+	+	r	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	r	+	+	+	+	V	V	V	V
Trifolium medium	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	a	.	+	+	r	+	+	r	r	V	V	V	V
Centaurea pseudophrygia	-hl	r	r	r	.	+	r	r	r	.	r	r	.	+	.	.	r	.	+	r	.	r	.	r	r	V	IV	III	IV
Veronica teucrium	-hl	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	I	I	I	I
Knautia arvensis	-hl	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	II	.
Solidago virgaurea	-hl	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	I	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Festuco-Brometea***																													
Hieracium vaillantii	-hl	1	b	a	+	a	1	1	a	1	a	r	1	1	a	b	1	a	a	.	.	+	.	+	r	V	V	V	III
Stachys recta	-hl	r	r	r	r	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	r	r	V	V	V	V
Poa angustifolia	-hl	a	1	+	a	+	+	a	+	+	+	1	+	+	+	+	.	1	1	r	.	r	.	.	+	V	V	V	III
Phleum phleoides	-hl	+	+	+	+	r	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	.	+	.	.	.	r	r	V	V	V	III
Hylotelephium triphyllum	-hl	r	r	r	r	+	+	+	.	.	+	r	+	r	+	r	.	+	r	+	r	+	.	.	.	V	III	V	III
Galium verum	-hl	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Querco-Fagetea***																													
Equisetum sylvaticum	-hl	1	1	+	.	.	.	.	1	+	.	.	.	1	.	.	.	.	+	.	r	.	r	+	+	III	II	II	IV
Campanula trachelium	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	I	II	I
Poa nemoralis	-hl	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	r	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.	II	III	II
Carex muricata	-hl	.	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	r	.	r	r	.	.	.	.	.	+	I	I	III	I
Vicia sylvatica	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Brachypodio-Betuletea***																													
Fragaria vesca	-hl	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	+	1	+	r	+	1	+	IV	V	V	V
Angelica sylvestris	-hl	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	.	.	.	.	.	r	+	+	.	.	r	I	I	II	IV
Heracleum sibiricum	-hl	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	II	.	II	I
Digitalis grandiflora	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	II
Прочие виды [Other species]																													
Taraxacum officinale	-hl	1	1	1	+	+	a	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	r	.	+	+	+	r	V	V	V	V
Geum urbanum	-hl	r	+	r	+	r	+	+	+	+	+	r	r	r	r	+	.	+	+	+	r	r	.	r	r	V	V	V	V

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Синтаксон [Syntaxon]		5						6					7							8						5	6	7	8
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24				
Geum rivale	-hl	.	.	r	.	r	r	.	r	r	.	.	.	.	+	r	.	r	r	.	.	r	.	.	.	III	II	III	I
Chamaenerion angustifolium	-hl	a	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	1	+	+	+	+	+	r	+	r	+	+	V	V	V	V
Epilobium montanum	-hl	.	r	r	.	+	.	r	.	r	+	+	+	+	+	r	+	+	r	.	r	r	r	.	r	III	IV	V	IV
Galeopsis bifida	-hl	r	r	+	.	r	r	r	r	.	.	.	r	.	.	r	.	+	r	+	.	.	.	.	.	V	II	III	I
Carex pallescens	-hl	r	r	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	.	I	.
Rubus idaeus	-s1	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	I	.	II	.
Erysimum cheiranthoides	-hl	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Raphanus raphanistrum	-hl	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Polygonum aviculare	-hl	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Мхи [Mosses]																													
Brachythecium salebrosum	-ml	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	.	+	III	.	I	V
Amblystegium serpens	-ml	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	I	.	I	II
Polytrichum juniperinum	-ml	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.
Ceratodon purpureus	-ml	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.

Единично встречены [In one relevé only]: сосудистые [vascular plants] – *Ulmus laevis (-t3)* 11 (r); *Chamaecytisus ruthenicus* 19 (r); *Rosa majalis* 1 (r), 7 (r); *Salix cinerea* 6 (+), 11 (r); *Salix myrsinifolia* 11 (r); *Salix sp.* 5 (r); *Achillea sp.* 1 (r); *Aegopodium podagraria* 6 (r); *Alchemilla propinqua* 3 (+); *Amoria montana* 17 (r); *Anthoxanthum odoratum* 6 (r); *Anthriscus sylvestris* 21 (r); *Arctium tomentosum* 2 (r); *Bunias orientalis* 5 (r), 19 (r); *Calamagrostis canescens* 13 (r); *C. epigeios* 15 (+); *Campanula bononiensis* 1 (+); *C. cervicaria* 11 (r); *C. glomerata* 5 (r), 9 (r); *C. persicifolia* 16 (r); *C. wolgensis* 13 (r); *Carduus crispus* 4 (r); *Carlina biebersteinii* 6 (r), 11 (r); *Chenopodium album* 2 (+); *Dryopteris carthusiana* 19 (r); *Echium vulgare* 2 (r); *Epipactis helleborine* 24 (r); *Fragaria viridis* 4 (+); *Galium odoratum* 23 (r); *Glechoma hederacea* 13 (r); *Helianthus annuus* 4 (r); *Lathyrus pisiformis* 23 (r); *Lathyrus sylvestris* 21 *(+); Luzula pallidula* 6 (r), 17 (r); *Lysimachia vulgaris* 14 (r); *Melampyrum pratense* 21 (r); *Milium effusum* 23 (r); *Origanum vulgare* 11 (+); *Poa sibirica* 23 (r); *Primula macrocalyx* 11 (r); *Pulmonaria mollis* 21 (r); *Pulmonaria obscura* 21 (+); *Ranunculus repens* 24 (r); *Rumex acetosa* 21 (r); *Selinum carvifolia* 1 (r); *Sisymbrium altissimum* 20 (r); *Stellaria holostea* 21 (+); *Tanacetum vulgare* 1 (+); *Trifolium arvense* 2 (+); *Trommsdorfia maculata* 16 (r); *Urtica dioica* 2 (r), 19 (+); *Valeriana wolgensis* 17 (r); *Veronica officinalis* 17 (r), 20 (r); *Viola canina* 1 (r), 19 (r); *V. tricolor* 3 (+), 10 (+); мхи [mosses] – *Brachythecium campestre* 23 (+); *Bryum caespiticium* 9 (+); *Oxyrrhynchium hians* 22 (+); *Sciuro-hypnum oedipodium* 20 (+); *Sciuro-hypnum reflexum* 5 (+), 15 (+), 23 (+).

Локализация описаний: Республика Башкортостан, Аскинский район, 4,3 км к З от д. Кубиязы. GPS-координаты (WGS 84) 56°06’21”N, 56°40’06”E, 02–03.08.2013. [Locality of relevés: Republic of Bashkortostan, Askinkiy District, 4.3 km to the W from the village of Kubiyazy. GPS-coordinates (WGS 84) 56°06’21”N, 56°40’06”E, 02-03.08.2013.]

Авторы описаний [Authors of relevés]: **4, 6, 8–12** – П.С. Широких [P.S. Shirokikh]; **13, 16–18, 23, 24** – В.Б. Мартыненко [V.B. Martynenko]; **1–3, 5, 7** – И.Г. Бикбаев [I.G. Bikbaev]; **19–22** – И.И. Ибрагимов [I.I. Ibragimov].

Базальное сообщество [Basal community]: **5** – ***Agrostis tenuis-Viola arvensis*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris], **6** – ***Hieracium onegense-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris], **7** – ***Lathyrus pratensis-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris/Abietetalia sibiricae], **8** – ***Pyrola rotundifolia-Betula pendula*** [Abietetalia sibiricae].

Примечание. -t3 – ярус древостоя, -jv – всходы, -hl – травяной ярус, -ml – моховой ярус. Д.в. – диагностические виды синтаксона; б.с. – базальное сообщество. [*Note*. -t3 – forest tree layer, -s1 – shrub layer, -hl – herb layer, -ml – moss layer. D. s. - diagnostic species of a syntaxon; b.c. – basal community.]

Таблица 4 [Table 4]

Сообщества залежи Мишкинского района РБ
[Plant communities formed in abandoned field of Mishkinskiy District RB]

Синтаксон [Syntaxon]		9					10					11					12					13						9	10	11	12	13
Проективное покрытие, % [Cover, %]:																												ПОСТОЯНСТВО [CONSTANCY]				
древесного яруса [tree layer]		5	1	5	1	1	20	25	25	25	20	45	40	50	40	40	60	60	60	60	65	90	90	90	90	85	85					
травяного яруса [herb layer]		85	90	80	85	80	75	75	75	85	85	30	40	30	40	30	35	35	30	30	30	3	3	2	3	3	3					
Средняя высота древостоя, м [Height (mean) of trees, m]		1	1	1	1	1	6	4	4	5	5	3	5	5	4	4	4	5	4	5	6	6	6	5	5	6	7					
Средняя высота травяного яруса, см [Height (mean) of herbs, cm]		40	40	30	60	30	40	60	40	60	40	40	40	30	35	30	40	50	35	45	40	15	15	20	15	20	20					
Количество видов [Number of species]		66	53	78	75	76	74	64	76	63	68	64	60	58	61	73	59	66	56	59	54	44	40	44	34	43	40					
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26					
Виды древесного яруса [Species of tree layer]																																
Betula pendula	-t3	1	+	1	r	+	b	b	b	b	b	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	V	IV	V	V	V
Pinus sylvestris	-t3	.	.	r	.	.	r	.	+	r	.	r	.	r	.	.	r	r	r	r	.	.	.	.	.	.	r	I	III	II	IV	I
Sorbus aucuparia	-t3	.	.	r	.	.	r	r	.	r	.	+	r	.	.	r	r	+	r	.	.	r	.	r	r	.	r	I	III	III	III	IV
Salix caprea	-t3	r	.	r	.	r	.	1	+	.	+	+	.	+	r	+	.	+	+	.	r	1	1	+	1	+	.	III	III	IV	III	V
Populus tremula	-t3	.	.	.	r	r	r	r	.	r	.	+	.	r	.	+	r	r	.	.	.	+	+	.	r	+	.	II	III	III	II	IV
Padus avium	-t3	.	.	.	.	r	.	.	r	+	.	+	.	r	r	r	r	r	.	r	r	+	r	.	.	+	+	I	II	IV	IV	IV
Ulmus laevis	-t3	r	.	.	.	.	r	r	r	.	.	.	.	r	.	.	.	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.	I	III	I	III	.
Ulmus glabra	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	I	.	II
Tilia cordata	-jv	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	+	.	.	.	.	III
Acer platanoides	-jv	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	1	.	.	.	.	.	II
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Tanacetum vulgare-Hieracium onegense*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris]																																
Hieracium onegense	-hl	b	a	a	a	a	.	.	1	.	1	.	.	1	1	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	V	II	II	II	.
Tanacetum vulgare	-hl	r	r	+	+	+	r	+	+	+	.	r	r	r	.	r	r	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	V	IV	IV	III	.
Heracleum sibiricum	-hl	.	r	r	r	r	.	.	+	r	+	r	r	r	r	r	r	.	r	r	.	.	.	.	.	r	r	IV	III	V	III	II

Продолжение табл. 4 [Table 4 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		9					10					11					12					13						9	10	11	12	13
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26					
Viola tricolor	-hl	+	r	+	r	+	+	.	+	r	.	r	+	.	.	.	r	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	V	III	II	III	.
Phalaroides arundinacea	-hl	+	.	+	+	.	r	+	.	+	r	.	r	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	IV	IV	.	.
Fallopia convolvulus	-hl	+	r	r	r	+	r	.	+	.	+	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	III	II	.	.
Anthoxanthum odoratum	-hl	.	r	+	r	r	+	r	.	+	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	IV	I	.	.
Rumex confertus	-hl	+	r	r	r	r	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	I	I	.	.
Amoria hybrida	-hl	+	r	1	r	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	I	.	.	.
Ranunculus acris	-hl	+	.	+	.	+	.	r	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	III	III	.	I	I
Tripleurospermum perforatum	-hl	+	.	+	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	.	.	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Elytrigia repens-Galium album*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris]																																
Hieracium vaillantii	-hl	.	.	.	1	.	a	a	a	a	a	1	.	.	.	1	1	.	.	.	+	+	+	+	+	.	r	I	III	II	II	V
Rumex acetosa	-hl	.	.	.	.	.	r	.	r	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	.
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Viola canina-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris]																																
Viola canina	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	r	.	.	r	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	V	I	II
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Campanula trachelium-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris/Fagetalia sylvaticae]																																
Sonchus arvensis	-hl	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	+	.	.	r	r	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.	I	II	V	.
Plantago media	-hl	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	r	r	r	r	.	.	r	.	.	.	II	.	I	V	I
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Carex pallescens-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae]																																
Euphorbia subcordata	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r	r	r	r	r	.	.	.	II	.	V
Pyrola rotundifolia	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	+	+	r	.	.	.	.	V
Platanthera bifolia	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	r	r	.	r	.	.	.	I	IV
Brachythecium salebrosum	-ml	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	V
Amblystegium serpens	-ml	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	V
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Molinio-Arrhenanthheretea***																																
Agrostis tenuis	-hl	b	a	a	a	a	a	a	b	b	a	1	a	a	a	1	a	a	+	1	+	r	+	+	.	.	r	V	V	V	V	IV
Galium album	-hl	1	a	1	a	1	a	a	a	a	a	1	1	+	1	1	+	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	V	V	V	V	V
Deschampsia cespitosa	-hl	+	b	a	1	1	1	+	+	1	+	+	+	.	+	+	r	+	r	+	.	.	+	r	r	+	r	V	V	IV	IV	V

Продолжение табл. 4 [Table 4 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		9					10					11					12					13						9	10	11	12	13
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26					
Dactylis glomerata	-hl	+	+	1	1	1	+	+	+	1	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	.	+	V	V	V	V	III
Vicia cracca	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	r	r	r	.	r	r	V	V	V	V	V
Leucanthemum vulgare	-hl	+	.	+	+	1	r	+	.	+	.	+	r	+	.	r	+	r	.	r	r	+	.	r	r	+	r	IV	III	IV	IV	V
Prunella vulgaris	-hl	+	.	.	.	+	+	r	+	+	.	.	.	+	+	r	.	r	+	+	r	r	r	r	.	r	.	II	IV	III	IV	IV
Pimpinella saxifraga	-hl	.	.	+	+	.	r	.	r	.	r	.	.	r	r	.	.	.	r	+	r	+	.	r	+	r	r	II	III	II	III	V
Stellaria graminea	-hl	+	r	+	+	+	+	r	.	+	+	r	.	+	+	r	.	r	.	.	.	r	.	r	.	.	r	V	IV	IV	I	III
Alchemilla sp.	-hl	+	+	+	+	r	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	.	+	r	+	+	.	.	r	.	.	V	IV	IV	IV	II
Carex leporina	-hl	+	.	+	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	r	r	.	.	r	.	.	+	+	+	+	+	r	III	I	II	I	V
Oberna behen	-hl	+	r	+	+	+	r	+	+	r	+	r	r	+	+	.	r	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	V	V	IV	II	I
Plantago major	-hl	r	.	+	r	+	r	+	r	.	r	r	.	r	r	r	+	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	IV	IV	IV	III	.
Festuca pratensis	-hl	+	1	1	+	+	r	+	+	.	+	+	.	+	r	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	r	V	IV	III	II	I
Ranunculus polyanthemos	-hl	r	r	r	.	r	r	.	r	r	r	.	.	.	r	.	+	r	r	r	r	.	.	.	.	.	.	IV	IV	I	V	.
Mentha arvensis	-hl	r	r	+	r	r	+	r	+	r	+	.	+	+	+	r	+	+	+	+	r	.	.	.	.	.	.	V	V	IV	V	.
Campanula patula	-hl	r	.	r	r	+	r	r	+	r	+	r	r	r	.	+	r	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	IV	V	IV	III	.
Trifolium pratense	-hl	r	r	+	+	+	r	+	r	+	r	+	+	.	r	.	+	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	V	V	III	II	I
Filipendula ulmaria	-hl	r	.	r	r	.	r	.	.	r	.	.	.	.	r	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	III	II	II	I	.
Plantago lanceolata	-hl	.	.	.	+	+	r	+	+	+	r	+	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	V	I	II	.
Potentilla heidenreichii	-hl	.	.	+	.	r	r	.	r	.	r	.	.	.	.	r	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	II	III	I	II	.
Rumex acetosella	-hl	r	.	r	.	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	III	.	II	.	I
Lathyrus pratensis	-hl	r	.	.	r	.	.	.	r	.	.	r	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	III	.	.
Gentiana cruciata	-hl	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	I	II	.	.
Rhinanthus vernalis	-hl	.	.	r	r	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	.	.
Sanguisorba officinalis	-hl	.	.	r	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	I	.
Bromopsis inermis	-hl	+	.	r	.	.	+	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	a	.	.	+	+	.	+	II	II	.	II	III
Vicia sepium	-hl	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	+	r	.	+	+	.	r	r	.	r	+	+	.	.	r	r	.	II	IV	III	IV
Poa pratensis	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.

Продолжение табл. 4 [Table 4 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		9					10					11					12					13						9	10	11	12	13
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26					
Galium boreale	-hl	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	II	.	I	.
Equisetum pratense	-hl	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	II	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Artemisietea vulgaris***																																
Cirsium setosum	-hl	a	1	a	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	.	V	V	V	V	V
Elytrigia repens	-hl	+	+	+	+	+	a	a	1	1	a	+	1	+	1	+	+	+	+	1	r	+	+	.	.	r	.	V	V	V	V	III
Achillea millefolium	-hl	1	.	+	+	+	+	1	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	r	+	r	r	r	r	.	IV	V	V	V	V
Tussilago farfara	-hl	.	.	+	r	+	.	.	r	r	r	r	r	+	+	r	r	1	.	+	+	.	+	+	.	+	r	III	III	V	IV	IV
Convolvulus arvensis	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	r	r	.	r	.	V	V	V	V	III
Picris hieracioides	-hl	+	r	+	+	+	+	1	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	V	V	IV	V	V
Linaria vulgaris	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	+	+	r	r	.	.	.	.	.	.	V	V	V	V	.
Artemisia vulgaris	-hl	+	r	r	r	+	+	r	+	r	r	+	r	r	+	+	r	r	r	r	r	.	.	.	.	.	.	V	V	V	V	.
Myosotis arvensis	-hl	+	+	+	+	+	r	r	+	.	+	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	V	IV	II	.	II
Euphorbia virgata	-hl	r	.	.	r	+	.	r	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	III	II	I	II	.
Erigeron acris	-hl	r	.	r	r	+	r	r	.	.	.	r	.	r	r	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	II	III	II	.
Cichorium intybus	-hl	r	.	.	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	II	.
Potentilla argentea	-hl	.	.	.	+	+	.	r	+	.	.	+	.	.	.	r	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	II	II	II	II	.
Artemisia absinthium	-hl	.	.	.	r	r	.	r	r	.	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	II	.	.
Euphrasia brevipila	-hl	.	.	+	r	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	.	.	.
Arctium tomentosum	-hl	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	I	.	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Trifolio-Geranietea***																																
Agrimonia asiatica	-hl	r	r	r	r	r	+	r	+	r	+	+	r	.	r	+	+	r	+	+	r	+	+	+	r	+	+	V	V	IV	V	V
Veronica chamaedrys	-hl	+	r	+	+	+	+	r	+	+	+	.	r	.	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	+	r	r	V	V	III	V	V
Hypericum perforatum	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	r	r	.	.	r	V	V	V	V	III
Trifolium medium	-hl	1	+	1	1	1	1	+	r	+	+	+	+	r	+	+	r	+	.	r	+	r	.	.	.	r	.	V	V	V	IV	II
Centaurea pseudophrygia	-hl	.	r	+	+	r	+	.	r	+	+	.	r	r	r	+	r	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	IV	IV	III	.
Omalotheca sylvatica	-hl	.	.	+	r	+	r	+	+	r	.	+	.	+	r	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	IV	III	II	.

Продолжение табл. 4 [Table 4 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		9					10					11					12					13						9	10	11	12	13
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26					
Knautia arvensis	-hl	.	+	+	.	+	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	r	+	r	r	.	.	.	.	.	.	III	II	.	IV	.
Selinum carvifolia	-hl	.	.	+	.	r	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	.	.	.
Lathyrus sylvestris	-hl	.	r	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	I	I	.
Melampyrum arvense	-hl	.	.	r	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	.	.
Origanum vulgare	-hl	.	.	.	r	.	.	.	+	.	r	.	r	+	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	II	I	.
Solidago virgaurea	-hl	.	.	r	r	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	II	I	I	I	I
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Querco-Fagetea***																																
Equisetum sylvaticum	-hl	.	.	.	r	r	r	+	+	.	.	l	+	+	+	.	+	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	II	III	IV	II	V
Carex muricata	-hl	r	+	r	+	r	+	.	r	r	r	.	r	.	r	.	.	+	.	r	r	r	.	.	.	r	r	V	IV	II	III	III
Poa nemoralis	-hl	.	l	.	.	.	l	.	+	.	l	.	l	+	+	+	+	+	a	l	+	+	+	r	r	r	.	I	III	V	V	V
Campanula trachelium	-hl	.	.	.	.	r	r	r	.	.	.	+	r	r	r	r	r	r	r	r	.	.	r	r	.	r	r	I	II	V	IV	IV
Glechoma hederacea	-hl	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	r	+	.	I	I	I	II	II
Scrophularia nodosa	-hl	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.	r	.	.	+	.	r	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	II	II	I	II
Aegopodium podagraria	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	+	.	II	I	I	I
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Festuco-Brometea***																																
Poa angustifolia	-hl	a	a	a	b	b	l	l	a	l	b	r	a	+	l	l	l	+	l	l	+	+	+	.	.	r	+	V	V	V	V	IV
Stachys recta	-hl	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	r	r	r	+	.	V	V	V	IV	IV
Phleum phleoides	-hl	l	+	l	+	l	l	+	+	l	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	+	.	.	r	.	V	V	IV	IV	II
Hylotelephium triphyllum	-hl	+	r	+	r	r	r	r	.	r	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	r	.	.	V	IV	II	I	II
Senecio jacobaea	-hl	.	.	r	.	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	II	II	.	I	.
Veronica spuria	-hl	.	.	r	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	.	.	.
Rosa majalis	-s1	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	I	I	.	II	.
Campanula wolgensis	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	I	.	II
Carex pallescens	-hl	.	.	r	.	.	.	.	.	r	.	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	r	I	I	II	.	V
Прочие виды [Other species]																																
Fragaria vesca	-hl	+	+	+	a	+	+	+	l	+	+	.	+	l	+	l	+	l	+	a	+	r	.	+	+	.	+	V	V	IV	V	IV
Galeopsis bifida	-hl	+	+	+	r	+	+	r	+	+	+	+	+	.	+	r	r	+	+	+	+	+	r	r	r	r	r	V	V	IV	V	V
Geum urbanum	-hl	r	r	r	+	r	r	+	+	r	+	+	r	+	r	+	r	r	r	r	r	+	r	r	r	+	.	V	V	V	V	V

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

Синтаксон [Syntaxon]		9					10					11					12					13						9	10	11	12	13
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26					
Epilobium montanum	-hl	r	.	.	.	.	r	r	.	r	+	+	+	+	+	r	+	+	+	r	r	r	r	r	+	+	r	I	IV	V	V	V
Taraxacum officinale	-hl	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	.	+	.	r	r	r	.	.	r	V	V	V	III	IV
Potentilla anserina	-hl	+	r	.	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	+	r	+	+	+	+	r	.	.	.	.	.	.	IV	V	V	V	.
Angelica sylvestris	-hl	r	r	r	.	.	.	.	.	.	r	r	r	+	+	r	.	r	r	r	r	.	r	.	.	r	.	III	I	V	IV	II
Geum rivale	-hl	+	r	+	r	r	+	r	.	+	r	.	+	r	+	+	+	+	+	+	+	r	.	.	.	.	.	V	IV	IV	V	I
Chamaenerion angustifolium	-hl	.	.	.	+	.	r	+	+	+	.	+	r	+	+	r	r	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	I	IV	V	II	I
Amoria repens	-hl	+	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	r	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	II	II	.
Salix cinerea	-s1	.	r	.	.	r	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	.	II	.
Bunias orientalis	-hl	.	.	.	.	1	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	I	I	I	.	II
Viola arvensis	-hl	.	+	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	.	.	.
Salix myrsinifolia	-s1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	II
Salix caprea	-s1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	II

Единично встречены [In one relevé only]: сосудистые [vascular plants] – *Abies sibirica (-t3)* 11 (r); *Betula pubescens (-t3)* 21 (r); *Rubus idaeus* 20 (r); *Frangula alnus* 19 (r); *Viburnum opulus* 26 (r); *Aconogonon alpinum* 15 (r), 24 (+); *Barbarea arcuata* 1 (r), 15 (r), 21 (r); *Bistorta major* 12 (r); *Carduus crispus* 10 (r); *Carex pilosa* 12 (r); *Cerastium arvense* 10 (r); *Chrysaspis aurea* 7 (r); *Cirsium oleraceum* 13 (r); *Digitalis grandiflora* 15 (r), 23 (r); *Euphrasia pectinata* 6 (r); *Festuca pseudovina* 3 (r); *Filipendula vulgaris* 5 (r), 17 (r); *Fragaria viridis* 11 (+); *Galium aparine* 8 (r), 18 (r); *Hieracium umbellatum* 8 (r); *H. virosum* 2 (r), 8 (r); *Inula britannica* 1 (+), 7 (r); *I. hirta* 26 (r); *I. salicina* 4 (r); *Lactuca serriola* 10 (r); *Leontodon autumnalis* 17 (r); *Pastinaca sylvestris* 4 (r), 10 (r), 17 (r), 22 (+); *Phalacroloma septentrionale* 3 (r), 7 (r); *Polemonium caeruleum* 10 (r), 15 (r); *Polygonum aviculare* 8 (r); *Potentilla goldbachii* 9 (r), 20 (r); *Primula macrocalyx* 24 (r); *Pulmonaria mollis* 15 (r); *Ranunculus repens* 21 (r); *Rubus saxatilis* 21 (r); *Rumex pseudonatronatus* 6 (r); *Stachys officinalis* 8 (r); *Stellaria holostea* 16 (+); *Steris viscaria* 1 (r); *Urtica dioica* 10 (r), 12 (r); *Valeriana rossica* 3 (r); *V. wolgensis* 15 (r), 19 (r), 26 (r); *Verbascum sp.* 15 (r); *Veronica teucrium* 5 (r); мхи [mosses] – *Brachythecium mildeanum* 21 (+); *Brachytheciastrum velutinum* 23 (+); *Campylidium sommerfeltii* 23 (+); *Ceratodon purpureus* 23 (+); *Climacium dendroides* 22 (+).

Локализация описаний: Республика Башкортостан, Мишкинский район, 3,5 км к ЮЗ от д. Бирюбаш, GPS-координаты (WGS 84) 55°41’18”N, 56°09’31”E, 15–17.08.2013. [Locality of relevés: Republic of Bashkortostan, Mishkinskiy District, 3.5 km to the SW from the village Biryubash. GPS-coordinates (WGS 84) 55°41’18”N, 56°09’31”E, 15-17.08.2013.]

Авторы описаний [Authors of relevés]: **1, 3, 5, 8, 10, 13** – П.С. Широких [P.S. Shirokikh]; **21–26** – В.Б. Мартыненко [V.B. Martynenko]; **2, 9, 12, 16, 17, 20** – И.Г. Бикбаев [I.G. Bikbaev]; **11, 14, 18, 19** – И.И. Ибрагимов [I.I. Ibragimov].

Базальные сообщества [Basal community]: **9** – ***Tanacetum vulgare-Hieracium onegense*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris], **10** – ***Elytrigia repens-Galium album*** [Artemisietalia/Origanetalia vulgaris], **11** – ***Viola canina-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris], **12** – ***Campanula trachelium-Betula pendula*** [Origanetalia vulgaris/Fagetalia sylvaticae], **13** – ***Carex pallescens-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae].

Примечание. -t3 – ярус древостоя, -jv – всходы, -hl – травяной ярус, -ml – моховой ярус. Д.в. – диагностические виды синтаксона; б.с. – базальное сообщество.

[*Note*. In the column “Layer” Latin letters denote: -t3 – forest tree layer, -jv seedling, -s1 – shrub layer, -hl – herb layer, -ml – moss layer. D. s. - diagnostic species of a syntaxon; b.c. – basal community.]

Таблица 5 [Table 5]

Сообщества залежи Иглинского района РБ
[Plant communities formed in abandoned field of Iglinskiy District RB]

Синтаксон [Syntaxon]		14					15						16									17								14	15	16	17
Проективное покрытие, % [Cover, %]:																																
древесного яруса [tree layer]		-	-	-	-	-	15	10	15	10	15	15	35	45	40	35	40	40	40	30	40	80	60	55	80	75	85	80	85				
травяного яруса [herb layer]		60	55	55	60	60	60	60	55	50	55	60	55	50	35	40	40	60	35	55	65	10	15	5	5	10	5	5	5				
Средняя высота древостоя, м [Height (mean) of trees, m]		-	-	-	-	-	3	4	4	2	4	5	5	2	5	5	4	3	5	2	2	8	5	6	6	8	8	8	7				
Средняя высота травяного яруса, см [Height (mean) of herbs, cm]		45	50	60	50	60	50	60	60	50	50	50	60	50	50	50	60	50	45	70	60	30	30	20	30	50	30	10	40				
Количество видов [Number of species]		40	48	46	46	40	48	51	47	52	47	50	42	48	49	48	51	46	44	39	48	52	45	52	40	41	50	45	46				
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Виды древесного яруса [Species of tree layer]																																	
Betula pendula	-t3	.	.	.	.	.	a	a	a	a	a	a	3	3	3	3	3	3	b	3	3	5	4	4	5	4	5	5	5	.	V	V	V
Salix caprea	-t3	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	.	.	+	r	.	.	+	a	+	1	r	.	r	r	r	+	r	.	.	IV	IV	IV
Ulmus glabra	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	r	.	r	r	+	r	.	+	.	.	II	IV
Alnus incana	-t3	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	+	.	r	.	+	.	.	.	.	.	I	II	II
Tilia cordata	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	r	.	.	r	.	.	.	I	II
Populus tremula	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	II	I
Padus avium	-t3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	+	.	.	.	II
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Centaurea jacea-Deschampsia cespitosa*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]																																	
Centaurea jacea	-hl	3	3	a	3	3	b	3	a	3	1	1	b	3	a	a	a	b	3	a	a	+	r	.	.	+	r	r	.	V	V	V	IV
Phalacroloma septentrionale	-hl	+	r	r	+	r	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	r	r	r	.	+	+	+	r	r	+	+	+	+	V	V	V	V
Potentilla goldbachii	-hl	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	.	r	r	r	r	r	.	+	+	r	.	r	.	r	r	r	r	V	V	IV	IV
Rhinanthus vernalis	-hl	.	r	+	r	1	+	r	r	.	+	r	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	IV	V	II	.
Lathyrus pratensis	-hl	r	r	+	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	IV	I	.	I
Leontodon autumnalis	-hl	r	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	.	.	.

ПОСТОЯНСТВО [CONSTANCY]

Продолжение табл. 5 [Table 5 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		14	15	16	17	14	15	16	17
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Agrostistenuis-Phleum pratense*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia]									
Phleum pratense	-hl	+ + + + +	1 1 1 1 1 1	+ . + + r + r + +	. r + . r . . .	V	V	V	II
Agrostis tenuis	-hl	1 1 a r 1	1 1 1 1 b 1	a 1 1 1 + a + . 1	1 + r	V	V	V	II
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Picris hieracioides-Betula pendula*** [Arrhenatheretalia/Fagetalia sylvaticae]									
Picris hieracioides	-hl	1 r + a +	b a b + a b	a a a a a b a b a	+ 1 + r + r r +	V	V	V	V
Agrostis vinealis	-hl	. . . . .	. . r . . .	1 + + + 1 + 1 + +	1 1 a 1 1 1 1 1	.	I	V	V
Д.в. б.с. [D.s. of b.c.] ***Poa trivialis-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae]									
Poa trivialis	-hl	. . . . .	. . . .	. . . .	+ + + + + + + +	.	.	.	V
Mentha arvensis	-hl	. . . . .	. . . r . . .	. + ...	r . + r + r r .	.	I	I	IV
Filipendula ulmaria	-hl	. r r . .	. . . r . . .	r . . r . . . + .	r r . r . r r r	II	I	II	IV
Calamagrostis arundinacea	-hl	. . . . .	. . . .	r	r r r . r . r r	.	.	I	IV
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Molinio-Arrhenantheretea***									
Vicia cracca	-hl	r r r r .	+ . r r + +	+ + + r r r r + +	r + r r + r r r	IV	V	V	V
Leucanthemum vulgare	-hl	+ + + + + +	+ + r r + +	r + + r r + + + +	+ + r + + r + +	V	V	V	V
Prunella vulgaris	-hl	+ r + . +	+ + + r + +	+ + + + r + + + +	1 . + + + + + +	IV	V	V	IV
Galium album	-hl	1 + + . +	1 + + + + +	+ + + + + + + . +	+ + + + . + + +	IV	V	V	V
Deschampsia cespitosa	-hl	1 1 + + .	r + + + + +	. + + + + + + + +	+ r . r + r + r	IV	V	V	V
Alchemilla sp.	-hl	1 + 1 r .	+ + r r . +	1 + r + r + + 1 a	r . r . . + r r	IV	V	V	IV
Achillea millefolium	-hl	+ + + + +	+ + + + + +	+ + + + + + + + +	+ + + r + + . +	V	V	V	IV
Carex leporina	-hl	+ + + r +	r + + r + +	. + + r + r . + +	+ . r + . r r +	V	V	IV	IV
Plantago lanceolata	-hl	+ + + r +	+ + + + 1 1	+ + + + + + r 1 +	. . . . r + r .	V	V	V	II
Pimpinella saxifraga	-hl	r r + . +	r + . . + +	r . . r r + . . .	r + r + + r + +	IV	IV	III	V
Plantago major	-hl	. r . r .	r . r r . r	. . r r r	r r r . r r . r	II	IV	II	IV
Dactylis glomerata	-hl	r 1 + . +	. . r . . .	+ . r . . r . + .	r r . + + . . +	IV	I	III	IV
Trifolium medium	-hl	+ . + r 1	r r . + . .	. r . r	. r r . . . . r	IV	III	II	II
Oberna behen	-hl	. . r r r	r r r . . r	r . . r . . . r .	+	III	IV	II	I
Lysimachia vulgaris	-hl	r r . . .	. . . r . .	. r . . . . r r +	r r . . . . . r	II	I	III	II

Продолжение табл. 5 [Table 5 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		14					15						16									17								14	15	16	17
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Bromopsis inermis	-hl	.	.	.	.	.	+	+	.	.	r	.	.	+	+	.	.	.	.	.	r	+	+	.	.	+	+	.	+	.	III	II	IV
Festuca pratensis	-hl	r	.	+	r	.	.	.	.	r	+	+	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	III	I	.
Plantago media	-hl	+	.	+	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	II	II	.
Phalaroides arundinacea	-hl	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	+	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	I	II	II	.
Rumex acetosella	-hl	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	II	.
Stellaria graminea	-hl	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Artemisietea vulgaris***																																	
Cirsium setosum	-hl	r	r	.	a	+	+	+	r	+	1	a	+	+	+	a	1	+	r	a	a	.	1	+	r	1	+	+	.	IV	V	V	IV
Tussilago farfara	-hl	r	r	.	r	r	+	+	.	.	+	1	r	.	+	+	1	+	r	r	.	.	1	r	.	.	r	.	r	IV	IV	IV	III
Elytrigia repens	-hl	.	r	.	r	r	+	+	+	.	r	+	+	r	.	+	+	.	r	.	r	.	+	r	r	+	.	r	.	III	V	IV	IV
Convolvulus arvensis	-hl	.	.	.	.	.	+	+	r	r	r	+	+	+	.	+	r	r	.	.	r	r	r	+	r	+	+	r	r	.	V	IV	V
Artemisia vulgaris	-hl	.	.	.	.	.	.	r	r	r	+	+	r	r	r	r	r	.	.	r	r	.	r	r	.	r	r	r	r	.	V	IV	IV
Euphorbia virgata	-hl	.	.	.	.	.	r	r	r	r	+	r	.	.	r	+	r	r	.	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	.	V	IV	V
Linaria vulgaris	-hl	.	r	.	.	.	r	+	r	r	+	+	r	+	r	+	r	.	r	r	r	.	r	.	.	.	r	.	.	I	V	V	II
Potentilla argentea	-hl	.	r	.	.	.	+	r	r	.	+	.	+	.	r	+	r	r	.	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.	I	IV	IV	I
Cichorium intybus	-hl	.	.	.	r	+	r	r	+	r	+	+	+	.	r	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	V	III	.
Euphrasia brevipila	-hl	.	.	r	r	r	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	II	.
Myosotis arvensis	-hl	.	.	.	.	+	r	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	r	.	I	III	.	II
Erigeron acris	-hl	.	.	.	+	.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	I	II	I	I
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Trifolio-Geranietea***																																	
Agrimonia asiatica	-hl	.	r	r	r	.	+	r	r	r	+	+	+	+	+	r	+	.	r	r	+	r	r	+	+	r	+	r	r	III	V	V	V
Veronica chamaedrys	-hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	+	+	+	+	+	.	r	+	+	r	+	r	V	V	V	V
Hypericum perforatum	-hl	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	r	+	V	V	V	V
Omalotheca sylvatica	-hl	+	.	r	.	r	+	+	r	r	r	r	r	r	+	r	r	+	.	.	r	.	.	r	.	.	r	r	r	III	V	IV	III
Clinopodium vulgare	-hl	.	r	+	r	.	.	.	r	.	.	r	.	.	r	.	+	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	III	II	III	II
Knautia arvensis	-hl	.	r	1	.	+	+	r	r	.	+	r	+	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	III	V	II	I

Продолжение табл. 5 [Table 5 (continued)]

Синтаксон [Syntaxon]		14					15						16									17								14	15	16	17
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Origanum vulgare	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.	r	.	.	II	II
Veronica teucrium	-hl	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Solidago virgaurea	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	II
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Querco-Fagetea***																																	
Campanula trachelium	-hl	.	r	.	r	r	.	.	.	+	+	.	r	+	r	.	r	r	r	r	+	+	.	.	r	+	r	r	+	III	II	V	IV
Carex muricata	-hl	r	+	+	r	r	r	.	.	r	+	r	.	r	r	.	r	r	r	.	+	.	.	r	r	.	+	r	r	V	IV	III	III
Poa nemoralis	-hl	+	+	+	+	+	r	r	r	r	+	r	+	.	+	+	+	r	r	+	+	+	+	r	.	1	+	1	+	V	V	V	V
Equisetum sylvaticum	-hl	r	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	.	+	r	.	.	+	.	r	.	III	.	II	III
Scrophularia nodosa	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	r	.	I	.	II
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Brachypodio-Betuletea***																																	
Fragaria vesca	-hl	.	.	.	r	r	+	+	+	r	1	1	.	+	.	.	+	+	.	.	.	+	1	+	1	+	+	r	+	II	V	II	V
Angelica sylvestris	-hl	r	+	r	+	.	r	r	r	r	r	+	.	r	r	+	r	r	+	+	r	r	r	r	r	r	+	r	+	IV	V	V	V
Betula pendula	-jv	.	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	r	.	.	+	+	.	.	r	.	II	.	II	II
Bupleurum longifolium	-hl	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Д.в. виды класса [D.s. of class] ***Festuco-Brometea***																																	
Poa angustifolia	-hl	r	+	1	+	+	.	1	.	+	+	+	r	r	.	r	.	+	+	r	+	.	.	+	.	.	.	.	.	V	IV	IV	I
Carex pallescens	-hl	+	+	1	.	r	+	r	.	+	.	r	r	+	.	.	.	r	.	+	+	r	+	.	r	.	r	r	.	IV	IV	III	IV
Stachys recta	-hl	+	.	.	.	.	+	+	r	+	r	+	r	+	+	r	r	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	V	V	V
Прочие виды [Other species]																																	
Taraxacum officinale	-hl	.	.	+	r	+	+	r	+	r	+	r	+	.	r	+	r	r	+	+	r	.	.	+	.	.	r	r	r	III	V	V	III
Potentilla anserina	-hl	r	r	.	r	.	.	r	.	+	r	.	.	.	+	.	+	r	.	r	.	.	+	.	.	r	.	.	.	III	III	III	II
Amoria repens	-hl	.	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	r	+	.	+	r	+	.	r	+	+	.	.	.	.	.	.	r	IV	V	IV	II
Geum urbanum	-hl	.	.	.	r	.	r	r	r	.	.	+	+	+	r	r	.	.	.	r	+	+	r	+	r	r	r	r	r	I	IV	IV	V
Galeopsis bifida	-hl	r	.	.	r	.	r	.	r	r	.	+	+	r	+	r	+	.	+	+	.	+	+	r	r	+	r	+	+	II	IV	IV	V
Epilobium montanum	-hl	.	.	.	r	.	r	.	.	r	.	.	.	.	r	.	r	.	r	.	.	r	.	+	+	+	r	r	r	I	II	II	V
Geum rivale	-hl	.	+	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	r	r	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	III	.

Окончание табл. 5 [Table 5 (end)]

Синтаксон [Syntaxon]		14					15						16									17								14	15	16	17
Номер описания [Relevé number]		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Chamaenerion angustifolium	-hl	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	+	r	.	.	.	III	.	II
Salix caprea	-t3	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	I	.	II	I
Platanthera bifolia	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	II
Galatella biflora	-hl	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.

Единично встречены [In one relevé only]: сосудистые [vascular plants] – *Acer platanoides (-jv)* 25 (r); *Alnus incana (-jv)* 24 (r); *Pinus sylvestris (-t3)* 17 (r), 26 (r); *Quercus robur (t3)* 9 (r), 21 (r); *Sorbus aucuparia* (*-t3*) 23 (r); *Ulmus glabra (-t3)* 9 (r), 18 (r); *Rosa majalis* 24 (r); *Rubus idaeus* 23 (r); *Aconogonon alpinum* 9 (r), 20 (r); *Angelica archangelica* 23 (r); *Campanula patula* 17 (r); *Campanula persicifolia* 20 (r); *Centaurea pseudophrygia* 3 (+), 12 (r); *Equisetum pratense* 18 (r); *Erigeron uralensis* 15 (+); *Galium boreale* 4 (+); *Glechoma hederacea* 20 (1); *Hieracium sp.* 2 (+); *Hylotelephium triphyllum* 19 (r), 21 (r); *Impatiens noli-tangere* 21 (r); *Phleum phleoides* 13 (+); *Poa pratensis* 17 (+); *Polemonium caeruleum* 13 (r); *Potentilla recta* 1 (r); *Primula macrocalyx* 2 (r), 10 (r), 15 (r); *Pulmonaria mollis* 22 (r); *Ranunculus polyanthemos* 2 (r), 9 (r), 20 (r); *Rubus saxatilis* 24 (r); *Rumex acetosa* 5 (r); *Rumex confertus* 5 (r), 7 (r); *Senecio jacobaea* 4 (r); *Sonchus arvensis* 7 (r), 14 (r); *Stachys palustris* 2 (r); *Stellaria holostea* 1 (+); *Succisa pratensis* 17 (r); *Tripleurospermum perforatum* 19 (r), 21 (r); *Vicia sepium* 21 (r); *Viola arvensis* 26 (r); *Viola canina* 4 (r); мхи [mosses] – *Amblystegium serpens* 27 (+); *Brachythecium mildeanum* 2 (1), 7 (+), 8 (+); *Brachythecium glareosum* 1 (a); *Brachythecium salebrosum* 27 (1); *Climacium dendroides* 3 (+); *Hygroamblystegium humile* 2 (+).

Локализация описаний: Республика Башкортостан, Иглинский район, 1,5 км к ЮЗ от д. Тюлько-Тамак. GPS-координаты (WGS 84) 55°00’22”N, 57°03’20”E, 11–12.08.2012. [Locality of relevés: Republic of Bashkortostan, Iglinskiy District, 1.5 km to the SW from the village of Tyulko-Tamak. GPS-coordinates (WGS 84) 55°00’22”N, 57°03’20”E, 11-12.08.2012.]

Авторы описаний [Authors of relevés]: **1, 6, 7, 13, 14, 21, 22, 25, 26, 28** – П.С. Широких [P.S. Shirokikh]; **3, 5, 10–12, 17–20, 23, 24, 27** – И.Г. Бикбаев [I.G. Bikbaev]; **2, 4, 8, 9, 15, 16** – И.И. Ибрагимов [I.I. Ibragimov].

Базальные сообщества [Basal communities]: **14** – ***Centaurea jacea-Deschampsia cespitosa*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia], **15** – ***Agrostistenuis--Phleum pratense*** [Artemisietalia/Arrhenatheretalia], **16** – ***Picris hieracioides-Betula pendula*** [Arrhenatheretalia/Fagetalia sylvaticae], **17** – ***Poa trivialis-Betula pendula*** [Fagetalia sylvaticae].

Примечание. -t3 – ярус древостоя, -jv – всходы, -hl – травяной ярус, -ml – моховой ярус. Д.в. – диагностические виды синтаксона; б.с. – базальное сообщество.

[*Note*. In the column “Layer” Latin letters denote: -t3 - forest tree layer, -jv - seedling, -s1 - shrub layer, -hl - herb layer, -ml - moss layer. D. s. - diagnostic species of a syntaxon; b.c. - basal community]

Сообщества открытых и слабозалесенных участков на каждой залежи с проективным покрытием древесного яруса от 0 до 40% сходны друг с другом по флористическому составу. При увеличении сомкнутости древесного полога начинает исчезать ряд видов классов ***Artemisietea vulgaris*** и ***Molinio-Arrhenatheretea***. Наиболее бедный флористический состав отмечен в сообществах с плотным древостоем, где его проективное покрытие составляет более 80%.

Подробная характеристика растительных сообществ изученных залежей представлена в табл. 2–5.

В большинстве случаев сложно установить, как те или иные участки использовались в период распашки, поскольку отсутствуют данные о севообороте. При опросе местного населения было установлено, что исследованные поля на начальных этапах формирования залежи использовались как пастбища, затем, после снижения поголовья скота, как частные сенокосы.

Результаты иерархического кластерного анализа показали, что, несмотря на внешнее физиономическое и некоторое флористическое сходство, растительность каждого отдельно взятого заброшенного поля отличается от других. На дендрограмме (рис. 1.) сообщества полей разделились на несколько групп. Каждая группа объединяет сообщества конкретного поля (от открытых участков до сообществ с плотным древостоем).

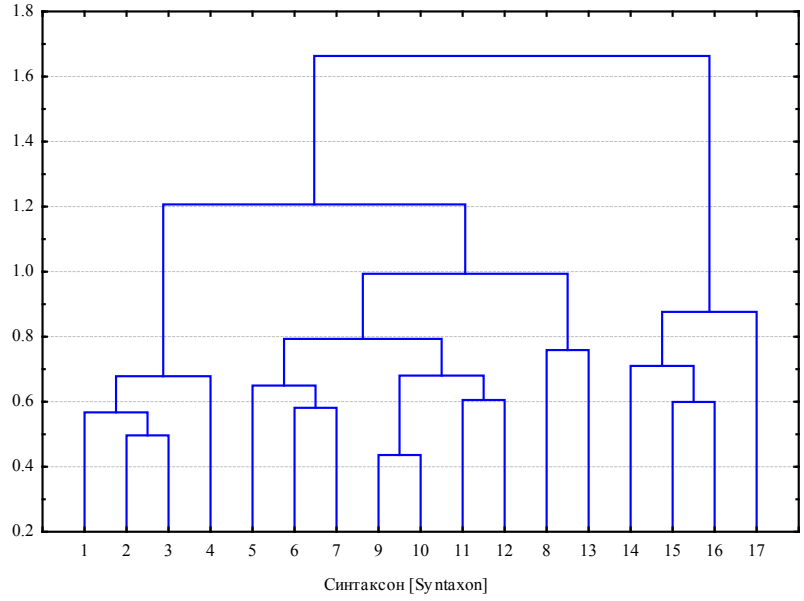


Рис. 1. Дендрограмма сходства-различия видового состава растительных сообществ залежей (коэффициент Съеренсена–Чекановского, метод Уорда). Нумерация синтаксонов и названия соответствуют табл. 1

[**Fig. 1.** Dendrogram of similarity-dissimilarity between species composition in plant communities of abandoned fields (the Sørensen-Czekanowski coefficient, Ward's method). Syntaxa numbering and names correspond to Table 1]

Исключение представляют группы 8 и 13, объединяющие сообщества с проективным покрытием древостоя 80–90%. В этих фитоценозах снижается проективное покрытие травостоев до 3–5%, а их флористические различия нивелируются, вероятнее всего, за счет сильного затенения древостоем и выпадения из флористического состава многих видов, не выдерживающих дефицита освещенности.

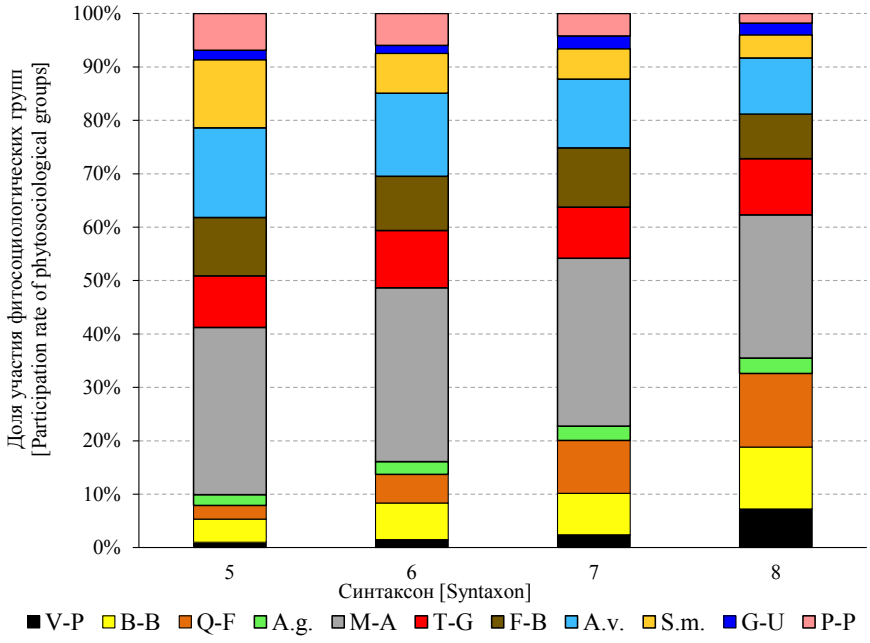


Рис. 2. Взвешенный фитосоциологический спектр сообществ залежи Аскинского района РБ. Нумерация синтаксонов и названия соответствуют таковым в табл. 3 Классы растительности [Classes]: **V-P** – ***Vaccinio-Piceetea***, **B-B** – ***Brachypodio-Betuletea***, **Q-F** – ***Querco-Fagetea***, **A.g.** – ***Alnetea glutinosae*** Br.-Bl. et R. Tx. ex Westhoff et al. 1946, **M-A** – ***Molinio-Arrhenatheretea***, **T-G** – ***Trifolio-Geranietea sanguinei***, **F-B** – ***Festuco-Brometea***, **A.v.** – ***Artemisietea vulgaris***, **S.m.** – ***Stellarietea mediae***, **G-U** – ***Galio-Urticetea*** Passarge ex Kopecký 1969, **P-P** – ***Polygono-Poëtea***. [**Fig. 2.** Weighted phytosociological spectrum of plant communities in abandoned fields in Askinsky district, Republic of Bashkortostan. Syntaxa numbering and names correspond to the table. On the X-axis - Syntaxon; on the Y-axis - Participation rate of phytosociological groups]

Сложность флористического состава сообществ хорошо показывают фитосоциологические спектры, которые отражают соотношения долей участия в составе ценофлор видов, связанных с разными высшими единицами флористической классификации. Эффективность использования таких спектров для анализа фиторазнообразия различных синтаксонов была показана в ряде работ [33–36].

На примере сообществ одной залежи представлены закономерности различий флористической структуры выделенных синтаксонов на качественном уровне (рис. 2). С увеличением плотности древостоя от открытых участков до сообществ с наиболее сомкнутым древостоем снижается доля участия синантропных видов классов ***Stellarietea mediae*** R. Tx. et al. ex von Rochow 1951, ***Artemisietea vulgaris*** и ***Polygono-Poëtea annuae*** Rivas-Martínez 1975 corr. Rivas-Martínez et al. 1991, а также луговых, опушечных и степных видов, относящихся к классам ***Molinio-Arrhenatheretea***, ***Trifolio-Geranietea*** и ***Festuco-Brometea*** Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, усиливаются ценотические позиции лесных видов классов ***Querco-Fagetea***, ***Brachypodio-Betuletea*** Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 и ***Vaccinio-Piceetea*** Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939. Однако даже при сильном затенении древостоем синантропные, луговые и опушечные виды составляют основную долю во флористическом составе и сохраняют свое присутствие довольно длительное время.

Заключение

Синтаксономия изученных участков заброшенных сельскохозяйственных угодий включает 4 класса, 4 порядка и 17 базальных сообществ. На этих участках отмечено массовое возобновление древесных видов. Вне зависимости от их пространственной близости к субклимаксовым лесам (широколиственным неморальнотравным или темнохвойно-широколиственным) с доминированием липы, клена, вяза, дуба или пихты на полях практически всегда массово возобновляется пионерный вид – береза (*Betula pendula*). В редких случаях возобновляется сосна (*Pinus sylvestris*), но только когда рядом есть источник обсеменения.

Все исследованные залежи схожи друг с другом физиономически, но достаточно хорошо различаются флористически, даже при наличии большого блока общих видов.

Литература

1. *Москаленко С.В., Бобровский М.В.* Расселение видов растений из старовозрастных дубрав на брошенные пашни в заповеднике «Калужские засеки» // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(5). С. 1332–1335.
2. *Булохов А.Д., Ивенкова И.М.* Сообщества неофитов и их динамика на залежах // Вестник Брянского государственного университета. 2011. № 4. С. 114–119.
3. *Клюев Ю.А.* Анализ восстановительной сукцессии на залежах Клетнянского полесья (в пределах Брянской области) // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2013. № 2(2). С. 55–61.
4. *Панюков А.Н.* Восстановительная сукцессия на залежах в условиях Восточноевропейской тундры // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2013. №. 8. С. 235–237.
5. *Телеснина В.М.* Особенности динамики растительного покрова при естественном постагрогенном лесовосстановлении (флористический состав и экологические группы растений) // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2014. № 1(3). С. 55–66.

6. *Borovik L.P.* Peculiarities of segetal plant communities of the east of Lugansk region as an initial stage of the abandoned fields succession // Botany and plant ecology. 2011. Is. 14, № 971. PP. 33–42.
7. *Евстигнеев О.И., Воеводин П.В.* Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Бюллетень МОИП. 2013. Т. 118, № 4. С. 64–70.
8. *Sojneková M., Chytrý M.* From arable land to species-rich semi-natural grasslands: Succession in abandoned fields in a dry region of central Europe // Ecological Engineering. 2015. Vol. 77. PP. 373–381. doi: http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.01.042
9. *Jõgiste K, Vares A., Sendrós M.* Restoration of former agricultural fields in Estonia: comparative growth of planted and naturally regenerated birch // Forestry. 2013. Vol. 76, № 2. PP. 209–219. doi: https://doi.org/10.1093/forestry/76.2.209
10. *Kopecký M., Vojta J.* Land-use legacies in post-agricultural forests in the Doupovské Mountains, Czech Republic // Applied vegetation of science. 2009. Vol. 12, № 2. PP. 251–260. doi: 10.1111/j.1654-109X.2009.01023.x
11. *Flinn K., Vellend M.* Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes // Frontiers in Ecology and the Environment. 2005. Vol. 3, № 5. PP. 243–250. doi: 10.1890/1540-9295(2005)003[0243:ROFPCI]2.0.CO;2
12. *Dzwonko Z., Loster S.* A functional analysis of vegetation dynamics in abandoned and restored limestone grasslands // Journal of vegetation Science. 2007. Vol. 18, № 2. PP. 203–2012. doi: 10.1111 / j.1654-1103.2007.tb02531.x
13. *Ruprecht E.* Secondary succession in old-fields in the Transylvanian Lowland (Romania) // Preslia. 2005. Vol. 77. PP. 145–157.
14. *Csecserits, A., Rédei T.* Secondary succession on sandy old-fields in Hungary // Applied Vegetation Science. 2001. Vol. 4, № 1. PP. 63–74. doi: 10.1111 / j.1654-109X.2001.tb00235.x
15. *Жудова П.П.* Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа : Башкирское книжное издательство, 1966. 123 с.
16. *Willner W., Solomeshch A., Čarni A., Bergmeier E., Ermakov N., Mucina L.* Description and validation of some European forest syntaxa – a supplement to the Euro VegChecklist // Hacquetia. 2016. Vol. 15, № 1. PP. 15–25. doi: 10.1515/hacq-2016-0005
17. *Westhoff V., van der Maarel E.* The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities / ed. R.H. Whittaker. The Hague, 1978. PP. 287–399.
18. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
19. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
20. *Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al.* Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. PP. 1–130.
21. *Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
22. *Hill T., Lewicki P.* Statistics methods and applications. Tulsa : StatSoft, 2007. 832 p.
23. *Korečky K., Hejný S.* A new approach to the classifications of anthropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. Vol. 29. PP. 17–20.
24. *Булохов А.Д., Харин А.В.* Растительный покров города Брянска и его пригородной зоны. Брянск : РИО БГУ, 2008. 310 с.
25. *Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Наумова Л.Г.* Теория и практика принятия решений при классическом и неклассическом синтаксономическом анализе // Растительность России. 2009. № 14. С. 142–151.
26. *Арепьева Л.А.* Фитоценозы неофитов на урбанизированных территориях Курской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(4). С. 958–962.

27. *Голованов Я.М., Абрамова Л.М.* Растительность города Салавата (Республика Башкортостан). IV. Синантропная растительность (классы Polygono arenastri–Poëtea annuae, Galio-Urticetea, Robinietea) // Растительность России. 2013. № 22. С. 11–20.
28. *Широких П.С., Мартыненко В.Б., Салихов Д.М., Голованов Я.М.* Характеристика сообществ заброшенных сельхозугодий, зарастающих лесом в Башкирском Предуралье // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3(5). С. 1517–1521.
29. *Мартыненко В.Б., Широких П.С., Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Синтаксономический анализ восстановительных сукцессий после вырубки светлохвойных лесов Южно-Уральского региона // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, № 6. С. 478–490.
30. *Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мартыненко В.Б., Широких П.С.* Вклад синтаксономии на основе подхода Браун-Бланке в изучение сукцессий растительных сообществ // Экология. 2015. № 4. С. 243–248. doi: 10.7868/S0367059715040137
31. *Мартыненко В.Б., Широких П.С., Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Баишева Э.З., Мулдашев А.А.* Синтаксономический анализ влияния инициальной стадии на вторичную автогенную сукцессию широколиственного леса // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77, № 4. С. 303–313.
32. *Корчагин А.А.* Определение возраста деревьев умеренных широт // Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 209–240.
33. *Мартыненко В.Б., Широких П.С., Султангареева Л.А., Миркин Б.М.* Вклад экотонного эффекта в фиторазнообразие широколиственных лесов Южного Урала // Бюллетень МОИП. 2007. Т. 112, № 4. С 37–41.
34. *Ямалов С.М., Баянов А.В.* Фитосоциологический спектр как индикатор видового богатства растительных сообществ // Экология. 2010. № 2. С. 148–150.
35. *Широких П.С., Мартыненко В.Б., Кунафин А.М., Миркин Б.М.* Особенности флористического состава некоторых типов вторичных лесов Южно-Уральского региона // Бюллетень МОИП. 2012. Т. 117, № 2. С. 43–55.
36. *Ямалов С.М., Баянов А.В., Сайфуллина Н.М., Хазиахметов Р.М., Миркин Б.М.* Использование фитосоциологического спектра для изучения антропогенной растительности // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(5). С. 1420–1424.

Поступила в редакцию 29.11.2016 г.; повторно 16.01.2017 г.;
принята 21.02.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Авторский коллектив:
Широких Павел Сергеевич – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского Института биологии РАН (Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 69).
E-mail: shirpa@mail.ru
Мартыненко Василий Борисович – д-р биол. наук, ВРИО директора Уфимского института биологии РАН (Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 69).
E-mail: vasmar@anrb.ru
Зверев Андрей Анатольевич – канд. биол. наук, доц. кафедры ботаники Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, ул. Ленина, 36).
E-mail: ibiss@rambler.ru
Бикбаев Ильнур Гатиатович – аспирант лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского института биологии РАН (Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 69).
E-mail: ilnur.bikbaev.90@mail.ru
Ибрагимов Искандер Ильфатович – магистрант кафедры биологии естественно-научного факультета Стерлитамакского филиала Башкирского государственного университета (Россия, 453103, г. Стерлитамак, пр. Ленина, д. 49).
E-mail: 6841073@mail.ru

Бикбаева Гульнур Гатиатовна – студентка кафедры почвоведения, ботаники и селекции растений факультета агротехнологий и лесного хозяйства Башкирского государственного аграрного университета (Россия, 450001, г. Уфа, ул. 50-летия Октября, 34).
E-mail: gulnur.bikbaeva@mail.ru
Каримова Лилия Данилевна – магистрант кафедры экологии и ботаники биологического факультета Башкирского государственного университета (Россия, 450076, г. Уфа, ул. Заки Валиди, д. 32).
E-mail: liliya201193@rambler.ru
Баишева Эльвира Закирьяновна – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского института биологии РАН (Россия, 450054, г. Уфа, проспект Октября, 69).
E-mail: elvbai@mail.ru

Shirokikh PS, Martynenko VB, Zverev AA, Bikbaev IG, Ibragimov II, Bikbaeva GG, Karimova LD, Baisheva EZ. Vegetation of abandoned fields in the Bashkir Cis-Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;37:66-104. doi: 10.17223/19988591/37/5 In Russian, English summary

Pavel S. Shirokikh[1], Vasiliy B. Martynenko[1], Andrey A. Zverev[2], Ilnur G. Bikbaev[1], Iskander I. Ibragimov[3], Gulnur G. Bikbaeva[4], Liliya D. Karimova[5], Elvira Z. Baisheva[1]

[1] *Ufa Institute of Biology, Russian Academy of Sciences, Ufa, Russian Federation*
[2] *Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*
[3] *Sterlitamak Branch of Bashkir State University, Sterlitamak, Russian Federation*
[4] *Bashkir State Agrarian University, Ufa, Russian Federation*
[5] *Bashkir State University, Ufa, Russian Federation*

Vegetation of abandoned fields in the Bashkir Cis-Urals

We studied plant communities developed in four abandoned fields in the South-Ural region (1 field - 55°50'16.95"N, 57°11'23"E; 2 - 56°06'21"N, 56°40'06"E; 3 - 55°41'18"N, 56°09'31"E; 4 - 55°00'22"N, 57°03'20"E), and observed reforestation process throughout all key sites. Totally, we collected 106 geobotanical relevés and further classified them into 17 basal communities according to the Braun-Blanquet and Kopečky & Hejný methods.

The study area is situated in the Bashkir Cis-Urals within the contact zone of coniferous-deciduous forests of the class ***Asaro europaei-Abietetea sibiricae*** and deciduous forests of the class ***Querco-Fagetea***. Linden, maple, elm, oak or fir trees form the majority of native forest communities around the abandoned fields. Regardless of spatial closeness these tree species do not encroach into plant communities in the abandoned fields. Commonly, the secondary tree species, i.e. *Betula pendula*, is overspreading in the abandoned fields or, seldom, *Pinus sylvestris*, in case if mature trees occurred nearby. All of investigated successional plant communities are characterized by the polydominant floristic composition in the field layer. Species typical of the classes ***Molinio-Arrhenatheretea***, ***Trifolio-Geranietea*** and ***Artemisietea vulgaris*** are characterized by a high abundance and constancy. Each community comprised a group of differentiate species, or predominated by some synanthropic and meadow species (*See Table 1*).

The results of cluster analysis showed clear floristical differences, in spite of the presence of a large block of common species. Every cluster group includes the successional plant communities (from treeless meadows to woody communities with well developed tree canopy) described within the same abandoned field (*See Figure 1*). The analysis of phytosociological structure showed that increasing tree's canopy coverage is accompanied by reducing proportion of synanthropic species typical of classes ***Stellarietea mediae***, ***Artemisietea vulgaris*** and ***Polygono-Poëtea***, as well as

meadow, marge and steppe species of classes ***Molinio-Arrhenatheretea***, ***Trifolio-Geranietea*** and ***Festuco-Brometea*** (*See Figure 2*). The role of forest species of classes ***Querco-Fagetea***, ***Brachypodio-Betuletea*** and ***Vaccinio-Piceetea*** gradually increased. However, many synanthropic, meadow and marge species can survive during quite a long time even under strong shady conditions produced by the tree canopy.

The article contains: 5 Tables, 2 Figures, 36 References

Key words: restoration succession; abandoned fields, reforestation, syntaxonomy, basal community, South Ural.

Fundings: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-04-00985-a).

References

1. Moskalenko SV, Bobrovskiy MV. Forest herb colonization in abandoned arable land from the old-growth oak-dominated forest (in the reserve "Kaluzhskie Zaseki"). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1(5)):1332-1335. In Russian, English summary
2. Bulokhov AD, Ivenkova IM. Soobshchestva neofitov i ikh dinamika na zalezhakh [Plant communities of neophytes and their dynamics on abandoned fields]. *Vestnik Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta – The Bryansk State University Herald*. 2011;4:114-119. In Russian
3. Klyuev YuA. The analysis of restorative succession on the fallow land of Kletnya marshy woodlands (within the bounds of the Bryansk region). *Byulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO – Bulletin of Bryansk Department of Russian Botanical Society*. 2013;2(2):55-61. In Russian
4. Panyukov AN. Restoration succession on fallow in conditions of East European tundra. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*. 2013;8:235-237. In Russian, English summary
5. Telesnina VM. Vegetation dynamic by natural post-agrogenic reafforestation (floristic composition and ecological groups of plants). *Byulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO – Bulletin of Bryansk Department of Russian Botanical Society*. 2014;1(3):55-66. In Russian, English summary
6. Borovik LP. Peculiarities of segetal plant communities of the east of Lugansk region as an initial stage of the abandoned fields succession. *Botany and Plant Ecology*. 2011;14(971):33-42.
7. Evstigneev OI, Voevodin PV. Formation of forest vegetation in fallow arable lands (the example of Nerussa-Desna woodlands, Bryansk region). *Byulleten' MOIP – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2013;118(4):64-70. In Russian, English summary.
8. Sojneková M, Chytrý M. From arable land to species-rich semi-natural grasslands: Succession in abandoned fields in a dry region of central Europe. *Ecological Engineering*. 2015;77:373-381. doi: 10.1016/j.ecoleng.2015.01.042
9. Jõgiste K, Vares A, Sendrós M. Restoration of former agricultural fields in Estonia: comparative growth of planted and naturally regenerated birch. *Forestry*. 2013;76(2):209-219. doi: 10.1093/forestry/76.2.209
10. Kopecký M, Vojta J. Land-use legacies in post-agricultural forests in the Doupovské Mountains, Czech Republic. *Applied Vegetation of Science*. 2009;12(2):251-260. doi: 10.1111/j.1654-109X.2009.01023.x
11. Flinn K, Vellend M. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2005;3(5):243-250. doi: 10.1890/1540-9295(2005)003[0243:ROFPCI]2.0.CO;2

12. Dzwonko Z, Loster S. A functional analysis of vegetation dynamics in abandoned and restored limestone grasslands. *Journal of Vegetation Science*. 2007;18(2):203-212. doi: 10.1111 / j.1654-1103.2007.tb02531.x
13. Ruprecht E. Secondary succession in old-fields in the Transylvanian Lowland (Romania). *Preslia*. 2005;77(2):145-157.
14. Csecserits A, Rédei T. Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. *Applied Vegetation Science*. 2001;4(1):63-74. doi: 10.1111 / j.1654-109X.2001.tb00235.x
15. Zhudova PP. Geobotanicheskoe rayonirovanie Bashkirskoy ASSR [Geobotanical zoning of the Bashkir ASSR]. Ufa: Bashkir book Publ.; 1966. 123 p. In Russian
16. Willner W, Solomeshch A, Čarni A, Bergmeier E, Ermakov N, Mucina L. Description and validation of some European forest syntaxa - a supplement to the Euro VegChecklist. *Hacquetia*. 2016;15(1):15-25. doi: 10.1515/hacq-2016-0005
17. Westhoff V, van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach. In: *Classification of plant communities.* Whittaker RH, editor. Springer Netherlands; W Junk, The Hague; 1978. pp. 287-399. doi: 10.1007/978-94-009-9183-5_9
18. Mirkin BM, Naumova LG. Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti [Current state of the main concepts of vegetation of science]. Ufa: ANRB, Gilem Publ.; 2012. 488 p. In Russian
19. Czerepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 992 p. In Russian
20. Ignatov MS, Afonina OM, Ignatova EA et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006;15:1-130.
21. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Text-book]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
22. Hill T, Lewicki P. Statistics methods and applications. Tulsa: StatSoft; 2007. 832 p.
23. Kopečky K, Hejný S. A new approach to the classifications of anthropogenic plant communities. *Vegetatio*. 1974;29:17-20.
24. Bulokhov AD, Kharin AV. The vegetation cover of the Briansk and its suburban zone (syntaxonomy and monitoring). Akhromeev LM, editor. Bryansk: Bryansk State University Publ.; 2008. 310 p. In Russian
25. Mirkin BM, Martynenko VB, Yamalov SM, Naumova LG. The theory and practice in making of classic and non-classic syntaxonomical analysis. *Vegetation of Russia*. 2009;14:142-151. In Russian, English summary
26. Arep'eva LA. Communities of neophytes in urban territories of Kursk region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1(4)):958-962. In Russian
27. Golovanov YaM, Abramova LM. Vegetation of Salavat town (Bashkortostan Repablic) IV. Synanthropic vegetation (classes Polygono arenastri–Poëtea annuae, Galio-Urticetea, Robinietea). *Vegetation of Russia*. 2013;22:11-20. In Russian, English summary
28. Shirokikh PS, Martynenko VB, Salikhov DM, Golovanov YaM. Characteristic of communities abandoned farmland, are overgrown forest in the Bashkir Cis-Urals. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2013;15(3(5)):1517-1521. In Russian
29. Martynenko VB, Shirokikh PS, Mirkin BM, Naumova LG. Syntaxonomic analysis of restorative successions after cutting down light coniferous forests of South Ural Region. *Zhurnal obshchei biologii – Journal of General Biology.* 2014;75(6):478-490. In Russian, English summary
30. Mirkin BM, Naumova LG, Martynenko VB, Shirokikh PS. Contribution of the Braun-Blanquet syntaxonomy to research on successions of plant communities. *Russian Journal of Ecology*. 2015;46(4):303-308. doi: 10.1134/S106741361504013X

31. Martynenko VB, Shirokikh PS, Mirkin BM, Naumova LG, Baisheva EZ, Muldashev AA. A syntaxonomic analysis of the initial stage effect on secondary autogenous succession of broad-leaved forest. *Zhurnal obshchei biologii – Journal of General Biology.* 2016;77(4): 303-313. In Russian, English summary
32. Korchagin AA. Opredelenie vozrasta derev'ev umerennykh shirot [Age determination of trees of the temperate latitudes]. In: *Polevaya geobotanika* [*Field Geobotany*]. Vol. 2. Lavrenko EM, Korchagina AA, editors. Moscow: RS USSR Publ. 1960. pp. 209-240. In Russian
33. Martynenko VB, Shirokikh PS, Sultangareeva LA, Mirkin BM. The input of the ecotoneous effect to phytodiversity of the South Ural broad leaved forests. *Byulleten' MOIP – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2007;112(4):37-41. In Russian, English summary
34. Yamalov SM, Bayanov AV. Phytosociological spectrum as an indicator of species richness of plant communities. *Russian Journal of Ecology*. 2010;41(2):180-182. doi: 10.1134/S1067413610020116
35. Shirokikh PS, Martynenko VB, Kunafin AM, Mirkin BM. Features of the floristic composition of some types of secondary forests in the South Ural region. *Byulleten' MOIP – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2012;117(2):43-55. In Russian
36. Yamalov SM, Bayanov AV, Sayfullina NM, Khaziakhmetov RM, Mirkin BM. Use the phytosociological spectrum to study the antropogenic vegetation dynamics. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012;14(1(5)):1420-1424. In Russian

Received 29 November, 2016; Revised 16 January, 2016;
Accepted 21 February 2017; Published 25 March 2017

Authors info:
Shirokikh Pavel S, Cand.Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Geobotany and Vegetation Conservation, Ufa Institute of Biology of the Russian Academy of Sciences, 69 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russian Federation.
E-mail: shirpa@mail.ru
Martynenko Vasiliy B, Dr.Sci. (Biol.), Director, Ufa Institute of Biology of the Russian Academy of Sciences, 69 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russian Federation.
E-mail: vasmar@anrb.ru
Zverev Andrei A, Cand.Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Botany, Biological Institute of Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: ibiss@rambler.ru
Bikbaev Ilnur G, Postgraduate Student, Laboratory of Geobotany and Vegetation Conservation, Ufa Institute of Biology of the Russian Academy of Sciences, 69 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russian Federation.
E-mail: ilnur.bikbaev.90@mail.ru
Ibragimov Iskander I, Master Student, Department of Biology, Sterlitamak Branch of Bashkir State University, 49 Lenina Ave., Sterlitamak 453103, Russian Federation.
E-mail: 6841073@mail.ru
Bikbaeva Gulnur G, Student, Department of Soil Science, Botany and Plant Selection, Faculty of Agricultural Technologies and Forestry of Bashkir State Agrarian University, 34 50-letiya Oktyabrya Str., Ufa 450001, Russian Federation.
E-mail: gulnur.bikbaeva@mail.ru
Karimova Liliya D, Master Student, Department of Ecology and Botany, Biological Faculty of Bashkir State University, 32 Zaki Validi Str., Ufa 450076, Russian Federation.
E-mail: liliya201193@rambler.ru
Baisheva Elvira Z, Dr.Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Geobotany and Vegetation Conservation, Ufa Institute of Biology of the Russian Academy of Sciences, 69 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russian Federation.

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 105–121

ЗООЛОГИЯ

УДК 599.323:599.363
doi: 10.17223/19988591/37/6

А.В. Бобрецов

Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник, пос. Якша, Республика Коми, Россия

Население мелких млекопитающих восточной части Среднего Тимана

Представлены первые результаты исследований населения мелких млекопитающих восточной части Среднего Тимана. Выявлен видовой состав насекомоядных и грызунов, приведены показатели численности видов и их значимости в суммарных уловах. Показано, что структура населения животных в значительной степени формируется под влиянием ландшафтных особенностей местности и ее географического положения. Важными ландшафтными характеристиками являются состав и соотношение разных типов местообитаний. Рассмотрены особенности структуры сообществ мелких млекопитающих основных биотопов. Показаны предпочтения разными видами животных тех или иных местообитаний. Сравнение видового разнообразия мелких млекопитающих восточной части Среднего Тимана с другими районами севера Русской равнины позволило выявить особенности в его населении животных. Здесь повышена доля «таежных» видов – Myodes rutilus и Sorex caecutiens, уменьшена значимость Sorex araneus и увеличена доля Microtus oeconomus.

Ключевые слова: *структура населения; биотопическое размещение; оптимальные местообитания; северная тайга.*

Введение

Население мелких млекопитающих, его структура формируются под влиянием целого ряда факторов, среди которых большое значение имеют положение территории относительно видовых ареалов и ее ландшафтные особенности. Обычно в центре видового ареала плотность популяции выше, чем на его периферии [1, 2]. Это объясняется тем, что в центральной части ареала вида складываются наиболее оптимальные условия для существования животных. По направлению к периферии ареала среда обитания становится более экстремальной: увеличивается давление абиотических и биотических факторов, сокращается площадь пригодных для жизни местообитаний, поэтому распределение животных принимает мозаичный харак-

тер, а плотность популяции существенно сокращается. Ландшафтная неоднородность территории оказывает сильное влияние на пространственное распределение мелких млекопитающих и на формирование их численности [3–5]. В данном контексте наиболее важными ландшафтными характеристиками являются состав и соотношение разных типов местообитаний, их размеры и конфигурация [6–7]. Чаще всего эти местообитания ассоциируются с определенными типами растительных сообществ. В зависимости от преобладания в ландшафте тех или иных биотопов условия существования для отдельных видов мелких млекопитающих будут складываться по-разному.

Ландшафтные условия на огромном пространстве таежного севера Русской равнины разнообразны. В пределах этой территории выделяются несколько крупных ландшафтных регионов (провинций). Они значительно отличаются по рельефу, климату и структуре растительного покрова. Один из них – Тиманский кряж – возвышенность, протянувшаяся на 900 км в юго-восточном направлении, отделяющая бассейн р. Печоры от бассейнов рек Мезени и Северной Двины. В ландшафтном отношении Тиманский кряж делится на три части – Северный, Средний и Южный Тиман. Кроме того, несмотря на относительно небольшую ширину и высоту возвышенности, западная и восточная части ее на Среднем Тимане хорошо дифференцированы по своим природным условиям [8].

Вместе с тем сведения о населении мелких млекопитающих севера Русской равнины немногочисленны. Для полного анализа структуры населения животных необходимы многолетние исследования (в годы низкой численности обычно регистрируется небольшое число видов) и применение определенных методов учетов, которые лишены избирательности в отлове разных видов. К настоящему времени с учетом этих замечаний для такой большой территории опубликованы материалы лишь по пяти пунктам, расположенным в разных районах Архангельской области и Республики Коми [9–11]. Однако данные по животным Тимана отсутствовали, что и побудило нас организовать учеты мелких млекопитающих в средней части этого ландшафтного региона. В данной работе приведены первые результаты многолетних исследований населения насекомоядных и грызунов Среднего Тимана. Представлены материалы по видовому разнообразию данной группы животных, дана оценка численности разных видов, приведены сведения о биотопических предпочтениях и особенностях структуры населения.

Материалы и методики исследования

Исследования населения мелких млекопитающих проводились в восточной части Среднего Тимана (север Республики Коми) в бассейне среднего течения р. Печорской Пижмы в урочище Каменный с 2014 по 2016 г. Этот район расположен в подзоне северной тайги (64°53' с. ш., 51°28' в. д.). Огромные площади занимают ельники кустарничково-зеленомошные, кото-

рые типичны для этой подзоны [12]. Древостой разреженный (сомкнутость крон 0,4–0,5), кроме ели, в качестве примеси, встречаются береза и сосна. Кустарниковый ярус редкий, состоящий из рябины, можжевельника, березы. Травяно-кустарничковый ярус полидоминантный, сложен черникой, брусникой, голубикой, вороникой и местами багульником. Лесное разнотравье выражено очень слабо. В моховом покрове преобладают зеленые мхи с пятнами кукушкина льна и лишайников. На склонах гряды в местах близкого залегания грунтовых вод произрастают травяные леса с большим участием ели и березы. Долина реки в этой части района развита слабо. Вдоль реки встречаются массивы лугов, на приречных террасах – вторичные леса пирогенного происхождения.

Названия лесных местообитаний (в том числе и латинские) даны по определителю типов леса Европейской России, разработанному в Центре по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН Л.Б. Заугольновой и В.Б. Мартыновой [13]. В нем помимо названий местообитаний по видам-доминантам приводятся также латинские названия синтаксонов флористической классификации.

Численность мелких млекопитающих оценивалась при помощи ловчих канавок. Длина каждой такой канавки составляла 50 м, ширина – 15–18 см, а глубина – до 30 см. На дно их вкапывалось по пять конусов, которые на 1/3 заливались водой. Канавки открывались в третьей декаде августа на 10 дней. За показатель учета принимали число животных, отловленных за 10 дней работы канавки (экз./10 кан.-сут). Выбор такого показателя позволил сравнить полученные результаты по Тиману с литературными данными по другим районам Европейского Севера. Всего в районе исследований работало пять канавок, которые располагались в четырех местообитаниях – ельнике кустарничково-зеленомошном, березняке мелкотравно-зеленомошном, березняке высокотравном и на лугу разнотравном. В ельнике кустарничково-зеленомошном на гряде функционировало две канавки, одна из них находилась недалеко от реки, а вторая – в удалении от нее на 1,5 км. Расстояние между крайними канавками составило 2,5 км. За период работы отработано 138 канавко-суток, отловлено 400 особей 14 видов. Применение канавок для изучения населения землероек и полевок обусловлено тем, что у них отсутствует избирательность в отлове животных.

Для количественной оценки размещения видов по биотопам использован коэффициент верности биотопу [14], определяемый по формуле $X = M_1 – M_2/\sigma$, где M_1 – средняя многолетняя численность вида в данном биотопе; M_2 – средняя многолетняя численность в регионе; σ – среднее квадратичное отклонение численности для региона. Значения данного коэффициента могут быть положительными и отрицательными. Максимально положительные значения будут иметь характерные и преферентные виды, отрицательные – чуждые для данного местообитания виды. Виды, имеющие положительные значения коэффициентов в нескольких биотопах либо значения, близкие к

нулю, будут являться индифферентными. К доминантам относили виды, которые составляли в суммарных уловах 10% и более. Статистическую значимость различий долей определяли по методу Фишера.

В качестве меры видового разнообразия применялись информационные индексы Шеннона: индекс разнообразия $H' = -\Sigma p_i \times \ln p_i$ и индекс выравненности $E = H'/\ln S$, где p – относительное обилие вида; S – число видов [15]. Для определения сходства структуры населения мелких млекопитающих Среднего Тимана с другими районами использовали кластерный анализ. Их группировка выполнялась по методу Варда. Все вычисления проводились с помощью программного пакета StatSoft STATISTICA for Windows 6.0.

Результаты исследования и обсуждение

Видовое богатство мелких млекопитающих на восточном макрослоне Среднего Тимана в урочище Каменный оказалось типичным для северной тайги Русской равнины (табл. 1). Отсутствовала в уловах лишь водяная полевка. Это связано с ее большой редкостью в данном районе. Долина р. Печорской Пижмы на этом участке развита слабо. Река прорезает здесь самую восточную известняковую гряду, поэтому старицы и другие оптимальные местообитания для водяной полевки здесь практически отсутствуют.

Таблица 1 [Table 1]

Численность мелких млекопитающих в северной тайге Среднего Тимана (август, экз./10 кан.-сут)
[The number of small mammals in the northern taiga of the Middle Timan (August, ind./10 groove-days)]

Вид [Species]	Показатели численности [Abundance index]		
	Среднее [Mean]	Min-max	Доля, % [Proportion, %]
Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758)	7,3±1,7	0,7–11,0	20,9
Равнозубая бурозубка (*Sorex isodon* Turov, 1924)	0,8±0,2	0–1,7	2,2
Тундряная бурозубка (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900)	0,2±0,06	0,1–0,4	0,7
Средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788)	10,0±2,6	4,4–17,1	28,7
Малая бурозубка (*Sorex minutus* Linnaeus, 1766)	1,5±0,4	0,8–3,0	4,4
Крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus* Zimmerm., 1780)	0,1±0,09	0–0,4	0,4
Кутора (*Neomys fodiens* Pennant, 1771)	0,3±0,1	0–0,7	0,9
Крот (*Talpa europaea* Linnaues 1758)	0,3±0,1	0–0,5	0,7
Красная полевка (*Myodes rutilus* Pallas, 1779)	6,1±2,4	0,7–12,6	17,3
Рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780)	1,7±0,3	0,9–2,7	4,8
Темная полевка (*Microtus agrestis* Linnaeus, 1761)	2,0±0,3	0–5,6	5,7
Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776)	3,1±1,4	0,7–7,3	8,7
Лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844)	0,2±0,08	0–0,6	0,5
Лесная мышовка (*Sicista betulina* Pallas, 1779)	1,5±0,5	0–2,7	4,2
Итого [Total]	35,0±7,4	14,4–48,3	100,0

Суммарная численность мелких млекопитающих в районе незначительна (35,0 экз./10 кан.-сут) и мало отличается от аналогичных показателей для

северной европейской тайги. Например, в Архангельской области этот показатель равен 35,9 экз./10 кан.-сут [16]. Основу населения Среднего Тимана составляют три вида доминанта – средняя (28,7%) и обыкновенная (20,9%) бурозубки и красная полевка (17,3%), доля которых достигает 67%. Эти три вида являются самыми распространенными на севере европейской части России. При этом обилие красной полевки в 3,5 раза превышает аналогичные показатели для рыжей полевки. Лишь в средней тайге Архангельской области красная полевка уступает по численности рыжей полевке [10]. Для части видов – равнозубой и крошечной бурозубок, европейского крота, лесного лемминга – Средний Тиман представляет самую периферию ареала, поэтому численность их здесь незначительна. Средние показатели обилия этих видов не превышают 1,0 экз./10 кан.-сут. Из серых полевок довольно высокая численность характерна для полевки-экономки. Она выше, чем в других районах Европейского Севера. Ее доля в уловах составляет в среднем 8,7%, хотя площадь оптимальных стаций данного вида здесь незначительна. Относительно высокая численность полевки-экономки в данном случае обусловлена близостью лесолугового ландшафта, который занимает огромную территорию в пойме нижнего течения р. Печоры, где полевка-экономка доминирует в населении мелких млекопитающих.

Численность мелких млекопитающих изменялась за годы наблюдений от 14,1 (2014 г.) до 48,3 экз./10 кан.-сут (2016 г.). В первые два года в уловах преобладали насекомоядные (рис. 1): в 2014 г. их доля составляла 62,8%, а в 2015 г. увеличилась до 78,3%. Особенно высокой была численность средней бурозубки, которая почти в два раза превышала показатели обилия обыкновенной бурозубки. На третий год численность насекомоядных видов значительно уменьшилась (40,5% в уловах), а обилие грызунов продолжало расти. При этом соотношение двух доминирующих видов землероек практически сравнялось. Такие различия в динамике численности двух групп мелких млекопитающих объясняются большей зависимостью землероек от погодных условий. В северной тайге европейской части важной причиной снижения обилия насекомоядных является температурный режим весной: большая смертность животных происходит в поздние и затяжные весны [11, 17]. Внутри групп землероек и грызунов изменения численности видов были синхронными. Лишь у лесной мышовки максимальное обилие зарегистрировано в год низкой численности других видов животных. Лесной лемминг в небольшом числе отмечен только в год обилия грызунов.

Суммарная численность мелких млекопитающих варьировала в разных биотопах. Больше всех зверьков отлавливалось в березняке высокотравном (47,0 экз.), меньше – в березняке мелкотравно-зеленомошном (27,2 экз./10 кан.-сут). Показатели обилия в ельнике кустарничково-зеленомошном и на лугу мало отличаются и составили соответственно 39,2 и 37,7 экз./10 кан.-сут.

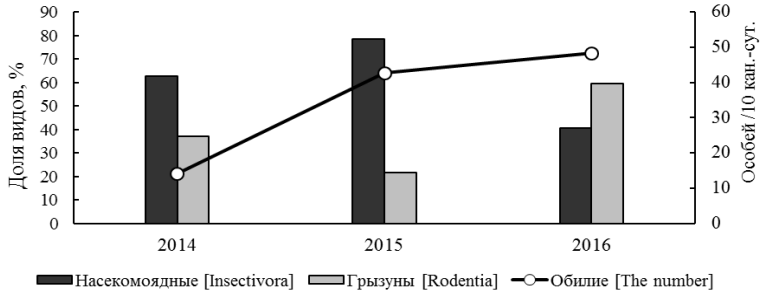


Рис. 1. Изменения суммарной численности мелких млекопитающих и соотношения доли насекомоядных и грызунов на Среднем Тимане [**Fig. 1.** Changes in the total number of small mammals and the ratio of the share of insectivores and rodents in the Middle Timan. On the Y left axis - Proportion of species; on the Y right axis - Individuals/10 groove-days]

При этом соотношение видов в разных биотопах значительно различалось (рис. 2). В ельнике кустарничково-зеленомошном более половины уловов занимала средняя бурозубка (51,5%). Различия с другими местообитаниями статистически значимы ($F = 4,44–8,01$; $p < 0,05$). Доля обыкновенной бурозубки здесь значительно меньше, чем в других биотопах. Однако статистически значимые различия в этом случае из-за малочисленности выборки отмечены только с лугом ($p < 0,05$). Суммарная доля землероек в ельнике кустарничково-зеленомошном была самой максимальной (76,1%). По этому показателю данный биотоп статистически достоверно отличался от травяных местообитаний ($F = 14,8–15,4$; $p < 0,01$). В число доминантов ельника вошло три вида – средняя бурозубка, красная полевка (15,6%) и обыкновенная бурозубка (13,2%). Их суммарная доля составила 80,3%. Рыжая полевка была немногочисленной, а из серых полевок в небольшом числе отлавливалась только темная полевка. Лишь в этом биотопе за все время учетов зарегистрирована тундряная бурозубка.

Структура населения животных березняка мелкотравно-зеленомошного незначительно отличалась от предыдущего биотопа. Здесь доминировали те же три вида – средняя бурозубка (39,6%), красная полевка (30,2%) и обыкновенная бурозубка (20,4%). Удельный вес этих видов увеличился до 90,3%. Доля красной полевки в березняке мелкотравно-зеленомошном максимальная среди местообитаний. По этому показателю она выше в два раза, чем в ельнике кустарничково-зеленомошном ($F = 4,21$; $p < 0,05$), и в восемь раз, чем на лугу ($F = 4,45$; $p < 0,05$). Суммарная доля землероек в этом биотопе уменьшилась до 61,3%. Как и в ельнике, здесь отмечено мало серых полевок (2,0%).

В травяных биотопах доля землероек в уловах (45,7–46,9%) значительно меньше, чем в моховых местообитаниях, но здесь существенно увеличивается значимость серых полевок. В березняке высокотравном первые два ме-

ста поделили красная полевка (26,6%) и обыкновенная бурозубка (25,5%). Третье место занимает темная полевка (11,7%) и только четвертое – средняя бурозубка (10,6%). В этом местообитании отмечено самое высокое обилие темной полевки, равнозубой бурозубки (6,4%) и рыжей полевки (7,4%). В населении животных луга доминировали полевка-экономка (28,3%), обыкновенная (25,6%) и средняя (11,5%) бурозубки. Показатель значимости полевки-экономки в этом биотопе самый максимальный, но из-за малочисленности выборок в других местообитаниях различия между биотопами по этому показателю оказались статистически недостоверными. Лесные полевки ловились на лугу в меньшем числе (8,0%), чем в других биотопах. Например, в березняке высокотравном они составили 34%. На лугу отмечено также относительно высокое обилие малой бурозубки (7,1%) и лесной мышовки (8,0%).

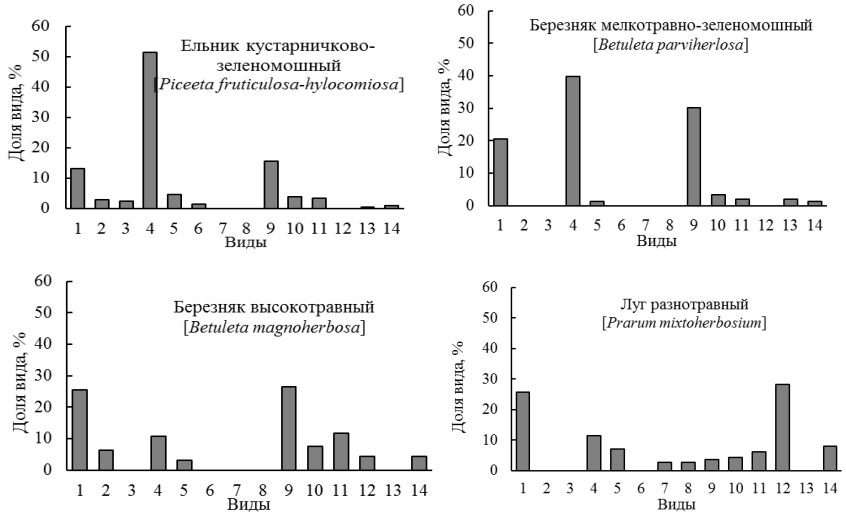


Рис. 2. Структура населения мелких млекопитающих разных биотопов северной тайги Среднего Тимана
[**Fig. 2.** Population structure of small mammals in different biotopes of the northern taiga of the Middle Timan. On the X-axis - Species; on the Y-axis - Proportion of species, %]
Виды [Species]: 1 – *Sorex araneus*, 2 – *S. isodon*, 3 – *S. tundrensis*, 4 – *S. caecutiens*, 5 – *S. minutus*, 6 – *S. minutissimus*, 7 – *Neomys fodiens*, 8 – *Talpa europaea*, 9 – *Myodes rutilus*, 10 – *M. glareolus*, 11 – *Microtus agrestis*, 12 – *M. oeconomus*, 13 – *Myopus schisticolor*, 14 – *Sicista betulina*

Биотопическое размещение отдельных видов во многом зависит от их экологических потребностей. Немалую роль при этом играют исторические связи животных с определенными типами местообитаний, в которых проходило формирование их как видов [18]. Эти местообитания, как правило, являются наиболее оптимальными по условиям существования: в них численность вида достигает максимальных показателей. Соотношение опти-

мальных и пессимальных биотопов и их площадей в той или иной местности может, таким образом, существенно влиять на биотопическое распространение животных и их численность [19]. Более того, ограниченность в оптимальных стациях определяет некоторые особенности в выборе животными не типичных для них местообитаний.

Обыкновенная бурозубка – один из самых эвритопных видов землероек [20], на Среднем Тимане, как и всюду на Европейском Севере, населяет самые разнообразные местообитания. Оптимальными биотопами этого вида являются здесь травянистые стации, о чем свидетельствуют значения коэффициента верности биотопу (табл. 2). Средняя численность обыкновенной бурозубки в березняке травяном достигала 12,0 экз./10 кан.-сут, на лугу – 9,7 экз./10 кан.-сут, тогда как в других местообитаниях она меньше 5,5 экз./10 кан.-сут. Равнозубая бурозубка требовательна к увлажнению, определенному микроклимату среды [21], а также запасам кормовых ресурсов. Такие условия формируются только под пологом темнохвойных высокотравных лесов, которые на севере Русской равнины в основном приурочены к поймам рек. На Среднем Тимане в районе исследований площадь таких местообитаний очень ограничена. Поэтому равнозубая бурозубка чаще регистрировалась здесь в березняке высокотравном (максимальное положительное значение коэффициента верности биотопу) и ловилась единично в ельнике зеленомошном около реки. При этом она отсутствовала на лугах, тогда как западнее в этих местообитаниях данный вид довольно обыкновенен [22]. В основной части ареала тундряная бурозубка в таежной зоне проявляет явную привязанность к открытым или полуоткрытым местообитаниям [23]. В тиманской тайге она регистрировалась в небольшом количестве только в ельнике кустарничково-зеленомошном. Средняя бурозубка считается одним из наиболее политопных видов. Она с успехом населяет как сухие, так и влажные местообитания. При этом спектр ее оптимальных местообитаний в разных регионах может значительно различаться [20]. На Европейском Севере она тесно связана с сообществами таежного типа [17]. Такая связь отчетливо прослеживается и на Среднем Тимане. Здесь средняя бурозубка хотя и встречается во многих местообитаниях, но оптимальными биотопами являются зеленомошные леса. Средняя численность вида в ельнике кустарничково-зеленомошном достигает 20,2 экз., в березняке моховом – 10,8 экз., в остальных стациях она меньше 5,0 экз./10 кан.-сут. Многие исследователи отмечали большое сходство в биотопическом размещении малой бурозубки с обыкновенной бурозубкой [20, 24]. При этом некоторые разногласия вызывает отношение малой бурозубки к биотопам различной влажности, что обусловлено ландшафтными особенностями местности. На Среднем Тимане она отмечена во всех стациях, но оптимальным биотопом данного вида является луг (7,1% в суммарных уловах).

На всем огромном ареале красной полевки прослеживается тесная связь ее с лесными сообществами таежного типа. На Европейском Севере ос-

новными стациями вида служат моховые ельники и сосняки [17, 25]. В тиманской тайге красная полевка ловилась во всех типах местообитаний. Ее численность довольно низка только на лугах (1,3 экз.), тогда как в других биотопах она колебалась от 7,8 до 12,5 экз./10 кан.-сут. Однако, судя по значению коэффициента верности биотопу (+1,09), наиболее оптимальные условия для этого вида складываются в березняке высокотравном, тогда как в ельнике кустарничково-зеленомошном этот показатель составил лишь +0,07. На этот биотоп приходится почти половина (44,5%) всех отловленных красных полевок, тогда как на два моховых местообитания – 50,9%.

Таблица 2 [Table 2]

Показатели верности биотопам у мелких млекопитающих северной тайги Среднего Тимана
[Indicators of loyalty to the habitats in small mammals of the northern taiga of the Middle Timan]

Вид [Species]	Биотопы [Biotopes]			
	Ельник кустарничково-зеленомошный [*Piceeta fruticulosa-hylocomiosa*]	Березняк мелкотравно-зеленомошный [*Betuleta parviherbosa*]	Березняк высокотравный [*Betuleta magnoherbosa*]	Луг разнотравный [*Pratum mixtoherbetum*]
Sorex araneus	–0,88	–0,76	+1,18	+0,48
Sorex isodon	+0,06	–0,73	+1,39	–0,72
Sorex tundrensis	+1,51	–0,50	–0,50	–0,50
Sorex caecutiens	+1,38	+0,10	–0,69	–0,78
Sorex minutus	+0,27	–1,29	–0,09	+1,11
Sorex minutissimus	+1,49	–0,50	–0,50	–0,50
Neomys fodiens	–0,50	–0,50	–0,50	+1,50
Talpa europaea	–0,50	–0,50	–0,50	+1,50
Myodes rutilus	+0,07	+0,16	+1,09	–1,32
Myodes glareolus	–0,36	–0,88	+1,43	–0,19
Microtus agrestis	–0,52	–0,86	+1,41	–0,04
Microtus oeconomus	–0,62	–0,62	–0,23	+1,47
Myopus schisticolor	0,00	+1,42	–0,71	–0,71
Sicista betulina	–0,81	–0,83	+0,44	+1,20

Рыжая полевка встречается в разных местообитаниях. На севере Русской равнины она наиболее плотно заселяет разные типы травянистых лесов [16, 17, 25]. В районе исследований оптимальным биотопом является березняк высокотравный: показатель верности этому местообитанию составляет +1,43. Спектр стаций, предпочитаемых темной полевкой, очень широк. Она населяет открытые травянистые и болотные стации и лесные биотопы. На Среднем Тимане темная полевка в годы высокой численности регистрировалась во всех местообитаниях. Показатели ее средней численности были максимальными в березняке высокотравном – 5,5 экз./10 кан.-сут, меньше на лугу – 2,3 экз./10 кан.-сут. В остальных биотопах она встречалась редко. В березняке высокотравном отловлено 56,7% всех темных полевок.

Гигрофильность полевки-экономки во многом определяет ее биотопическое размещение. Особенностью этого вида является высокая потребность в сочных кормах, поэтому в лесной зоне она предпочитает влажные травяные местообитания, которые на севере Русской равнины сосредоточены в поймах рек [17, 25]. На Среднем Тимане полевка-экономка – один из наиболее стенотопных видов мелких грызунов – отлавливалась исключительно на лугах. На большей части ареала лесной лемминг является редким видом и предпочитает хвойные леса с хорошо развитым моховым покровом [26, 27]. Эта же закономерность характерна и для лесного лемминга Среднего Тимана. Средняя численность его составила здесь 0,2 экз./10 кан.-сут. Единичные зверьки отлавливались только в моховых стациях. Лесная мышовка населяет разнообразные местообитания, однако особое предпочтение она отдает травянистым сообществам [28]. Поэтому на Европейском Севере приуроченность ее к пойменным биотопам – характерная черта данного вида [17, 25]. На Среднем Тимане лесная мышовка в небольшом количестве отмечалась во всех местообитаниях. Типичными местообитаниями ее здесь являются луга, на которых доля вида в населении животных достигает 8%. В ельнике кустарничково-зеленомошном она отлавливалась лишь рядом с рекой, с удалением от нее лесная мышовка из уловов исчезает.

Для выявления особенностей в видовом разнообразии мелких млекопитающих Среднего Тимана проведено его сравнение с другими районами севера Русской равнины. Для этого использовали опубликованные данные по следующим пунктам: в северной тайге – Пинега в Архангельской области [16], в средней тайге – Раменье в Архангельской области [10], Дань [9] и Якша (наши данные) в Республике Коми. Какая-либо связь индекса Шеннона с широтой местности отсутствовала. Так, в северной тайге для мелких млекопитающих Пинеги его значение составило 1,74, а Среднего Тимана (Каменный) – 2,03. В средней тайге значения варьировали от 1,77 до 2,09. Сходным образом изменялись значения индекса выравненности. Более равномерным соотношением видов характеризовалось население животных в пунктах Каменный (0,77) и Дань (0,75). Во всех других случаях значения индекса выравненности не превышало 0,65. Таким образом, видовое разнообразие мелких млекопитающих во многом обусловлено ландшафтными условиями территории. Этим и объясняются высокие показатели индексов Шеннона и выравненности на Среднем Тимане.

Результаты кластерного анализа выборок животных из разных районов севера Русской равнины показали расхождение их по двум группам (рис. 3). Первую группу составило население мелких млекопитающих северотаежных районов (Каменный и Пинега), вторую – население животных среднетаежных районов (Раменье, Дань и Якша). Различия между этими группами заключаются в том, что в северной тайге более высокий «статус» имеют «таежные» виды – красная полевка и средняя бурозубка. Их доля в суммарных уловах колебалась от 46,0% (Каменный) до 48,7% (Пинега). В среднетаеж-

ных районах она была значительно меньше (Раменье – 28,1%, Дань – 27,2%). Лишь на самой восточной окраине Русской равнины (Якша) значимость этих видов возрастала до 37,1%, что связано с близостью Уральской горной страны. Вместе с тем доля обыкновенной бурозубки, малой бурозубки и рыжей полевки в северной тайге меньше, чем в средней тайге.

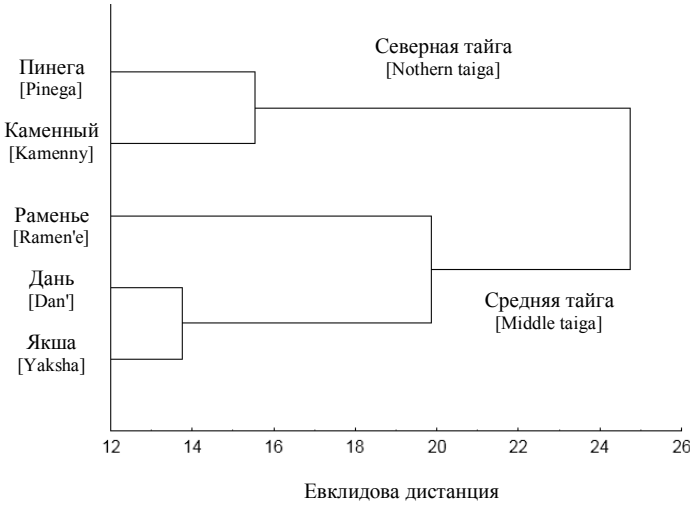


Рис. 3. Дендрограмма сходства населения
мелких млекопитающих разных районов Европейского Севера
[**Fig. 3.** Dendrogram of similarity of small mammal communities in different areas of the European North. On the X-axis - Euclidean distance; on the Y-axis - Location]

В населении мелких млекопитающих Среднего Тимана по сравнению с другим северотаежным районом (Пинегой) статистически достоверно меньше доля обыкновенной бурозубки, соответственно 20,9 и 33,1% ($F = 6,45$; $p < 0,05$). В результате различия в соотношении средней и обыкновенной бурозубок достигают больших значений. По сравнению с Пинегой здесь несколько выше удельный вес малой бурозубки, рыжей полевки, темной полевки и лесной мышовки. Их суммарная доля в населении животных Среднего Тимана составляет 19,1%, тогда как в северной тайге Архангельской области – 8,2% ($F = 6,46$; $p < 0,05$). Однако более важной характеристикой является численность полевки-экономки. На Среднем Тимане она значительно выше, чем во всех других районах севера Русской равнины. Здесь ее доля в суммарных уловах достигает 8,7%, в остальных пунктах – менее 2%. Как уже указывалось выше, это объясняется близостью района исследований к лесо-луговому пойменному ландшафту низовий реки Печоры, а также наличием относительно большой площади оптимальных стаций.

Заключение

Суммарная численность мелких млекопитающих на Среднем Тимане мало отличалась от аналогичных показателей равнинной части Европейского Севера. Соотношение видов сходно с другими северотаежными районами. В сборах доминировали три вида – средняя и обыкновенная бурозубки, красная полевка. В отличие от других районов доля обыкновенной бурозубки была ниже средней бурозубки, тогда как это соотношение или близко, или чаще всего значительно преобладает обыкновенная бурозубка. На Среднем Тимане суммарный удельный вес таких видов, как малая бурозубка, рыжая и темная полевки, лесная мышовка, выше, чем в других районах северной тайги. По этому показателю он близок к населению животных средней тайги. Особенностью населения Среднего Тимана является также относительно высокая доля полевки-экономки. Специфика в населении животных данного района обусловлена ландшафтными условиями данной местности.

Литература

1. *Bahn V., O'Connor R.J., Krohn W.B.* Effect of dispersal at range edges on the structure of species ranges // Oikos. 2006. Vol. 115, № 1. PP. 89–96. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14825.x
2. *Ивантер Э.В.* Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. 2012. Т. 1, № 2. С. 71–75.
3. *Bowers M.A., Matter S.F.* Landscape ecology of mammals: Relationships between density and patch size // Journal of Mammalogy. 1997. Vol. 78, № 4. PP. 999–1013. doi: http://dx.doi.org/10.2307/1383044
4. *Курхинен Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В.* Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М. : Наука, 2006. 208 с.
5. *Cushman S.A., Evans J., McGarigal K.* Landscape ecology: past, present and future // Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation / S. Cushman, F. Huettmann (eds.). New York : Springer-Verlag, 2010. PP. 65–82. doi: 82. 10.1007/978-4-431-87771-4_4
6. *Tews J., Brose U., Grimm V., Tielborger K., Wichmann M.C., Schwager M., Jeltsch F.* Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures // Journal of Biogeography. 2004. Vol. 31, № 1. PP. 79–92. doi: 10.1007/BF03192520
7. *Борякова Е.Е., Мельник С.А., Сизова О.Н.* Растительный покров и распределение мелких млекопитающих в условиях Нижегородского Предволжья // Вестник Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. 2010. № 2(2). С. 376–382.
8. *Тиманский* кряж. Т. 1: История, география, жизнь / гл. ред. Ю.А. Спиридонов. Ухта : Ухтинский государственный технический университет, 2008. 339 с.
9. *Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф.* Структурные перестройки в сообществах мелких млекопитающих (Micromammalia) на Европейском Севере и Северном Урале // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала. Сыктывкар, 2006. С. 9–16.
10. *Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Калинин А.А., Лукьянова Л.Е., Щипанов Н.А.* Видовое разнообразие сообществ мелких млекопитающих в градиенте климатических и биотических условий // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 4. С. 409–416.

11. *Куприянова И.Ф.* Особенности сообществ мелких млекопитающих северной европейской тайги // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Сыктывкар, 2009. С. 65–68.
12. *Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А.* Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. 2008. № 13. С. 61–82.
13. *Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б.* Определитель типов леса Европейской России. М., 2013. URL: http: //www.cepl.rssi.ru/bio/forest/index.htm (дата обращения: 13.01.2017).
14. *Ердаков Л.Н., Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Сергеев В.Е.* Количественная оценка верности местообитанию // Экология. 1978. № 3. С. 105–107.
15. *Шитиков В.К., Розенберг Г.С.* Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии : сб. науч. тр., посвящ. памяти А.И. Баканова) / отв. ред. Г.С. Розенберг. Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. С. 91–129.
16. *Куприянова И.Ф., Сивков А.В.* Сообщества мелких млекопитающих // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (Северная тайга ЕТР, Архангельская область). Биоразнообразие и георазнообразие в карстовых областях. Архангельск, 2000. С. 168–178.
17. *Бобрецов А.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М. : Т-во научных изданий КМК, 2016. 381 с.
18. *Holt R.D.* On the evolutionary ecology of species' ranges // Evolutionary Ecology Research. 2003. Vol. 5, № 2. PP. 159–178.
19. *Малышев Ю.С., Преловский В.А.* Пространственное прогнозирование в зоогеографии: проблемы, методические основы и информационные ресурсы // География и природные ресурсы. 2010. № 3. С. 125–132.
20. *Ивантер Э.В., Макаров А.М.* Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*). Петрозаводск : ПетрГУ, 2001. 272 с.
21. *Сергеев В.Е.* Векторы дивергенции экологических ниш в сообществах бурозубок горной тайги юга Западной Сибири // Биология насекомоядных млекопитающих : материалы III Всерос. науч. конф. по биологии насекомоядных млекопитающих. Новосибирск, 2007. С. 117–119.
22. *Ивантер Э.В., Курхинен Ю.П., Моисеева Е.А.* Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) в условиях антропогенной трансформации таежных лесов Восточной Фенноскандии // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. 2014. № 8–2(145). С. 7–12.
23. *Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб., 2014. 391 с. (Определители по фауне России, издаваемые ЗИН РАН. Вып. 178).
24. *Churchfield S.* The natural history of shrews. Ithica, New York : Comstock Publishing Associates, 1990. 178 p.
25. *Млекопитающие.* Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны. СПб. : Наука, 1994. 280 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. 2, ч. 1).
26. *Eskelinen O., Sulkava P., Sulkava R.* Population fluctuations of the wood lemming *Myopus schisticolor* in eastern and western Finland // Acta Theriologica. 2004. Vol. 49, № 2. PP. 191–202. doi: 10.1007/BF03192520
27. *Емельянова Л.Г., Леонова Н.Б.* Исследование закономерностей пространственной организации ареалов видов растений и животных с использованием критерия активности и численности // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5. География. 2016. № 1. С. 53–60.

28. *Шенброт Г.И., Соколов В.Е., Гептнер В.Г., Ковальская Ю.М.* Тушканчикообразные. Млекопитающие России и сопредельных регионов. М. : Наука, 1995. 573 с.

Поступила в редакцию 20.11.2016 г.; повторно 26.01.2017 г.;
принята 07.03.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Сведения об авторах:
Бобрецов Анатолий Васильевич **–** канд. биол. наук, в.н.с. Печоро-Илычского государственного природного заповедника (Россия, 169436, пос. Якша, Троицко-Печорский р-он, Республика Коми, ул. Ланиной, 8).
E-mail: avbobr@mail.ru

Bobretsov AV. The population of small mammals in the eastern part of the Middle Timan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;37:105-121. doi: 10.17223/19988591/37/6 In Russian, English summary

Anatoliy V. Bobretsov

Pechora-Ilych Nature Reserve, Yaksha, Troitsko-Pechorsky District, Komi Republic, Russian Federation

The population of small mammals in the eastern part of the Middle Timan

Landscape heterogeneity of the territory is an important factor in the formation of population structure of small mammals. In this respect, the northern taiga of the Middle Timan is of great interest, as the habitats here are specific types that are missing in other areas of the European North. In addition, this region has never conducted research on small mammals, so our data are the first on the population structure of this group of animals. We conducted studies in the eastern part of the Middle Timan in the middle reaches of the Pechorskaya Pizhma river (64°53'N, 51°28'E) from 2014 to 2016. A large area is occupied by spruce wet; in the river valley grow birch forests and meadows. We assessed the number of animals using 50-meter catching grooves, in the bottom of which five cones were dug. During the third week of August annually, we opened five grooves in four different habitats for 10 days. The number of small animals caught in 10 days was taken as a record indicator (ind./10 groove-days).

We noted 14 species of shrews and voles. The total number of small mammals is relatively minor - 35.0 ind./ 10 groove-days. It is not very different from the respective figures for the northern European taiga. The basis of the population is constituted by three species - *Sorex caecutins* (28.7%), *S. araneus* (20.9%) and *Myodes rutilus* (17.3%). Their abundance indices exceeded 6 ind./10 groove-days. Common species here are *Microtus* (14.4%), among which *Microtus oeconomus* is quite numerous. The number of *Sorex minutus*, *Myodes glareolus* and *Sicista betulina* is insignificant (1-2 ind./ 10 groove-days). The rare species (less than 1% of catches) are *Sorex tundrensis*, *S. minutissimus*, *Myopus schisticolor*. For them, the region is the area periphery.

The number and proportion of small mammal species differed in their habitats. We observed the maximum abundance in high-grass birch forests (47.0 ind.), the minimum - in moss birch forests (27.2 ind./10 groove-days). In moss spruce fir forests and in meadows these indices were close and made respectively 39.2 and 37.7 ind. /10 groove-days. In fir groves and moss birch forests shrews (61.3-76.1%) prevailed in catches. Among them, three species of *S. caecutiens*, *M. rutilus* and *S. araneus* dominated, *Microtus* being rare. Only in these habitats *Myopus schisticolor* was encountered. In grassy biotopes the significance of shrews decreased, they made less than a half of catches (45.7-46.9%). Here, the share of gray voles increased. In high-grass birch forests

the first two places were divided by *M. rutilus* (26.6%) and *S. araneus* (25.5%). The third place was taken by *Microtus agrestis* (11.7%), while the fourth – by *S.caecutins* (10.6%). *S. isodon* was also typical (6.4%). In meadows, *Microtus oeconomus* (28.3%), *S. araneus* (25.6%) and *S. caecutins* (11.5%) dominated. The share of forest voles was minimum (8.0%), and the abundance of *Sicista betulina* (8.0%) was the highest among habitats.

The article contains 3 Figures, 2 Tables, 28 References.

Key words: population structure; habitat occupancy; optimal habitat; northern taiga.

Referenses

1. Bahn V, O'Connor RJ, Krohn WB. Effect of dispersal at range edges on the structure of species ranges. *Oikos.* 2006;115(1):89-96. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14825.x
2. Ivanter EV. Peripheral populations of polytypic species and its role in the evolutionary process. *Printsipy ekologii – Principles of the Ecology.* 2012;1(2):71-75. In Russian
3. Bowers MA, Matter SF. Landscape ecology of mammals: Relationships between density and patch size. *Journal of Mammalogy*. 1997;78(4):999-1013. doi: 10.2307/1383044
4. Kurkhinen YuP, Danilov PI, Ivanter EV. Mlekopitayushchie Vostochnoy Fennoskandii v usloviyakh antropogennoy transformatsii taezhnykh ekosistem [Mammals of East Fennoscandia in the conditions of anthropogenic transformation of boreal ecosystems]. Moscow: Nauka Publ.; 2006. 208 p. In Russian
5. Cushman SA, Evans J, McGarigal K. Landscape ecology: past, present and future. In: *Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation.* Cushman S, Huettmann F, editors. New York: Springer-Verlag Publ.; 2010. pp. 65-82. doi: 2.10.1007/978-4-431-87771-4_4
6. Tews J, Brose U, Grimm V, Tielborger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. 2004;31(1):79-92. doi: 10.1007/BF03192520
7. Boryakova EE, Mel'nik SA, Sizova ON. Plant cover and distribution of small mammals in the Nizhni Novgorod Predvolzhie. *Vestnik Nizhegorodskogo gosudarstvennogo universiteta imeni NI Lobachevskogo – Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*. 2010;2(2):376-382. In Russian
8. *Timanskiy kryazh.* T.1. Istoriya, geografiya, zhizn': monografiya [Timan Ridge. Vol.1. History, geography, life: a monograph]. Spiridonov YuA, main editor. Ukhta: Ukhta State Technical University Publ.; 2008. 339 p. In Russian
9. Bobretsov AV, Kupriyanova IF. Strukturnye perestroyki v soobshchestvakh melkikh mlekopitayushchikh (Micromammalia) na Evropeyskom Severe i Severnom Urale [Structural adjustment in small mammal communities (Micromammalia) in the European North and the Northern Urals]. In: *Sovremennoe sostoyanie i perspektivy razvitiya osobo okhranyaemykh territoriy Evropeyskogo Severa i Urala* [Present state and prospects of protected area network in European North and Urals. Russian Sci.-Pract. Conf. (Syktyvkar, Russia, 7-10 November, 2006)]. Taskaev AI, editor. Syktyvkar: Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS; 2006. pp. 9-16. In Russian
10. Bobretsov AV, Kupriyanova IF, Kalinin AA, Luk'yanova LE, Shchipanov NA Species diversity of small mammal communities under changes in climatic and biotic conditions. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2008;128(4):409-416. In Russian
11. Kupriyanova IF. Osobennosti soobshchestv melkikh mlekopitayushchikh severnoy evropeyskoy taygi [Features of small mammals in the northern European taiga]. In: *Problemy izucheniya i okhrany zhivotnogo mira na Severe* [Problems of animals study and protection in the North (Syktyvkar, Russia, 16-20 November, 2009)]. Taskaev AI, editor.

Syktyvkar: Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS; 2009. pp. 65-68. In Russian
12. Morozova OV, Zaugol'nova LB, Isaeva LV, Kostina VA. Classification of boreal forests in the north of European Russia. I. Oligotrophic coniferous forests. *Rastitel'nost' Rossii – Vegetation of Russia*. 2008;13:61-82. In Russian
13. Zaugol'nova LB, Martynenko VB. Opredelitel' tipov lesa Evropeyskoy Rossii. Elektronnyy resurs [Identification guide to forest types of European Russia]. [Electronic resource]. Available at: http://old.cepl.rssi.ru/bio/forest/index.htm (accessed 13.01.2017) In Russian
14. Erdakov LN, Efimov VM, Galaktionov YuK, Sergeev VE. Kolichestvennaya otsenka vernosti mestoobitaniyu [Quantitative evaluation of habitat loyalty]. *Ekologiya*. 1978;3:105-107. In Russian
15. Shitikov VK, Rozenberg GS. Otsenka bioraznoobraziya: popytka formal'nogo obobshcheniya [Biodiversity assessment: an attempt at formal generalization]. In: *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii* (Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyy pamyati AI Bakanova [Quantitative methods of ecology and hydrobiology. Proceedings]. Rozenberg GS, editor. Tol'yatti: Samara Science Center RAN Publ.; 2005. pp. 91-129. In Russian
16. Kupriyanova IF, Sivkov AV. Soobshchestva melkikh mlekopitayushchikh [Communities of small mammals]. In: *Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika* (Severnaya tayga ETR, Arkhangel'skaya oblast'). Bioraznoobrazie i georaznoobrazie v karstovykh oblastyakh [Structure and dynamics of natural components of the Pinezhsky Reserve (Northern Taiga of the European part of Russia, Arkhangelsk Region). Biodiversity and geological diversity in karst areas]. *Puchnina AV, Goryachkin SV, Glotov MV, Rykov AM and Rykova SYu, editors*. Arkhangel'sk; 2000. pp. 168-178. In Russian
17. Bobretsov AV. Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh ravninnykh i gornykh landshaftov Severo-Vostoka evropeyskoy chasti Rossii [Population ecology of small mammals of plains and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2016. 381 p. In Russian
18. Holt RD. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*. 2003;5(2):159-178. WOS:000180916000001
19. Malyshev YuS, Prelovskiy VA. Spatial prediction in zoogeography: Problems, methodological foundations and information resources. *Geografiya i prirodnye resursy – Geography and Natural Resources*. 2010;3:125-132. In Russian
20. Ivanter EV, Makarov AM. Territorial'naya ekologiya zemleroek-burozubok (Insectivora, Sorex) [Territorial ecology of shrews (Insectivora, Sorex)]. Petrozavodsk: Petrozavodsk State University Publ.; 2001. 272 p. In Russian
21. Sergeev VE. Vektory divergentsii ekologicheskikh nish v soobshchestvakh burozubok gornoy taygi yuga Zapadnoy Sibiri [Vectors of the divergence of ecological niches in shrew communities in the mountain taiga in the south of Western Siberia]. In: *Biologiya nasekomoyadnykh mlekopitayushchikh* [Biology of insectivorous mammals. Proceedings of the III All-Russian Sci. Conf. on the Biology of Insectivorous Mammals (Novosibirsk, Russia, 15-20 September, 2007)]. Novosibirsk: CERIS; 2007. pp. 117-119. In Russian
22. Ivanter EV, Kurkhinen YuP, Moiseeva EA. *Sorex araneus* (L.) under the anthropogenic transformation of the eastern fennoscandia taiga forests. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta – Proceedings of Petrozavodsk State University.* 2014;8-2(145):7-12. In Russian
23. Zaitsev MV, Voyta LL, Sheftel BI. Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy. Nasekomoyadnye (Opredeliteli po faune Rossii, izdavaemye Zoologicheskim institutom RAN; Vypusk 1780 [THE MAMMALS of Russia and adjacent territories. LIPOTYPHLANS]. Saint-Petersburg: Nauka Publ.; 2014. 391 pp. In Russian

24. Churchfield S. The natural history of shrews. Ithica, New York: Comstock Publishing Associates; 1990. 178 p.
25. Mlekopitayushchie. Nasekomoyadnye, rukokrylye, zaytseobraznye, gryzuny (Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie. 2(1)) [Mammals. Insectivores, chiroptera, lagomorpha, rodents. Fauna of the European North-East of Russia. Mammals]. Saint-Petersburg: Nauka Publ.;1994. 280 p. In Russian
26. Eskelinen O, Sulkava P, Sulkava R. Population fluctuations of the wood lemming *Myopus schisticolor* in eastern and western Finland. *Acta Theriologica.* 2004;49(2):191-202. doi: 10.1007/BF03192520
27. Emelyanova LG, Leonova NB. Analysis of the regularities of spatial organization of plant and animal species ranges using the activity and abundunce indices. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Geografiya – Moscow University Herald. Geography*. 2016;1:53-60. In Russian
28. Shenbrot GI, Sokolov VE, Geptner VG, Koval'skaya YuM. Tushkanchikoobraznye. Mlekopitayushchie Rossii i sopredel'nykh regionov [Dipodoids. Mammals of Russia and adjacent regions]. Moscow: Nauka Publ.; 1995. 573 p. In Russian

Received 20 November 2017; Revised 26 January 2017;
Accepted 07 March, 2017; Published 25 March 2017

Author info:
Bobretsov Anatoliy V, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Pechora-Ilych Nature Reserve, 8 Laninoy Str., Yaksha 169436, Troitsko-Pechorsky District, Komi Republic, Russian Federation.
E-mail: avbobr@mail.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 122–143

УДК 598.233(571)
doi: 10.17223/19988591/37/7

В.В. Тарасов

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

Состояние красношейной поганки *Podiceps auritus* (Aves: Podicipediformes) в азиатской части России

Работа выполнена в рамках проекта УрО РАН № 15-12-4-28.

На основании собственных данных и анализа литературных источников проведена ревизия состояния красношейной поганки Podiceps auritus (L.) в азиатской части РФ. Общая численность гнездовой популяции этой территории составляет приблизительно 30–60 тыс. пар. Основная её часть (20–45 тыс. пар) сосредоточена в Западной Сибири, где вид местами ещё обычен, однако его численность здесь быстро снижается: за последние два–три десятилетия она сократилась втрое. Столь быстрые темпы снижения численности вида требуют включить его в Красную книгу РФ и начать осуществлять срочные меры по его охране.

Ключевые слова: *плотность гнездования; динамика численности; лимитирующие факторы; меры охраны.*

Введение

Международный союз охраны природы в 2015 г. присвоил красношейной поганке *Podiceps auritus* (L.) категорию VU (уязвимый вид) на основании быстрого снижения её численности в Северной Америке и Европе. Ранее этот вид много лет не вызывал беспокойства (находился в категории LC). Но в течение последних 30 лет мировое население красношейной поганки сократилось на 30%. В числе причин названы антропогенная деградация гнездовых местообитаний, в частности, вырубка деревьев вокруг лесных озёр, колебания уровня воды и выращивание радужной форели, конкурирующей с красношейной поганкой в питании за водных беспозвоночных. Кроме того, птицы гибнут в рыболовных сетях, уязвимы при разливах нефти на местах зимовок и для болезней. Мировая популяция вида оценивается в 239–583 тыс. особей [1], численность в Европе – в 6,4–9,2 тыс. пар, или 12,9–18,5 взрослой особи [2]. В Северной Америке численность каждые 10 лет снижается на 29,9%, за последние 40 лет она статистически значимо уменьшилась на 75,9%. Относительно небольшая европейская популяция сокращается со скоростью в 30% за 21,3 года (3 поколения).

В Евразии вид распространен от Скандинавии к востоку до бассейна Анадыря, Камчатки, Охотского побережья; к северу до устья Оби, в бассей-

не Енисея до 61-й параллели, в бассейне Лены до 64-й, до долины среднего Анадыря; к югу до южного Алтая, юго-восточного Забайкалья, бассейна Амура; на Сахалине [3]. Площадь гнездового ареала в азиатской части РФ составляет 6,6 млн км^2 (по: [1, 4]) – четверть площади мирового ареала. На протяжении XX в. в гнездовом ареале красношейной поганки в Европе произошли заметные изменения, вызванные в первую очередь эвтрофикацией озёр в результате деятельности человека [5]. В южных частях гнездового ареала численность её уменьшилась, а в северных – увеличилась. Так, до конца 1940-х гг. вид был обычен и даже многочислен на озёрах Барабинской лесостепи, где затем стал крайне редок [6]. На начало XXI в. численность в РФ оценивалась примерно в 55 тыс. особей [7].

Целью настоящей работы является анализ тренда численности популяций красношейной поганки и оценка их современного состояния в азиатских субъектах РФ.

Урал

На Южном Урале красношейная поганка была обычна в 1982–2006 гг. на озёрах лесостепи, реже встречалась на водоёмах горных и степных районов, общая численность вида оценивалась приблизительно в 4–5 тыс. гнездящихся пар [8]. Эти данные относятся почти целиком к Челябинской области, поскольку в соседних Оренбургской области и Республике Башкортостан вид крайне редок [9, 10]. В национальном парке «Башкирия» за период 1996–2003 гг. зарегистрирована единственная пролётная особь [11], довольно редко вид встречается в Восточно-Уральском заповеднике [12].

На северо-востоке Челябинской области красношейная поганка обычна в окрестностях оз. Маян, где на сильно заросших участках озёр образует небольшие разреженные колонии, нередко совместно с другими поганками, крачками, чайками. Часто гнёзда встречаются и вне колоний [13]. Южнее, в Еткульском районе, в 1970–1980-х гг. вид был обычен или даже многочислен [14], а в 2014 г. здесь лишь на оз. Большой Сарыкуль обнаружены несколько особей [15]. В среднем за последние годы, по данным автора [15–17], плотность вида на водоёмах лесостепной части области составила около 0,6 пары/км^2 (от 0,3 до 0,9), а общая численность в этой части – примерно 1,2 (0,6–1,8) тыс. гнездящихся пар. Таким образом, за 15–20 лет численность вида снизилась в три раза. В остальной части области (в горных и степных районах) сейчас обитает, по-видимому, не более 200 пар. Вместе с тем иногда встречаются и довольно крупные скопления птиц. Так, на небольшом оз. Чокарево в Увельском районе в июле 2015 г. наблюдали 300–400 взрослых поганок, многие из которых имели птенцов [18].

В более северных частях Урала вид встречается значительно реже. Точных данных по численности нет, но, как и для Южного Урала, имеются свидетельства её снижения, в частности, за 30-летний период наблюдений на

прудах у г. Верхнего Тагила [19]. На биостанции Уральского университета в окрестностях г. Екатеринбурга вид был обычен на лесных озёрах в конце 1970-х гг., в 2000 г. численность упала в 4 раза, а в 2001 г. он вообще не обнаружен [20].

Западная Сибирь

В середине XX в. численность красношейной поганки была выше в лесной зоне Западной Сибири, чем в степной и лесостепной [21]. В 1980-х гг. в южном Зауралье она была повсеместно обычным, местами многочисленным гнездящимся видом, её обилие в лесостепи было на порядок выше, чем на юге лесной зоны [22]; наиболее оптимальные условия для размножения складывались в северной лесостепи – её обилие здесь составляло 18–65 особей/км^2 (на мелких заросших озёрах до 300), в южной лесостепи – около 12 особей/км^2; в степной зоне была очень редка. Спустя 17 лет, в 2001 г., на тех же водоёмах в окрестностях г. Макушино Курганской области мы [23] нашли красношейную поганку гораздо более редкой (0,1 пары/км^2), а на следующий год вообще не обнаружили [24]. К 2015 г. плотность на водоёмах частично восстановилась до 3 пар/км^2 [25]. Значительное падение численности (вплоть до исчезновения) наблюдали в 2000-х гг. и во многих других районах области [26, 27], за исключением лишь пойменных водоёмов в долине Тобола. Нужно заметить, что гидрологический цикл в конце 1990-х – начале 2000-х гг. находился в фазе повышенной водности: в эти годы, возможно, происходило перераспределение гнездящихся птиц с крупных озёр на вновь образовавшиеся мелкие лесные водоёмы, где они были гораздо менее заметны. Наряду со скрытным образом жизни это могло отразиться на результатах учётов. Общая численность вида в Курганской области в 1980-х гг., на основании экстраполяции данных Т.К. и В.Н. Блиновых [22, 28], составляла порядка 19 тыс. гнездящихся пар, сейчас – около 6 тыс. пар (таблица).

В полосе подтаёжных лесов среднелетний запас в 2006–2011 гг. оценивался приблизительно в 8 (3–20) тыс. особей, что в 10 раз меньше, чем в 1967–1982 гг. [29]. В южной тайге в 1990–1994 гг. такой запас составлял 21 (9–48) тыс. особей; по крайней мере, в Приобье и Прииртышье он снизился с конца 1960-х гг. в 1,3 раза [30]. В северной тайге Западной Сибири красношейная поганка зарегистрирована только в долине Оби, где её среднелетнее обилие в 1973 г. составляло порядка 2 (1–4) тыс. особей [31]. Обычна на гнездовании по р. Куноват [32], в Двуобье [33–35]. Наиболее северное место гнездования вида – лесотундра южного Ямала [36, 37]. Современная численность на территории ЯНАО, по-видимому, составляет порядка 0,5–1 тыс. пар (см. таблицу). В ХМАО красношейная поганка обычна на небольших укромных водоёмах с развитой водной растительностью в поймах Оби, Иртыша и более мелких рек [38]. Здесь гнездятся не менее 3 тыс. пар. В Березовском районе по Оби – одна из многочисленных гнездящихся птиц

[39]. Обычна в Елизаровском заказнике [40], в окрестностях Нефтеюганска [41]. На междуречьях практически отсутствует. Редка в бассейне р. Большого Югана [42].

В Тюменской области в 1984–2005 гг. красношейная поганка была обычным гнездящимся видом поймы Тобола в Ярковском районе [43], в 1996 г. – также и на большинстве водоёмов в окрестностях г. Тюмени [44]. В 1982 г. населяла оз. Чертан у с. Озёрная в Ялуторовском районе с плотностью 7 особей/км^2 [45]. В Казанском районе (лесостепь) в сезон 2007 г. нами [46] зарегистрирована единственная пара, как и в Армизонском в 2012 г. [47].

В Омской области в конце XX в. эта поганка населяла пресные озёра лесостепной и, вероятно, степной зоны, на заросших озёрах была обычна [48]. В частности, была обычна в Омском районе [49], гнездилась на пойменных водоёмах Иртыша и заливных лугах с плотностью 4–8 особей/км^2 [50]. На водоёмах Омска в 1986–1988 гг. в среднем за лето её плотность составляла 7 особей/км^2, а в 2006–2007 гг. она не встречена [51].

Редкий вид Томской области, гнездится на озёрах со сплавинами на Средней Кети [52]. В июне – июле 2008 г. зарегистрирован в среднем течении р. Андарма (0,1 особи/км^2) в юго-восточной части Васюганского болота [53], гнездится также на притоках р. Томи [54]. Общая численность на Васюганском болоте, учитывая его огромные размеры (около 50 тыс. км^2), может составлять 2–3 тыс. пар.

В Новосибирской области красношейная поганка довольно редка, распространена на гнездовании в основном в лесостепной и лесной зонах: в Карасукском, Каргатском, Венгеровском, Усть-Тарском районах, в пойме Оби ниже Новосибирска [55]. В Барабинской низменности в первой половине XX в. была обычна [56–58], с конца 1940-х гг. отмечено резкое ухудшение состояния популяции [6], в 1971–1976 гг. была очень редка, единичные особи встречались лишь на пролёте в районе оз. Чаны [59], в 1982–1988 гг. здесь снова оказалась обычна [60], но затем встречи стали крайне редки [55]. Вместе с тем в отдельных местах на севере области в 2005–2012 гг. наблюдали заметный рост численности [61].

В Кемеровской области вид занимает небольшие водоёмы, пойменные протоки и старицы в равнинной части, изредка встречается на горных озёрах Кузнецкого Алатау [62], найден на гнездовании на Пугачевских озёрах южнее г. Кемерово, в пойме Томи в Крапивинском районе, на Шестаковских болотах на востоке Чебулинского района, озёрах Большой Берчикуль и Малый Берчикуль на севере Тисульского района [63]. В равнинной части области – малочисленный гнездящийся вид [64], на водохранилищах в 1984–1994 гг. был обычен [65].

В Алтайском крае красношейная поганка очень редка, гнездование установлено на некоторых озёрах в Угловском районе [66, 67], в Баевском – на оз. Травное, в Быстроистокском – на озёрах Малое Камышное, Хвощёвое, Большое Карасевое, в Соколовском заказнике и предполагается ещё в целом ряде мест [68].

Ориентировочная численность красношейной поганки в субъектах азиатской части РФ и сведения о включении её в региональные Красные книги
[Estimated numbers of the Horned Grebe in the regions of the Asian part of the Russian Federation and information about its inclusion in regional Red Data Books]

Субъект РФ [Subject of the Russian Federation]	Площадь гнездового ареала, тыс. км^2 [Breeding area, thousand km^2]	Численность, тыс. гнездовых пар [Number, thousands of breeding pairs]	Категория в региональной Красной книге [Category in the regional Red Data Book]
Челябинская область [Chelyabinsk region]	89	0,7–2	–
Свердловская область [Sverdlovsk region]	194	1–2	–
Курганская область [Kurgan region]	71	5–7	–
Ямало-Ненецкий АО [Yamal-Nenets autonomous Okrug]	50	0,5–1	–
Ханты-Мансийский АО [Khanty-Mansiysk autonomous Okrug]	310	3–8	–
Тюменская область [Tyumen region]	280	4–10	–
Омская область [Omsk region]	141	2–6	–
Томская область [Tomsk region]	230	2–4	–
Новосибирская область [Novosibirsk region]	178	1–3	3
Кемеровская область [Kemerovo region]	96	0,5–1	3
Алтайский край [Altay region]	168	0,5–2	3
Республика Алтай [Republic of Altay]	50	0,1–0,3	–
Республика Хакасия [Republic of Hakassia]	62	0,3–0,5	4
Красноярский край [Krasnoyarsk region]	320	2–3	4
Республика Тыва [Republic of Tyva]	169	0–1	–
Иркутская область [Irkutsk region]	690	2–6	–
Республика Бурятия [Republic of Buryatia]	351	1–2	–
Забайкальский край [Zabaykalskiy region]	432	0,1–0,3	–
Республика Саха (Якутия) [Republic of Sakha (Yakutia)]	900	0,2–0,5	3
Амурская область [Amur region]	362	0–0,1	2
Хабаровский край [Khabarovsk region]	700	0–0,1	3
Еврейская АО [Jewish Autonomous region]	36	0–0,1	–
Сахалинская область [Sakhalin region]	87	0,3–0,8	–

Окончание таблицы [Table (end)]

Субъект РФ [Subject of the Russian Federation]	Площадь гнездового ареала, тыс. км^2 [Breeding area, thousand km^2]	Численность, тыс. гнездовых пар [Number, thousands of breeding pairs]	Категория в региональной Красной книге [Category in the regional Red Data Book]
Магаданская область [Magadan region]	120	0,4–1	–
Камчатский край [Kamchatka region]	410	0,1–0,5	–
Чукотский АО [Chukotka Autonomous okrug]	100	0–0,1	–

В Республике Алтай в гнездовое время 2004 г. встречалась парами на небольших озёрах у подножия западной части хр. Сайлюгем, по долинам рек Калгуты и Аргамджи [69]. В Алтайском заповеднике в 1980–2000 гг. была обычна на лесных озёрах среднегорья, многочисленна на озёрах Джулукульской котловины [70].

В Хакасии численность гнездящейся группировки варьируется в пределах 0,68–1 тыс. особей, из них более 70% обитают в Усть-Абаканском, Таштыпском, Ширинском и Орджоникидзевском районах, остальные – в Аскизском, Бейском и Боградском. В 2005–2013 гг. численность вида уменьшилась, он исчез из большинства водоёмов степи и лесостепи [71].

Восточная Сибирь и Дальний Восток

Почти на всей территории Восточной Сибири и Дальнего Востока красношейная поганка редка, по-видимому, вследствие недостатка гнездовых местообитаний. На Енисее она распространена к северу до 61-й параллели [3], севернее до 1990-х гг. зарегистрированы три случайные встречи и одна в 1997 г. [72]. Численность вида в Красноярском крае не превышает 5–6 тыс. особей, из них более 65% населяют бассейн Ангары, среднего Чулыма и верхней Кети. Сравнительно обычен в Тоджинской котловине. Меньше этих поганок на лесных водоёмах ленточных боров правобережья Южно-Минусинской (15%), Канской (7%), Чулымо-Енисейской (5%) и западной части Назаровской (3%) котловин. На Подкаменной Тунгуске встречается фрагментарно. В последнее время происходит уменьшение обилия вида, особенно в южных и западных районах края, по-видимому, из-за беспокойства, вызванного освоением южно-таёжных и подтаёжных водоёмов [73]. В прошлом красношейная поганка была обыкновенна на гнездовании в западной части Минусинской котловины, где встречалась чаще, чем чомга [74], которая в региональную Красную книгу, в отличие от неё, не включена.

В Иркутской области красношейная поганка населяет преимущественно таёжные высокопродуктивные водоёмы. Она обычна в пойме р. Малая Анга, единичные особи и пары обнаружены на р. Киренга, в долинах рек

Чона и Мура, бассейнах рек Зима и Ия, устье р. Иркут; изредка гнездится на озёрах Байкало-Ленского заповедника, Тажеранской степи и Крестовской пади; возможно, также в лесостепи Верхнего Приангарья [75]. В истоках и верхнем течении Ангары с 1983 по 2009 г. её численность заметно увеличилась [76]. Регулярно гнездится на городских водоёмах Иркутска, низовьев Иркута [77].

В Бурятии красношейная поганка редка, распространена по всей территории бассейна оз. Байкал, гнездится в долине Верхней Ангары, где ещё в 1983 г. была местами массовым видом [78, 79], на оз. Арангатуй, в пойме Селенги и, возможно, в устье Верхней Ангары и дельте Селенги [80]. В июле 2010 г. встречен выводок на р. Большой Чивыркуй в Баргузинском районе [81]. По-видимому, численность в республике снижается: в 1974–1975 гг. десятки пар гнездились колониями и поодиночке на нескольких озёрах в верховьях Витима [82], а в июне 2008 г. здесь встречена лишь одна пара [83].

Редка в Читинском районе Забайкальского края, гнездится в окрестностях оз. Шакшинское [84].

В Якутии красношейная поганка – редкий вид с ограниченным ареалом, населяет только ее южную часть [85]. Спорадично гнездится на озёрах Вилюйского бассейна и в долине Лены от пос. Кангалассы до устья Вилюя [86–88], проникая, очевидно, из бассейна Енисея, на некоторых из них относительно обычна; известны залёты в бассейн среднего течения р. Колыма [89].

Сведений о гнездовании вида в Амурской, Еврейской областях, Хабаровском крае и на Чукотке почти нет. Так, в Амурской области они ограничены вековой давностью [90], когда красношейная поганка гнездилась в долине среднего течения Зеи и, возможно, Амура в Шимановском районе. На пролёте она отмечена на озёрах Зейско-Буреинской равнины [91] и Хинганского заповедника [92]. Вероятно, гнездового населения в области уже нет.

В Хабаровском крае красношейная поганка – редкий пролётный и, возможно, гнездящийся вид [93], отмечена в устье Уссури (Хабаровский район), пойме Амура в Нанайском районе, пойме Амгуни и на оз. Чукчагирское в районе им. Полины Осипенко, на реках Кур и Уда (Тугуро-Чумиканский район), оз. Болонь, побережье близ с. Аян (Аяно-Майский район), о-ве Большой Шантар и в заливе Чихачева [94].

На Сахалине эта поганка населяет его северную часть [95], где в целом редка [96]: гнездится в северо-восточной части на побережьях заливов Набильский, Пильтун, Чайво, в северо-западной – в устье р. Чёрная и на косе Кеми (залив Помрь), в северной – предположительно на озёрах в устье р. Большая (залив Байкал); обнаружена в Лунско-Набильском секторе [97]. В ряде заливов поселяется разреженными колониями [98], местами довольно обычна, в частности, в заливе Чайво, где на некоторых густо заросших травой озёрах образует поселения, насчитывающие до 40 пар [99].

В Магаданской области красношейная поганка гнездится на небольших сильно заросших лесотундровых озёрах равнинной части бассейна р. Кава,

где не является редкостью, численность относительно стабильна [100, 101]. В меньшем количестве гнездится на озёрах в пойме р. Чукча [102], на охотоморском побережье, в частности, в Малкачанской тундре [103] и, возможно, окрестностях Магадана [104, 105].

На Камчатке вид в целом малочислен [106], в мае на море наблюдаются стаи до двух десятков птиц, в период размножения более скрытен, чем серощёкая поганка. На севере Камчатки – малочисленный пролётный вид, факты гнездования не известны [107].

Заключение

Таким образом, общая численность гнездовой популяции красношейной поганки в азиатской части РФ сейчас составляет порядка 30–60 тыс. пар. Эта оценка примерно вдвое выше результата, полученного В.Г. Кривенко и В.Г. Виноградовым (2008), – 55 тыс. особей для всей территории РФ. Тем не менее анализ литературных источников и собственных данных подтверждает негативный тренд динамики численности вида в азиатской части РФ. Относительно высокая численность популяции (20–45 тыс. пар) сохраняется в Западной Сибири, где во многих местах вид ещё вполне обычен и даже многочислен, однако именно здесь, почти на всей её территории наиболее заметно сокращение численности вида: ещё 20–30 лет назад она была в три раза выше. В числе приоритетных мер охраны вида должно быть сохранение гнездовых местообитаний, в частности, запрет вырубки деревьев вокруг лесных озёр и ограничение разведения рыбы.

Литература

1. BirdLife International. *Podiceps auritus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. URL: http://www.iucnredlist.org/details/22696606/0 (дата обращения: 07.03.2017).
2. BirdLife International. Species factsheet: *Podiceps auritus* 2017. URL: http://datazone.birdlife.org/userfiles/file/Species/erlob/supplementarypdfs/22696606_podiceps_auritus.pdf (дата обращения: 07.03.2017).
3. *Степанян Л.С.* Конспект орнитологической фауны СССР. М. : Наука, 1990. 728 с.
4. *Рябцев В.К.* Птицы Сибири: справочник-определитель: в 2 т. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный учёный, 2014. Т. 1–2.
5. *Курочкин Е.Н.* Отряд Поганкообразные // Птицы СССР: История изучения. Гагары, Поганки, Трубконосые. М. : Наука, 1982. С. 333–351.
6. *Кошелев А.И.* Сезонные миграции поганок в районе озера Чаны (Западная Сибирь) // Миграции птиц в Азии. Новосибирск : Наука, 1977. С. 35–44.
7. *Кривенко В.Г., Виноградов В.Г.* Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М. : Наука, 2008. 588 с.
8. *Захаров В.Д.* Птицы Южного Урала (видовой состав, распространение, численность). Екатеринбург; Миасс : ИГЗ УрО РАН, 2006. 228 с.
9. *Давыгора А.В.* Орнитологическая фауна Оренбургской области. Оренбург : изд-во ОГПУ, 2000. 84 с.
10. *Валуев В.А., Валуев К.В.* К редким видам птиц Башкирии // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2003. Вып. 8. С. 73–74.

11. *Торгашов О.А.* Птицы национального парка «Башкирия» // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2003. Вып. 8. С. 213–241.
12. *Тарасов О.В.* Обзор орнитофауны Восточно-Уральского заповедника и сопредельных территорий // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2004. Вып. 9. С. 166–177.
13. *Кузьмич А.А., Попов С.В., Таушканов Е.А., Байнов А.А., Осипов М.А.* Орнитофауна озера Маян и его окрестностей // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2005. Вып. 10. С. 161–186.
14. *Редько П.С.* Птицы Еткульского района Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1998. Вып. 3. С. 141–148.
15. *Тарасов В.В., Гашек В.А., Звигинцев С.Е.* К фауне птиц южной лесостепи Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2014. Вып. 19. С. 142–153.
16. *Тарасов В.В., Поляков В.Е., Давыдов А.Ю.* К фауне птиц лесостепного северо-востока Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2006. Вып. 11. С. 205–218.
17. *Тарасов В.В., Грачёв С.В.* Птицы Октябрьского района Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. 2016. № 2. С. 191–204.
18. *Гашек В.А.* Новости орнитологического сезона 2015 года в лесостепи Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. 2015. № 2. С. 44–47.
19. *Пискунов А.Н.* Птицы Верхнего Тагила и его окрестностей // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1999. Вып. 4. С. 164–174.
20. *Коровин В.А.* Птицы биологической станции Уральского университета // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2001. Вып. 6. С. 92–118.
21. *Гынгазов А.М., Миловидов С.П.* Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск : изд-во Том. ун-та, 1977. 352 с.
22. *Блинова Т.К., Блинов В.Н.* Птицы Южного Зауралья: лесостепь и степь. Т. 1: Фаунистический обзор и охрана птиц. Новосибирск : Наука, 1997. 296 с.
23. *Тарасов В.В., Рябицев В.К., Грехов Р.Г., Ляхов А.Г.* К фауне птиц окрестностей Макушино // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2001. Вып. 6. С. 160–166.
24. *Тарасов В.В., Грехов Р.Г., Бологов И.О.* Дополнения к фауне птиц окрестностей Макушино // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2002. Вып. 7. С. 252–254.
25. *Тарасов В.В., Поляков В.Е.* Дополнения к фауне птиц Макушинского района (Курганская область) // Фауна Урала и Сибири. 2015. № 2. С. 218–230.
26. *Тарасов В.В.* К состоянию редких видов птиц Курганской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2011. Вып. 16. С. 110–139.
27. *Тарасов В.В.* Озеро Большой Маньясс: 12 лет спустя // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2012. Вып. 17. С. 155–164.
28. *Блинова Т.К., Блинов В.Н.* Птицы Южного Зауралья: лесостепь и степь. Т. 2: Территориальная неоднородность населения птиц и динамические процессы. Новосибирск : Наука. 1999. 288 с.
29. *Торопов К.В., Бочкарева Е.Н.* Птицы подтаёжных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2014. 394 с.
30. *Торопов К.В., Шор Е.Л.* Птицы южной тайги Западной Сибири: 25 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2012. 636 с.

31. *Вартапетов Л.Г.* Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1998. 387 с.
32. *Бахмутов В.А.* Орнитофауна бассейна р. Куноват // Труды ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. 1978. № 115. С. 64–70.
33. *Головатин М.Г., Пасхальный С.П., Замятин Д.О.* Летнее население птиц Двуобья в 2004–2005 годах // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2004. Вып. 9. С. 69–75.
34. *Локтионов Е.Ю., Пилипенко Д.В., Яковлев А.А.* Птицы приобской северной тайги // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2007. Вып. 12. С. 144–182.
35. *Головатин М.Г., Пасхальный С.П.* Птицы центральной части Двуобья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2008. Вып. 13. С. 26–30.
36. *Пасхальный С.П., Головатин М.Г.* Ландшафтно-зональная характеристика населения птиц полуострова Ямал. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2004. 79 с.
37. *Мечникова С.А., Кудрявцев Н.В., Лузан П.И.* Новые данные о распространении и динамике численности некоторых редких и малочисленных птиц на юге Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2005. Вып. 10. С. 209–212.
38. *Экология* Ханты-Мансийского автономного округа / ред. В.В. Плотников. Тюмень : СофтДизайн, 1997. 288 с.
39. *Венгеров М.П.* Половой и возрастной состав водоплавающих птиц нижней Оби // Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф. М. : МГУ, 1974. Ч. 2. С. 249–250.
40. *Стрельников Е.Г.* Состояние орнитофауны в Елизаровском заказнике летом 2001 года // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2002. Вып. 7. С. 244–251.
41. *Сульдин М.П.* Птицы окрестностей Нефтеюганска // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2003. Вып. 8. С. 176–193.
42. *Стрельников Е.Г., Стрельникова О.Г.* Краткие комментарии к распространению некоторых видов птиц в бассейне Большого Югана // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1998. Вып. 3. С. 173–180.
43. *Баянов Е.С.* Некоторые птицы Ярковского района Тюменской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2007. Вып. 12. С. 13–20.
44. *Граждан К.В.* Птицы Тюмени и Тюменского района // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1998. Вып. 3. С. 47–55.
45. *Юдкин В.А.* Птицы подтаёжных лесов Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 2002. 488 с.
46. *Тарасов В.В., Рябицев В.К., Примак И.В., Давыдов А.Ю.* Птицы Казанского района Тюменской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2007. Вып. 12. С. 238–258.
47. *Тарасов В.В., Примак И.В.* К состоянию неохраняемых редких видов птиц Тюменской области // Материалы ко второму изданию Красной книги Тюменской области. Тюмень : ТюменНИИгипрогаз, 2013. С. 125–144.
48. *Якименко В.В.* Материалы к распространению птиц в Омской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1998. Вып. 3. С. 192–221.
49. *Соловьёв С.А.* Орнитофауна города Омска и Омского района // Материалы к распространению птиц на Урале в Приуралье и Западной Сибири. 2001. Вып. 6. С. 147–153.
50. *Соловьёв С.А.* Птицы Омска и его окрестностей. Новосибирск : Наука, 2005. 296 с.

51. *Соловьёв С.А., Одинцева А.А., Колпакова Т.Ю., Одинцев О.А., Соловьёв Ф.С., Яковлев К.А.* Омск // Птицы городов России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 331–360.
52. *Москвитин С.С., Дубовик А.Д., Горд Б.Я.* Птицы долины р. Кеть // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск : Наука, 1977. С. 245–279.
53. *Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д.* Птицы юго-восточной части Васюганского болота (Томская область) // Вестник Томского университета. Биология. 2014. № 2 (26). С. 108–129.
54. *Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д.* Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) // Вестник Томского университета. Биология. 2015. № 4 (32). С. 91–106.
55. *Юрлов А.К.* Поганка красношейная *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Новосибирской области. Животные, растения и грибы. 2-е изд. / ред.: В.А. Юдкин, Д.Н. Шауло. Новосибирск : Арта, 2008. 111 с.
56. *Залесский И.М., Залесский П.М.* Птицы юго-западной Сибири (зоогеографический обзор с указаниями новых данных о распространении) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1931. Т. 40, вып. 3/4. С. 145–206.
57. *Рузский М.Д.* Зоодинамика Барабинской степи // Тр. Том. ун-та. 1946. Т. 97. С. 17–68.
58. *Янушевич А.И., Золотарёва О.С.* Водоплавающая дичь Барабы. Новосибирск : Крайиздат, 1947. 80 с.
59. *Юрлов К.Т., Чернышов В.М., Кошелев А.И., Сагитов Р.А., Тотунов В.М., Ходков Г.И., Юрлов А.К.* Новые и редкие птицы в районе озера Чаны (Западная Сибирь) // Миграции птиц в Азии. Новосибирск : Наука, 1977. С. 205–209.
60. *Балацкий Н.Н.* К авифауне озера Карачинского (Бараба) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1998. Вып. 3. С. 5–11.
61. *Жуков В.С.* Змееяд *Circaetus gallicus*, могильник *Aquila heliaca* и другие редкие птицы на севере Новосибирской области // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21, экспресс-вып. 792. С. 2149–2161.
62. *Васильченко А.А.* К орнитофауне северо-востока Кемеровской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2005. Вып. 10. С. 55–103.
63. *Гагина Т.Н., Скалон Н.В., Ильяшенко В. Б.* Поганка красношейная, или рогатая // Красная книга Кемеровской области: Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / ред. Н.В. Скалон. Кемерово : Азия принт, 2012. С. 94–96.
64. *Белянкин А.Ф.* Птицы равнинной части Кемеровской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1999. Вып. 4. С. 14–43.
65. *Головина Н.М.* Гнездящаяся авифауна водохранилищ Кемеровской области (Неворобьиные) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2006. Вып. 11. С. 51–57.
66. *Котлов А.А., Гармс О.Я.* Список птиц Угловского района Алтайского края // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2007. Вып. 12. С. 124–137.
67. *Котлов А.А.* К распространению редких птиц на юго-западе Кулунды // Алтайский зоологический журнал. 2015. Вып. 9. С. 69–71.
68. *Петров В.Ю., Вотинов А.Г.* Красношейная поганка – *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / ред.: Н. Л. Ирисова, Е. В. Шапетько. Т. 2. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2016. С. 114–115.
69. *Грибков А.В., Гармс О.Я., Рябицев В.К., Рябицев А.В.* К фауне птиц хребта Сайлюгем и его окрестностей (Юго-Восточный Алтай) // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19, экспресс-вып. 593. С. 1515–1561.

70. *Митрофанов О.Б.* Некоторые особенности распределения водоплавающих на территории Алтайского заповедника // Проблемы изучения и охраны гусеобразных птиц Восточной Европы и Северной Азии : тез. докл. I совещ. рабочей группы по гусям и лебедям. М., 2001. С. 88–89.
71. *Савченко А.П., Емельянов В.И.* Красношейная поганка // Красная книга Республики Хакасия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / ред. А.П. Савченко. Красноярск; Абакан : Наука, 2014. С. 93–94.
72. *Бурский О.В., Пагенкопф К., Ворстмайер В.* Птицы Среднего Енисея: аннотированный список видов // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2003. Вып. 13. С. 48–71.
73. *Савченко А.П., Емельянов В.И.* Красношейная поганка // Красная книга Красноярского края. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. 3-е изд. / ред. А.П. Савченко. Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 2012. С. 51.
74. *Рогачёва Э.В.* Птицы Средней Сибири. М. : Наука, 1988. 309 с.
75. *Попов В.В.* Птицы Иркутской области: видовой состав, распространение и характер пребывания. Гагарообразные – журавлеобразные // Байкальский зоологический журнал. 2012. № 1 (9). С. 36–62.
76. *Мельников Ю.И.* Ключевая орнитологическая территория международного значения: Исток и верхнее течение р. Ангары // Байкальский зоологический журнал. 2010. № 1 (4). С. 41–46.
77. *Сонина М.В.* Эколого-фаунистический обзор гнездящихся птиц города Иркутска // Байкальский зоологический журнал. 2009. № 3. С. 84–87.
78. *Мельников Ю.И., Таничев А.И., Жаров В.А.* Поганки среднего течения Верхней Ангары // Русский орнитологический журнал. 1997. Т. 6, экспресс-вып. 30. С. 18–20.
79. *Подковыров В.А.* Очерк по биологии гагар и поганок юга Восточной Сибири // Орнитологические исследования в России / ред. Ц.З. Доржиев. Улан-Удэ : Изд-во Бурят. ун-та, 2000. Вып. 2. С. 120–147.
80. *Государственный* кадастр объектов животного мира в пределах Республики Бурятия. URL: http://www.minpriroda-rb.ru/redbook/kadastr-obektov-zhivotnogo-mira.php?ELEMENT_ID=34265 (дата обращения: 07.03.2017).
81. *Вержуцкий Д.Б.* Интересные встречи птиц в Республике Бурятия // Байкальский зоологический журнал. 2014. № 2 (15). С. 59–62.
82. *Шкатулова А.П.* Материалы по орнитофауне Бурятской АССР // Орнитология. 1979. Вып. 14. С. 97–107.
83. *Попов В.В., Ананин А.А.* Заметки по орнитофауне Еравнинских озёр и их окрестностей (Бурятия). Неворобьиные // Байкальский зоологический журнал. 2009. № 2. С. 71–79.
84. *Миронова В.Е., Перетолчина Т.А.* Летняя орнитофауна системы Ивано-Арахлейских озёр // Учён. зап. Забайкал. ун-та. Сер.: Естественные науки. 2010. Вып. 1. С. 147–151.
85. *Воробьёв К.А.* Птицы Якутии. М. : изд-во АН СССР, 1963. 336 с.
86. *Маак Р.К.* Вилюйскій округъ Якутской Области. СПб. : Тип. и хромолит. А. Траншеля, 1886. Ч. 2. 368 с.
87. *Андреев Б.Н.* Птицы Вилюйского бассейна. Якутск : Якут. кн. изд-во, 1987. 192 с.
88. *Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И.* Анализ фауны и классификация населения птиц долины средней Лены // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, № 1. С. 77–86.
89. *Красная* книга Республики Саха (Якутия). Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных (насекомые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие) / ред. В.Г. Алексеев. Якутск, 2003. 208 с.
90. *Stegmann B.K.* Die Vogel des Dauro-mandschurischen Uebergangsgebietes // J. fur Ornithologie. 1930. Jg. 78, heft 4. P. 389–471.
91. *Дугинцов В.А., Панькин Н.С.* Список птиц Верхнего и Среднего Приамурья в административных границах Амурской области // Проблемы экологии верхнего Приамурья : сб. науч. тр. Благовещенск, 1993. С. 120–140.

92. *Антонов А.И., Парилов М.П.* К оценке современного статуса охраняемых видов птиц на востоке Амурской области // Амурский зоологический журнал. 2009. Т. 1, № 3. С. 270–274.
93. *Бабенко В.Г.* Птицы Нижнего Приамурья. М. : Прометей, 2000. 724 с.
94. *Росляков А.Г.* Красношейная поганка // Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных / ред. В.И. Ишаев. Хабаровск : Приамурские ведомости, 2008. С. 417–418.
95. *Нечаев В.А.* Красношейная поганка // Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / ред. О.Н. Кожемяко. Благовещенск : Изд-во Благовещ. пед. ун-та, 2009. 52 с.
96. *Тиунов И.М., Блохин А.Ю.* Редкие и малочисленные виды птиц Северного Сахалина (новые встречи) // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21, экспресс-вып. 827. С. 3192–3198.
97. *Глущенко Ю.Н., Кальницкая И.Н., Коробов Д.В.* Птицы Лунско-Набильского сектора Северо-Восточного Сахалина. Сообщение 1: Фоновое население // Амурский зоологический журнал. 2012. Т. IV, № 1. С. 83–96.
98. *Блиновская Я.Ю., Бочарников В.Н.* Птицы в экосистемах морского побережья как индикатор чувствительности прибрежно-морской зоны к нефтяному загрязнению // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2008. № 2. С. 35–39.
99. *Сурмач Н., Вальчук О.* Птицы Сахалина. Владивосток : Апельсин, 2010. 156 с.
100. *Андреев А.В., Кречмар А.В., Утехина И.Г.* Птицы // Растительный и животный мир заповедника «Магаданский». Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. С. 129–155.
101. *Кречмар А.В.* Гагары Gaviiformes и поганки Podicipitiformes кавинской равнинной лесотундры (северное Приохотье) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 1. С. 60–68.
102. *Кавинская* равнина и озеро Чукча. URL: http://www.fesk.ru/wetlands/277.html (дата обращения: 07.03.2017).
103. *Андреев А.В.* Природные условия участков заповедника // Растительный и животный мир заповедника «Магаданский». Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. С. 6–46.
104. *Дорогой И.В.* Водоплавающие и другие околоводные птицы окрестностей Ольской лагуны // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2008. № 4. С. 45−62.
105. *Дорогой И.В.* Авифаунистические находки на юге Магаданской области // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 4. С. 37−44.
106. *Камчатка*: справочник туриста / ред. В.И. Кириллов и др. Петропавловск-Камчатский : Дальневост. кн. изд-во, 1994. 228 с.
107. *Завгарова Ю.Р., Герасимов Ю.Н., Сыроечковский Е.Е., Лаппо Е.Г., Хелквист А., Пальмер Ф., Бухалова Р.В.* Птицы окрестностей посёлка Ильпырского (крайний юго-запад Корякского нагорья) // Биология и охрана птиц Камчатки. 2014. Вып. 10. С. 3–32.

Поступила в редакцию 28.02.2017 г.; повторно 06.03.2017 г.;
принята 07.03.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Сведения об авторе:
Тарасов Владимир Васильевич – канд. биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории экологии птиц и наземных беспозвоночных Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).
E-mail: grouse@bk.ru

Tarasov VV. The current status of Asian populations of the Horned Grebe *Podiceps auritus* (Aves: Podicipediformes) in Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;37:122-143. doi: 10.17223/19988591/37/7 In Russian, English summary

Vladimir V. Tarasov

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

The current status of Asian populations of the Horned Grebe *Podiceps auritus* (Aves: Podicipediformes) in Russia

The author presents the results of analysis of the current status of Asian populations of Horned Grebes *Podiceps auritus* (L.) based on his own studies and the published data. This work is part of the preparation of the next edition of the Red Data Book of the Russian Federation. The state of the world Horned Grebe population had not caused concern for many years, but in 2015, the Horned Grebe was included in the IUCN Red List of Threatened Species and assigned the VU (Vulnerable Species) category because of a rapid decline in the species' numbers in North America and Europe.

Despite the voluminous published data on the Horned Grebe, precise information on the species' population dynamics in some regions of the Russian Federation is very scarce. A few publications feature estimated numbers achieved by extrapolation of the species' density data, but usually the authors would just give grade definitions like "common", "numerous" or "rare". Therefore, our quantitative estimation of the Horned Grebe breeding population in the Asian part of Russia is quite rough: 30-60 thousand pairs. The species' breeding area in that territory is about 6.6 million km² or 25% of its world range area. Presuming that the species breeds with the same average density (5-9 pairs / thousand km²) in the rest of its range as in the Asian part of Russia, we may estimate the world Horned Grebe population at the same numbers as in the IUCN Red List of Threatened Species (Version 2016-3) (239-583 thousand individuals).

The largest species' resources are located in the Trans-Urals and the western part of Western Siberia (Kurgan, Tyumen, Omsk regions and the Khanty-Mansiysk autonomous okrug). Eastward of that territory the abundance of the Horned Grebe reduces significantly. The few data on the species' population dynamics in the Trans-Urals and the western part of Western Siberia show that the population in that area decreased by 70% over the last two or three decades. Those regions are now breeding grounds for more than a half of the Asian population of the Horned Grebe in Russia (16-36 thousand pairs). The average species' density there is 14-36 pairs / thousand km². As for the vast territory of Eastern Siberia and the Far East featuring mostly mountainous landscape, the Horned Grebe is very rare there (probably due to insufficiency of breeding habitats) and nests with a much lower density (1-3 pairs / thousand km²) while its total numbers in that area are 7-15 thousand pairs. Some breeding areas of the species observed for a relatively long period of time also show a negative trend in the population abundance. All these data provide sufficient grounds for governmental protection of the species and its inclusion in the Red Data Book of the Russian Federation. However, it is necessary to point out the widespread decrease in the species' numbers even in areas with no anthropogenic activity which shows that the reasons behind the abundance reduction are global and have not only been anthropologically induced. Possibly, there are other factors affecting the species' migrations and wintering. Priority measures for the species protection are conservation of breeding habitats, particularly restriction of forest felling and fish farming around forest lakes.

The article contains 1 Table, 107 References.

Key words: nesting density; population dynamics; limiting factors; protective measures.

Fundings: The study was financed by the project of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (No 15-12-4-28).

References

1. BirdLife International. *Podiceps auritus*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2016 [Electronic resource]. Available at: http://www.iucnredlist.org/details/22696606/0 (accessed 07.03.2017)
2. BirdLife International. Species factsheet: *Podiceps auritus*. 2017 [Electronic resource]. Available at: http://datazone.birdlife.org/userfiles/file/Species/erlob/supplementarypdfs/22696606_podiceps_auritus.pdf (accessed 07.03.2017)
3. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny SSSR [Summary of the avifauna of the USSR]. Moscow: Nauka Publ.; 1990. 728 p. In Russian
4. Ryabitsev VK. Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel' [The birds of Siberia: an Identification Guide]. Vol. 1-2. Moscow; Yekaterinburg: Kabinetnyy uchenyy Publ.; 2014. 890 p. In Russian
5. Kurochkin EN. Otryad Pogankoobraznye [The Podicipediformes]. In: *Ptitsy SSSR: Istoriya izucheniya. Gagary, Poganki, Trubkonosye* [The birds of the USSR: History of studies. Loons, Grebes, Tube-nosed birds]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. pp. 333-351. In Russian
6. Koshelev AI. Sezonnye migratsii poganok v rayone ozera Chany (Zapadnaya Sibir') [Seasonal Grebe migrations in the area of Chany Lake (Western Siberia)]. In: *Migratsii ptits v Azii* [Bird migrations in Asia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. pp. 35-44. In Russian
7. Krivenko VG, Vinogradov VG. Ptitsy vodnoy sredy i ritmy klimata Severnoy Evrazii [The aquatic birds and climatic rhythms of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka Publ.; 2008. 588 p. In Russian
8. Zakharov VD. Ptitsy Yuzhnogo Urala (vidovoy sostav, rasprostranenie, chislennost') [Birds of the Southern Urals (species composition, distribution, abundance)]. Yekaterinburg; Miass: Ilmen State Nature Reserve of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2006. 228 p. In Russian
9. Davygora AV. Ornitologicheskaya fauna Orenburgskoy oblasti [The avifauna of Orenburg region]. Orenburg: Orenburg State Pedagogical University Publ.; 2000. 84 p. In Russian
10. Valuev VA, Valuev KV. K redkim vidam ptits Bashkirii [On the rare bird species of Bashkiriya]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2003;8:73-74. In Russian
11. Torgashov OA. Ptitsy natsional'nogo parka "Bashkiriya" [The birds of the National Park "Bashkiriya"]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2003;8:213-241. In Russian
12. Tarasov OV. Obzor ornitofauny Vostochno-Ural'skogo zapovednika i sopredel'nyh territoriy [Survey of the avifauna of the Eastern Ural Nature Reserve and the adjacent territories]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2004;9:166-177. In Russian
13. Kuz'mich AA, Popov SV, Taushkanov EA, Baynov AA, Osipov MA. Ornitofauna ozera Mayan i ego okrestnostey [The avifauna of Mayan Lake and its vicinity]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2005;10:161-186. In Russian

14. Red'ko PS. Ptitsy Etkul'skogo rayona Chelyabinskoy oblasti [The birds of the Etkul district of Chelyabinsk region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 1998;3:141-148. In Russian
15. Tarasov VV, Gashek VA, Zvigintsev SE. On the avifauna of the southern forest steppe of Chelyabinsk region. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia.* 2014;19:142-153. In Russian
16. Tarasov VV, Polyakov VE, Davydov AYu. K faune ptits lesostepnogo severo-vostoka Chelyabinskoy oblasti [On the avifauna of the forest steppe northeast of Chelyabinsk region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2006;11:205-218. In Russian
17. Tarasov VV, Grachev SV. Birds of the Oktyabrskoe district of Chelyabinsk region. *Fauna Urala i Sibiri* [Fauna of the Urals and Siberia]. 2016;2:191-204. In Russian, English summary
18. Gashek VA. News of the 2015 ornithological season from the forest steppe of the Chelyabinsk region. *Fauna Urala i Sibiri* [Fauna of the Urals and Siberia]. 2015;2:44-47. In Russian, English summary
19. Piskunov AN. Ptitsy Verhnego Tagila i ego okrestnostey [The birds of Verhniy Tagil and its surroundings]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 1999;4:164-174. In Russian
20. Korovin VA. Ptitsy biologicheskoy stantsii Ural'skogo universiteta [The birds of the Ural University Biological Station]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2001;6: 92-118. In Russian
21. Gyngazov AM, Milovidov SP. Ornitofauna Zapadno-Sibirskoy ravniny [The avifauna of the West Siberian Plain]. Tomsk: Tomsk University Publ.; 1977. 352 p. In Russian
22. Blinova TK, Blinov VN. Ptitsy Yuzhnogo Zaural'ya: lesostep' i step'. T. 1. Faunisticheskiy obzor i ohrana ptits [The birds of the Southern Trans-Urals: Forest steppe and steppe. Vol. 1. Faunistic survey and protection of the birds]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1997. 296 p. In Russian
23. Tarasov VV, Ryabitsev VK, Grehov RG, Lyahov AG. K faune ptits okrestnostey Makushino [On the avifauna of Makushino village surroundings]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2001;6:160-166. In Russian
24. Tarasov VV, Grehov RG, Bologov IO. Dopolneniya k faune ptits okrestnostey Makushino [Additions to the avifauna of Makushino village surroundings]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2002;7:252-254. In Russian
25. Tarasov VV, Polyakov VE. Additions to the bird fauna of Makushino district (Kurgan region). *Fauna Urala i Sibiri* [Fauna of the Urals and Siberia]. 2015;2:218-230. In Russian, English summary
26. Tarasov VV. K sostoyaniyu redkih vidov ptits Kurganskoy oblasti [On the state of the rare bird species in Kurgan region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2011;16:110-139. In Russian
27. Tarasov VV. Ozero Bol'shoy Man'yass: 12 let spustya [Bolshoy Manyass Lake: 12 years later]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2012;17:155-164. In Russian

28. Blinova TK, Blinov VN. Ptitsy Yuzhnogo Zaural'ya: lesostep' i step'. T. 2. Territorial'naya neodnorodnost' naseleniya ptits i dinamicheskie protsessy [The birds of the Southern Trans-Urals: forest steppe and steppe. Vol. 2. The territorial heterogeneity of the bird population and dynamic processes]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1999. 288 p. In Russian
29. Toropov KV, Bochkareva EN. Ptitsy podtaezhnyh lesov Zapadnoy Sibiri: 30-40 let spustya [The birds of the subtaiga forests of Western Siberia: 30-40 years later]. Novosibirsk: Nauka-Tsentr Publ.; 2014. 394 p. In Russian
30. Toropov KV, Shor EL. Ptitsy yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri: 25 let spustya [The birds of the southern taiga of Western Siberia: 25 years later]. Novosibirsk: Nauka-Tsentr Publ.; 2012. 636 p. In Russian
31. Vartapetov LG. Ptitsy severnoy taygi Zapadno-Sibirskoy ravniny [The birds of the northern taiga of the West Siberian Plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1998. 387 p. In Russian
32. Bahmutov VA. Ornitofauna basseyna r. Kunovat [The avifauna of the Kunovat River basin]. *Trudy Instituta ekologii rasteniy i zhivotnyh Uralskogo nauchnogo tsentra Akademii nauk SSSR* [Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Scientific Centre of the USSR Academy of Sciences]. 1978;115:64-70. In Russian
33. Golovatin MG, Pashal'nyy SP, Zamyatin DO. Letnee naselenie ptits Dvuob'ya v 2004-2005 godah [The summer bird population of Dvuobye in 2004-2005]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2004;9:69-75. In Russian
34. Loktionov EYu, Pilipenko DV, Yakovlev AA. Ptitsy priobskoy severnoy taygi [The birds of the northern taiga of the Ob River area]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2007;12:144-182. In Russian
35. Golovatin MG, Pashal'nyy SP. Ptitsy tsentral'noy chasti Dvuob'ya [The birds of the central part of Dvuobye]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2008;13:26-30. In Russian
36. Pashal'nyy SP, Golovatin MG. Landshaftno-zonal'naya harakteristika naseleniya ptits poluostrova Yamal [The landscape-and-zone characteristics of the bird population of the Yamal Peninsula]. Yekaterinburg: Ural University Publ.; 2004. 79 p. In Russian
37. Mechnikova SA, Kudryavtsev NV, Luzan PI. Novye dannye o rasprostranenii i dinamike chislennosti nekotoryh redkih i malochislennyh ptits na yuge Yamala [New data on the distribution and population dynamics of some rare and scanty bird species in the south of Yamal]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2005;10;209-212. In Russian
38. Ekologiya Hanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga [The ecology of the Hanty-Mansiysk autonomous district]. Plotnikov VV, editor. Tyumen: SoftDizayn Publ.; 1997. 288 p. In Russian
39. Vengerov MP. Polovoy i vozrastnoy sostav vodoplavayushchih ptits nizhney Obi [The gender and age composition of the water birds of the Lower Ob River]. In: *Materialy VI Vsesoyuznoy ornitologicheskoy konferentsii. Ch. 2* [Proc. of the VI All-Union Ornithological Conf. Pt. 2]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1974. pp. 249-250. In Russian
40. Strel'nikov EG. Sostoyanie ornitofauny v Elizarovskom zakaznike letom 2001 goda [The state of the avifauna in the Elizarovskiy Wildlife Reserve in the 2001 summer]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2002;7:244-251. In Russian

41. Sul'din MP. Ptitsy okrestnostey Nefteyuganska [Birds of Nefteyugansk surroundings]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2003;8:176-193. In Russian
42. Strel'nikov EG, Strel'nikova OG. Kratkie kommentarii k rasprostraneniyu nekotoryh vidov ptits v basseyne Bol'shogo Yugana [Short comments on the distribution of some bird species in the Bolshoy Yugan River basin]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia.* 1998;3:173-180. In Russian
43. Bayanov ES. Nekotorye ptitsy Yarkovskogo rayona Tyumenskoy oblasti [Some birds of the Yarkovo district of Tyumen region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2007;12:13-20. In Russian
44. Grazhdan KV. Ptitsy Tyumeni i Tyumenskogo rayona [Birds of Tyumen and Tyumen district]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 1998;3:47-55. In Russian
45. Yudkin VA. Ptitsy podtaezhnyh lesov Zapadnoy Sibiri [The birds of the subtaiga forest of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2002. 488 p. In Russian
46. Tarasov VV, Ryabitsev VK, Primak IV, Davydov AYu. Ptitsy Kazanskogo rayona Tyumenskoy oblasti [The birds of Kazanskoe district of Tyumen region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2007;12:238-258. In Russian
47. Tarasov VV, Primak IV. K sostoyaniyu neohranyaemyh redkih vidov ptits Tyumenskoy oblasti [On the state of unprotected rare bird species of Tyumen region]. In: *Materialy ko vtoromu izdaniyu Krasnoy knigi Tyumenskoy oblasti* [Materials for the second edition of the Red Data Book of Tyumen region]. Tyumen: TyumenNIIgiprogaz Publ.; 2013. pp. 125-144. In Russian
48. Yakimenko VV. Materialy k rasprostraneniyu ptits v Omskoy oblasti [Materials on the bird distribution in Omsk region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 1998;3:192-221. In Russian
49. Solov'ev SA. Ornitofauna goroda Omska i Omskogo rayona [The avifauna of Omsk city and Omsk district]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia.* 2001;6:147-153. In Russian
50. Solov'ev SA. Ptitsy Omska i ego okrestnostey [The birds of Omsk and its surroundings]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 296 p. In Russian
51. Solov'ev SA, Odintseva AA, Kolpakova TYu, Odintsev OA, Solov'ev FS, Yakovlev KA. Omsk [Omsk]. In: *Ptitsy gorodov Rossii* [The birds of Russian cities]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnyh izdaniy KMK Publ.; 2012. pp. 331-360. In Russian
52. Moskvitin SS, Dubovik AD, Gord BYa. Ptitsy doliny r. Ket' [The birds of the Ket River valley]. In: *Fauna i sistematika pozvonochnyh Sibiri* [The fauna and taxonomy of the Siberian vertebrates]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. pp. 245-279. In Russian
53. Milovidov SP, Nehoroshev OG, Kuranov BD. Ornithocomplex of the South-Eastern part of the Vasyugan swamp (Tomsk Oblast, Russia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2014;2(26):108-129. In Russian
54. Milovidov SP, Nehoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of the Tom River tributaries (Tomsk oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk*

State University Journal of Biology. 2015;4(32):91-106. doi: 10.17223/19988591/32/5 In Russian
55. Yurlov AK. Poganka krasnosheynaya *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758) [The Horned Grebe *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758)]. In: *Krasnaya kniga Novosibirskoy oblasti. Zhivotnye, rasteniya i griby* [The Red Data Book of Novosibirsk region. Animals, plants, and fungi]. 2nd ed. Yudkin VA, Shaulo DN, editors. Novosibirsk: Arta Publ.; 2008. 111 p. In Russian
56. Zalesskiy IM, Zalesskiy PM. Ptitsy yugo-zapadnoy Sibiri (zoogeograficheskiy obzor s ukazaniyami novyh dannyh o rasprostranenii) [The birds of the southwest of Siberia (a zoogeographical survey with new data on the distribution]. *Byulleten' MOIP. Otdelenie biologii – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1931;40(3/4):145-206. In Russian
57. Ruzskiy MD. Zoodinamika Barabinskoy stepi [The zoodynamics of the Barabinskaya steppe]. *Trudy Tomskogo universiteta* [Proceedings of Tomsk University]. 1946;97:17-68. In Russian
58. Yanushevich AI, Zolotareva OS. Vodoplavayushchaya dich' Baraby [The waterfowl of Baraba]. Novosibirsk: Krayizdat Publ.; 1947. 80 p.
59. Yurlov KT, Chernyshov VM, Koshelev AI, Sagitov RA, Totunov VM, Hodkov GI, Yurlov AK. Novye i redkie ptitsy v rayone ozera Chany (Zapadnaya Sibir') [New and rare birds in the Chany Lake area (Western Siberia)]. In: *Migratsii ptits v Azii* [Bird migrations in Asia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1977. pp. 205-209. In Russian
60. Balatskiy NN. K avifaune ozera Karachinskogo (Baraba) [On the avifauna of Karachinskoe Lake (Baraba)]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia.* 1998;3:5-11. In Russian
61. Zhukov VS. The short-toed *Circaetus gallicus* and imperial *Aquila heliaca* eagles and other rare birds in the north of Novosibirsk Oblast. *Russkiy Ornitologicheskiy Zhurnal*. 2012;21(792):2149-2161. In Russian
62. Vasil'chenko AA. K ornitofaune severo-vostoka Kemerovskoy oblasti [On the avifauna of Kemerovo region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2005;10:55-103. In Russian
63. Gagina TN, Skalon NV, Il'yashenko VB. Poganka krasnosheynaya, ili rogataya [The Horned Grebe]. In: *Krasnaya kniga Kemerovskoy oblasti: T. 2. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh* [The Red Data Book of Kemerovo region: Vol. 2. Rare and endangered animal species]. Skalon NV, editor. Kemerovo: Aziya print Publ.; 2012. pp. 94-96. In Russian
64. Belyankin AF. Ptitsy ravninnoy chasti Kemerovskoy oblasti (The birds of the plain part of Kemerovo region). *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 1999;4:14-43. In Russian
65. Golovina NM. Gnezdyashchayasya avifauna vodohranilishch Kemerovskoy oblasti (Nevorob'inye) [The breeding bird fauna of water storage reservoirs of Kemerovo region (Non-passerines)]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2006;11:51-57. In Russian
66. Kotlov AA, Garms OYa. Spisok ptits Uglovskogo rayona Altayskogo kraya [A checklist of the birds of the Uglovskoe district of Altay region]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia.* 2007;12:124-137. In Russian
67. Kotlov AA. K rasprostraneniyu redkih ptits na yugo-zapade Kulundy [On rare bird distribution in the southwestern surroundings of Kulunda]. *Altayskiy Zoologicheskiy Zhurnal*. 2015;9:69-71. In Russian

68. Petrov VYu, Votinov AG. Krasnosheynaya poganka – *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758) [The Horned Grebe – *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758)]. In: *Krasnaya kniga Altayskogo kraya. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh. T. 2* [The Red Data Book of Altay region. The rare and endangered animal species. Vol. 2]. Irisova NL, Shapet'ko EV, editors. Barnaul: Altay University Publ.; 2016. pp. 114-115. In Russian
69. Gribkov AV, Garms OYa, Ryabitsev VK, Ryabitsev AV. To avifauna of Sailugem mountain range and adjacent territories (South-Eastern Altai). *Russkiy Ornitologicheskiy Zhurnal*. 2010;19(593):1515-1561. In Russian
70. Mitrofanov OB. Nekotorye osobennosti raspredeleniya vodoplavayushchih na territorii Altayskogo zapovednika [Some characteristics of water bird distribution in the territory of the Altay Nature Reserve]. In: *Problemy izucheniya i ohrany guseobraznyh ptits Vostochnoy Evropy i Severnoy Azii.* Tezisy dokladov I soveshchaniya rabochey gruppy po gusyam i lebedyam [Issues of the study and protection of the Anseriformes of Eastern Europe and Northern Asia. Abstr. of the reports of the I meeting of the Working Group on Geese and Swans (Moscow, Russia, 25-27 January, 2001]. Moscow. 2001. pp. 88-89. In Russian
71. Savchenko AP, Emel'yanov VI. Krasnosheynaya poganka [The Horned Grebe]. In: *Krasnaya kniga Respubliki Hakasiya: Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh* [The Red Data Book of the Republic of Hakassia: Rare and endangered animal species]. Savchenko AP, editor. Krasnoyarsk; Abakan: Nauka Publ.; 2014. pp. 93-94. In Russian
72. Burskiy OV, Pagenkopf K, Vorstmayer V. Ptitsy Srednego Eniseya: annotirovannyy spisok vidov [The birds of the Middle Enisey: an annotated species list]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri – Materials on the bird distributions in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 2003;13:48-71. In Russian
73. Savchenko AP, Emel'yanov VI. Krasnosheynaya poganka [The Horned Grebe]. In: *Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraya. T. 1. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh* [The Red Data Book of Krasnoyarsk region. Vol. 1. Rare and endangered animal species]. Savchenko AP, editor. 3rd ed. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk University Publ.; 2012. p. 51. In Russian
74. Rogacheva EV. Ptitsy Sredney Sibiri [The birds of Central Siberia]. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 309 p. In Russian
75. Popov VV. Birds of Irkutsk region: species compound, spread and host way. Loon–Crane. *Baykal'skiy Zoologicheskiy Zhurnal – Baikal Zoological Magazine*. 2012;1(9):36-62. In Russian
76. Mel'nikov YuI. Key ornithological territory of the international value: the source and upper stream of Angara river. *Baykal'skiy Zoologicheskiy Zhurnal – Baikal Zoological Magazine*. 2010;1(4):41-46. In Russian
77. Sonina MV. The ecological-faunistic review of nesting birds of Irkutsk city. *Baykal'skiy Zoologicheskiy Zhurnal – Baikal Zoological Magazine*. 2009;3:84-87. In Russian
78. Mel'nikov YuI, Tanichev AI, Zharov VA. Grebes of the middle stream of the Verhnjaja Angara, East Siberia. *Russkiy Ornitologicheskiy Zhurnal*. 1997;6(30):18-20. In Russian
79. Podkovyrov VA. Ocherk po biologii gagar i poganok yuga Vostochnoy Sibiri [An essay on the biology of the Loons and Grebes of Eastern Siberia]. In: *Ornitologicheskie issledovaniya v Rossii* [Ornithological research in Russia]. 2000;2:120-147. In Russian
80. Gosudarstvennyy kadastr ob"ektov zhivotnogo mira v predelah Respubliki Buryatiya [State inventory of fauna objects within the borders of the Republic of Buryatia] [Electronic resource]. Available at: http://www.minpriroda-rb.ru/redbook/kadastr-obektov-zhivotnogo-mira.php?ELEMENT_ID=34265 (accessed 07.03.2017)
81. Verzhutskiy DB. Interesting meetings of bird in the Buryat Republic. *Baykal'skiy Zoologicheskiy Zhurnal – Baikal Zoological Magazine*. 2014;2(15):59-62. In Russian
82. Shkatulova AP. Materialy po ornitofaune Buryatskoy ASSR [Materials on the avifauna of the Buryatskaya ASSR]. *Ornitologiya*. 1979;14:97-107. In Russian

83. Popov VV, Ananin AA. About ornitofauna of Eravninskie lakes and their outskirts (Buriatiya). Nonpasserine. *Baykal'skiy Zoologicheskiy Zhurnal – Baikal Zoological Magazine*. 2009;2:71-79. In Russian
84. Mironova VYe, Pyeryetolchina TA. Summer ornithophauna of the Ivan-Arakhl'yey lake system. *Uchenye zapiski Zabaykal'skogo Gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki – Scholarly Notes of Transbaikal State University. Biological Sciences.* 2010;1:147-151. In Russian
85. Vorobyev KA. Ptitsy Yakutii [The birds of Yakutia]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1963. 336 p. In Russian
86. Maak RK. Vilyuyskiy okrug" Yakutskoy Oblasti. Ch. 2 [The Vilyuy district of Yakutsk region. Pt. 2]. St. Petersburg: Tipografiya i hromolitografiya A. Transhelya Publ.; 1886. 368 p. In Russian
87. Andreev BN. Ptitsy Vilyuyskogo basseyna [The birds of the Vilyuy River basin]. Yakutsk: Yakutsk Publ.; 1987. 192 p. In Russian
88. Vartapetov LG, Germogenov NI. The fauna structure and classification of bird communities from the middle Lena River valley. *Journal of Zoology*. 2013;92(1):77-86. doi: 10.7868/S0044513413010133 In Russian
89. *Krasnaya kniga Respubliki Saha* (Yakutiya). T. 2: Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh (nasekomye, ryby, zemnovodnye, presmykayushchiesya, ptitsy, mlekopitayushchie) [The Red Data Book of the Saha Republic (Yakutia). Vol. 2: Rare and endangered animal species (insects, fishes, amphibians, reptiles, birds, mammals]. Alekseev VG, editor. Yakutsk; 2003. 208 p. In Russian
90. Stegmann BK. Die Vogel des Dauro-mandschurischen Uebergangsgebietes. *J. fur Ornithologie.* 1930;78(4):389-471. In German
91. Dugintsov VA, Pan'kin NS. Spisok ptits Verhnego i Srednego Priamur'ya v administrativnyh granitsah Amurskoy oblasti [A bird checklist for the Upper and Middle Amur River area within the borders of Amur region]. In: *Problemy ekologii verhnego Priamur'ya*: Sbornik nauchnyh trudov [Ecological problems of the Upper Amur River area: Collected scientific works]. Blagoveshchensk; 1993. pp. 120-140. In Russian
92. Antonov AI, Parilov MP. K otsenke sovremennogo statusa ohranyaemyh vidov ptits na vostoke Amurskoy oblasti [On the evaluation of the current status of protected bird species in the east of the Amur region]. *Amurskiy Zoologicheskiy Zhurnal - Amurian Zoological Journal*. 2009;1(3):270-274. In Russian
93. Babenko VG. Ptitsy Nizhnego Priamur'ya [The birds of the Lower Amur River area]. Moscow: Prometey Publ.; 2000. 724 p. In Russian
94. Roslyakov AG. Krasnosheynaya poganka [The Horned Grebe]. In: *Krasnaya kniga Habarovskogo kraya: Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i zhivotnyh* [The Red Data Book of Habarovsk region: Rare and endangered plant and animal species]. Ishaev VI, editor. Habarovsk: Priamurskie vedomosti Publ.; 2008. pp. 417-418. In Russian
95. Nechaev VA. Krasnosheynaya poganka [The Horned Grebe]. In: *Krasnaya kniga Amurskoy oblasti: Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnyh, rasteniy i gribov* [The Red Data Book of Amur region: Rare and endangered animal, plant, and fungus species]. Kozhemyako ON, editor. Blagoveshchensk: Blagoveshchensk Pedagogical University Publ.; 2009. 52 p.
96. Tiunov IM, Blohin AYu. Rare and scarce birds of North Sahalin (new records). *Russkiy Ornitologicheskiy Zhurnal*. 2012;21(827):3192-3198. In Russian
97. Glushchenko YuN, Kal'nitskaya IN, Korobov DV. Ptitsy Lunsko-Nabil'skogo sektora Severo-Vostochnogo Sahalina. Soobshchenie 1. Fonovoe naselenie [The birds of the Lunskiy and Nabil sector of the northeast of Sahalin. Report 1. The background population]. *Amurskiy Zoologicheskiy Zhurnal – Amurian Zoological Journal*. 2012;4(1):83-96. In Russian

98. Blinovskaya YaYu, Bocharnikov VN. Ptitsy v ekosistemah morskogo poberezh'ya kak indikator chuvstvitel'nosti pribrezhno-morskoy zony k neftyanomu zagryazneniyu [Birds in sea coast ecosystems as indicators of the sensitivity of the sea coast zone to oil contamination]. In: *Zashchita okruzhayushchey sredy v neftegazovom komplekse* [Environmental protection in oil and gas complex]. 2008;2:35-39. In Russian
99. Surmach N, Val'chuk O. Ptitsy Sahalina [The birds of Sakhalin]. Vladivostok: Apelsin Publ.; 2010. 156 p. In Russian
100. Andreev AV, Krechmar AV, Utehina IG. Ptitsy [Birds]. In: *Rastitel'nyy i zhivotnyy mir zapovednika* "*Magadanskiy*" [The flora and fauna of the Magadan Nature Reserve]. Magadan: the Northeast Scientific Centre of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2011. pp. 129-155. In Russian
101. Krechmar AV. Gagary Gaviiformes i poganki Podicipitiformes kavinskoy ravninnoy lesotundry (severnoe Priohot'e) [Loons Gaviiformes and Grebes Podicipitiformes of the plain forest tundra in the Kava River area (the northern Ohotskoe Sea coast)]. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVoRAN – Bulletin of the North-East Scientific Center, Russia Academy of Sciences Far East Branch.* 2013;1:60-68. In Russian
102. *Kavinskaya ravnina i ozero Chukcha* [The Kava plain and Chukcha Lake] [Electronic resource]. Available at: http://www.fesk.ru/wetlands/277.html (accessed 07.03.2017)
103. Andreev AV. Prirodnye usloviya uchastkov zapovednika [The natural conditions of the nature reserve parts]. In: *Rastitel'nyy i zhivotnyy mir zapovednika* "*Magadanskiy*" [The flora and fauna of the Magadan Nature Reserve]. Magadan: the Northeast Scientific Centre of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2011. pp. 6-46. In Russian
104. Dorogoy IV. Vodoplavayushchie i drugie okolovodnye ptitsy okrestnostey Ol'skoy laguny [The waterfowl and other semi-aquatic birds of the vicinity of the Ola Lagoon]. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVoRAN – Bulletin of the North-East Scientific Center, Russia Academy of Sciences Far East Branch.* 2008;4:45-62. In Russian
105. Dorogoy IV. Avifaunisticheskie nahodki na yuge Magadanskoy oblasti [Avifaunistic registrations in the south of Magadan region]. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVoRAN – Bulletin of the North-East Scientific Center, Russia Academy of Sciences Far East Branch.* 2010;4:37-44. In Russian
106. *Kamchatka: Spravochnik turista* [Kamchatka: A tour guide]. Kirillov VI et al., editors. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Dalnevostochnoe Publ.; 1994. 228 p. In Russian
107. Zavgarova YuR, Gerasimov YuN, Syroechkovskiy EE, Lappo EG, Helkvist A, Pal'mer F, Buhalova RV. Ptitsy okrestnostey poselka Il'pyrskogo (krayniy yugo-zapad Koryakskogo nagor'ya) [Birds of the Ilpyrskiy settlement surroundings (the extreme southwest of the Koryak highland)]. In: *Biologiya i ohrana ptits Kamchatki* [Biology and protection of birds in Kamchatka]. 2014;10:3-32. In

Received 21 February 2017; Revised 06 March 2017;
Accepted 07 March 2017; Published 25 March 2017

Author info:
Tarasov Vladimir V, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Senior Researcher, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.
E-mail: grouse@bk.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 144–160

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И БИОХИМИЯ

УДК 581.1
doi: 10.17223/19988591/37/8

И.Ф. Головацкая, Е.В. Бойко, Р.А. Карначук

Национальный исследовательский
Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Роль мелатонина в регуляции ИУК-зависимых реакций растений в разных условиях освещения

Показаны способность мелатонина (Мел) регулировать ИУК-зависимые ростовые реакции 7-дневных проростков Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. экотипа Columbia дикого типа Col и его мутантной линии axr1-3 с нарушенной трансдукцией сигнала ауксина, а также возможность совместного действия Мел и ИУК на растяжение сегментов колеоптилей пшеницы Triticum aestivum L. сорта Иргина. Направление и величина действия Мел зависели от условий освещения (темнота, свет разного спектрального состава: синий, красный и белый свет), уровня ИУК и трансдукции ее сигнала. Поскольку Мел только частично компенсировал нарушения трансдукции сигнала ИУК и усиливал эффективность регуляции ростовых процессов только в присутствии ИУК, то нами высказано предположение, что действие Мел не связано с активацией им H^+-АТФазы плазмалеммы, но изменяет эффективность действия ИУК.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana*; Col; *axr1-3*; *Triticum aestivum*; *мелатонин; ИУК; фотоморфогенез; пигменты.*

Введение

К настоящему времени установлено широкое распространение мелатонина (Мел) в царстве растений, начиная от одноклеточных водорослей и заканчивая высшими растениями. Известно об уровне Мел более чем в 100 видах пищевых и лекарственных растений [1–4]. Этот индоламин найден в надземных и подземных органах растений. Содержание Мел в растениях разных видов колеблется от 9,5 (*Asparagus officinalis*) до 5 288,1 пг/г ткани (*Festuca aurundinacea*) [5], что усложняет интерпретацию функций этого вещества в растении.

На уровень Мел в растениях оказывают действие УФ-излучение [6, 7], низкая температура [8, 9], токсичные органические вещества и тяжелые металлы [10]. Максимальное содержание Мел наблюдают при воздействии на растение УФ-В-излучения в диапазоне 280–315 нм [6]. Также установлена

E-mail: elvbai@mail.ru
зависимость содержания Мел в растениях от спектрального состава света [6]. Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что изменение уровня Мел может служить ответной реакцией растений на воздействие многих внешних факторов.

В настоящее время установлено, что Мел оказывает влияние на многие процессы в растении. Например, показано его действие на рост корней (*Phalaris canariensis*, *Avena sativa* и *Brassica juncea*) и гипокотилей (*Lupinus albus*), а также цветение растений (*Chenopodium rubrum*) [2, 8, 13–15]. Мел обладает уникальными антиоксидантными свойствами, определяющими его протекторную функцию при свободно радикальном повреждении ДНК, белков и липидов. Мел может непосредственно связывать H_2O_2 и/или усиливать деятельность ферментов антиоксидантной системы [16]. Установлено, что Мел непосредственно действует на уровень экспрессии большого числа генов в геноме *Arabidopsis* [17]. В том числе показано, что Мел влияет на содержание фитогормонов, избирательно регулируя ген синтеза АБК *MdNCED3* и гены катаболизма АБК *MdCYP707A1* и *MdCYP 707A2* и тем самым снижая содержание гормона у представителей рода *Malus* [16].

Предшественником Мел, вещества индольной природы, служит аминокислота триптофан [11, 12], которая является также предшественником хорошо изученного гормона растений индолил-3-уксусной кислоты (ИУК). Существование общих звеньев в пути биосинтеза этих двух соединений позволяет предполагать взаимосвязь между ними на уровне синтеза или регуляции процессов растительного организма.

ИУК и Мел имеют сходную молекулярную структуру. У обеих молекул отмечено присутствие индольного кольца. Отличия связаны с количеством замещающих групп. Мелатонин имеет ацетильную группу в положении 3 и метоксигруппу в положении 5, а ИУК имеет одну карбоксильную группу в положении 3. Поскольку молекулы со сходной структурой часто имеют и сходные функции, то J. Kolar и I. Machackova [3] предположили, что мелатонин обладает в растениях ауксиноподобной активностью. Hernarndez-Ruiz et al. [14] выявили ауксин-подобное действие Мел на рост этиолированных гипокотилей у *Lupinus albus*. Однако при изучении регуляции органогенеза у *Hypericum perforatum* L. *in vitro* S.J. Murch et al. [18] не показали для Мел стимулирующего влияния на образование корней, характерного для ИУК. Существование противоречивых данных о гормональной функции Мел в растении является основанием для дальнейших исследований в этом направлении. Кроме того, не выявлена взаимосвязь Мел и ИУК как продуктов метаболизма триптофана в регуляции ростовых процессов растений.

В связи с этим цель нашей работы заключалась в исследовании роли Мел в ауксин-зависимых ростовых реакциях *Arabidopsis thaliana* и *Triticum aestivum* и в выяснении характера взаимодействия Мел и ИУК в регуляции роста в условиях разнокачественного освещения.

Материалы и методики исследования

Исследования проводили на 7-дневных проростках *A. thaliana* (L.) Heynh. экотипа Columbia дикого типа Col и его мутантной линии *axr1-3*, выращенных в темноте и на белом (БС), синем (СС) и красном (КС) свету в условиях длинного дня (16 ч свет : 8 ч темнота) при температуре 22–25°С. Источником света служили белые TL-D 36W/54-765, синие TL-D 36W/18 и красные TL-D 36W/15 люминесцентные лампы («Philips», Нидерланды) (рис. 1). Проростки культивировали в чашках Петри при плотности потока фотонов ФАР на уровне семядолей около 120 мкмоль /(м^2 с) в асептических условиях на безгормональной агаризованной питательной среде Мурасиге-Скуга (контроль) и с добавлением Мел и ИУК («Sigma», США) в диапазоне концентраций 0,1 пМ – 1 мкМ (опыт). В каждом варианте взято по 3 чашки Петри, в которые было заложено по 100 семян.

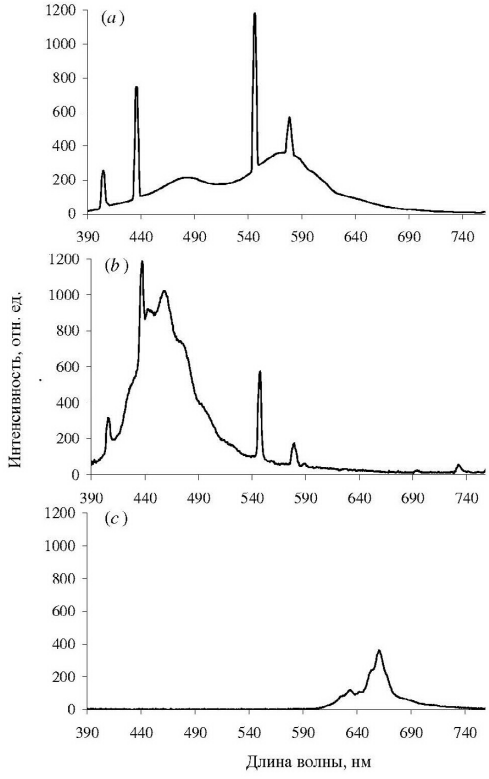


Рис. 1. Спектры излучения белых TL-D 36W/54-765 (*a*), синих TL-D 36W/18 (*b*) и красных TL-D 36W/15 (*c*) люминесцентных ламп
[**Fig. 1.** Radiation spectra of white TL-D 36W/54-765 (*a*), blue TL-D 36W/18 (*b*) and red TL-D 36W/15 (*c*) luminescent lamps. On the Y-axis - Intensity, relative unit; on the X-axis - Wavelength, nm]

Совместное действие ИУК и Мел в регуляции ростовых процессов в темноте оценивали по величине прироста сегментов колеоптилей пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Иргина – компетентной к ИУК и более простой, чем проростки, биологической системе. Для этого из зоны растяжения 3-дневных колеоптилей вырезали с помощью станочка Бояркина сегменты по 5 мм и помещали в 2%-ный раствор сахарозы без (контроль) и с добавлением ИУК или Мел, или ИУК + Мел (опыт). Мел или ИУК добавляли к раствору в диапазоне концентраций от 0,1 пМ до 1 мкМ, при совместном внесении гормонов Мел добавляли в двух концентрациях – 0,1 пМ или 1 мкМ.

В ходе эксперимента измеряли ростовые параметры и определяли содержание фотосинтетических пигментов. Регистрацию оптической плотности экстракта пигментов проводили на спектрофотометре «Genesys 10S UV-VIS» (США) при длине волны 470, 648 и 664 нм. Для расчета содержания фотосинтетических пигментов в семядолях использовали коэффициенты для 96%-ного раствора этилового спирта [19].

В каждом варианте измерено по 50 осевых органов проростков *A. thaliana* или сегментов колептилей *T. aestivum* при помощи бинокулярной лупы БМ-51-2 ($8{,}75^{x}$). Измерение площади поверхности семядоли (с учетом черешка и пластинки) проводили с использованием программы «Moticam 2300» (Испания) на фотографиях, сделанных с помощью цифровой камеры через микроскоп «Micros» (Австрия). Содержание основных фотосинтетических пигментов измеряли 5-кратно для каждого варианта. На рисунках приведены средние арифметические и их среднеквадратичные отклонения из двух независимых опытов. Статистическая обработка полученных данных и построение графиков выполнены в программе Microsoft Office Excel 2010. Данные представлены в виде средних арифметических и среднеквадратичных отклонений.

Результаты исследования и обсуждение

Моделью для исследования роли Мел в ИУК-зависимом морфогенезе растений и взаимодействия ИУК и Мел в регуляции ростовых процессов служили проростки двух линий Col и *axr1-3 A. thaliana* экотипа Columbia. Выбор мутантной линии *axr1-3* обусловлен тем, что мутации по гену *AXR1* определяли нарушение трансдукции сигнала ауксина, а следовательно, и механизма действия ауксина на растительные клетки [20]. К настоящему времени стало известно, что ген *AXR1* (*AUXIN RESISTANT 1*, Gene ID: AT1G05180) кодирует белок, связанный с убиквитин-активирующим ферментом E1 и его мутации вызывают аномалии развития растений, связанные с изменением морфогенеза (размеров и формы), и направления роста мутантных растений [16, 20, 21]. Мутантные растения характеризуются более короткими побегами, большим количеством боковых побегов вследствие сниженного апикального доминирования и большим количеством соцветий с мелкими цветками и меньшим образованием пыльцы. У них нарушается геотропизм корней [21]. Сосудистые пучки стеблей у мутанта менее дифференцированы, чем у дикого типа.

Как известно, действие гормонов подчиняется дозовому эффекту, поэтому установление аналогии между Мел и ИУК в регуляции морфогенеза *A. thaliana* на БС осуществляли на основе оценки эффективности их различных концентраций на рост разных органов у проростков. Нами показано, что действие ИУК в малых концентрациях (0,1 и 10 пМ) тормозило растяжение корня и гипокотиля проростков дикого типа и не влияло на рост проростков мутанта (рис. 2). Реакция корня объясняется нарушением пути передачи сигнала ауксина у мутанта *axr1-3*, которое даже при равном с диким типом содержании ИУК, определяет его устойчивость к ауксинам [21]. С увеличением концентрации экзогенная ИУК (1 нМ) повышала растяжение корня у мутанта и гипокотиля у обеих линий. Диапазон концентраций ауксина (10 пМ – 1 мкМ), стимулирующих рост семядолей у мутанта, шире, чем у дикого типа (1 нМ). Реакция на действие высокой концентрации ИУК (1 мкМ) сильнее выражена у корня, чем у гипокотиля, что проявилось в значительном торможении его растяжения.

Следует отметить, что причиной торможения 1 мкМ ИУК корня проростков *A. thaliana* могло быть ИУК-индуцированное увеличение уровня этилена [22], ингибирующего рост корней в длину [23]. В свою очередь этилен мог стимулировать биосинтез ауксина в корнях путем активации генов α- и β-субъединиц антранилат-синтазы (*ASA1*), *TAA1* (*TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASE OF ARABIDOPSIS 1*) и *TAR* (*TAA-Related*). Под контролем этилена мог находиться транспорт ауксина в зону растяжения с использованием транспортера ауксина AUX1 и переносчиков ауксина PIN2/EIR1 или эффективность ауксина на деление клеток покоящего центра меристемы [23].

Различия ростовых реакций корня *axr1-3* с реакциями дикого типа в ответ на ИУК также могли быть связаны с его сниженной чувствительностью к этилену, жасмоновой кислоте и метилжасмонату. Это предположение согласуется с обнаруженной связью сигнальных путей жасмоновой кислоты и ИУК. Белок AXR1-3 нужен для связи протеосомных путей этих фитогормонов и важен в ответе растений на их действие [24, 25].

В отличие от действия ИУК экзогенный Мел в малых концентрациях стимулировал растяжение гипокотиля (0,1 пМ), корня и семядоли (0,1–10 пМ) у проростков *axr1-3* и семядоли (0,1 пМ) у проростков дикого типа (см. рис. 2). Рост осевых органов у Col не изменялся или тормозился. Поскольку Мел низкой концентрации (0,1 пМ) вызывал удлинение корня и гипокотиля у мутанта *axr1-3*, аналогичное действию более высокой концентрации ИУК (1 нМ), то можно предположить, что взаимодействие между этими двумя гормонами выражалось в изменении биосинтеза эндогенной ИУК или трансдукции ее сигнала. Первое предположение находит подтверждение в экспериментах на этиолированных проростках *Brassica juncea* [2]. Авторами установлено, что максимальный положительный эффект Мел на удлинение корня сопровождался увеличением эндогенного уровня ауксина. Однако действие высоких концентраций Мел незначительно увеличивало уровень эндогенного ауксина, опосредуя ингибирование корня.

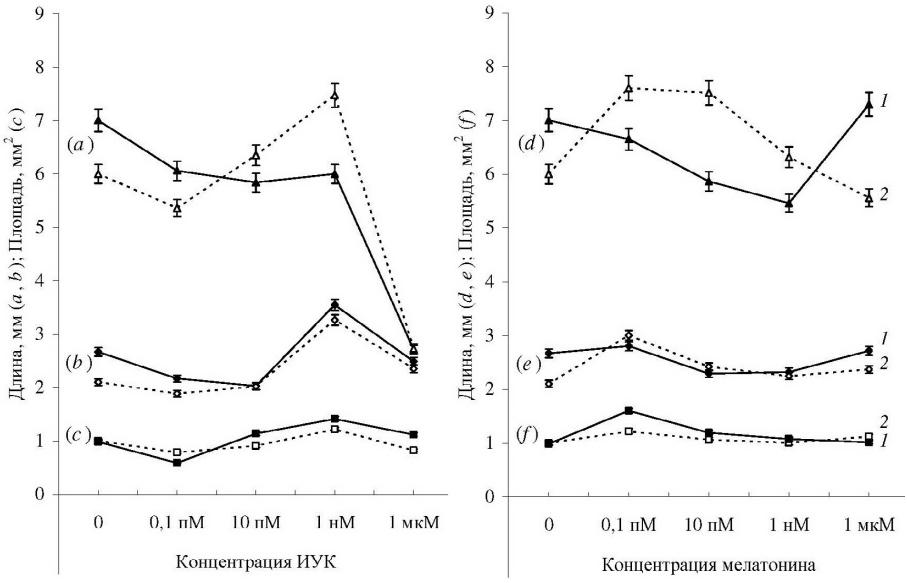


Рис. 2. Влияние ИУК (*a*, *b, c*) и Мел (*d, e, f*) на длину корня (*a*, *d*) и гипокотиля (*b*, *e*) и площадь поверхности семядоли (*c*, *f*) 7-дневных проростков *A. thaliana* на белом свету: *1* – Col, *2 – axr1-3*

[**Fig. 2.** The effect of IAA (*a*, *b, c*) and Mel (*d, e, f*) on the root (*a*, *d*) and hypocotyl (*b*, *e*) length, and the area of cotyledon surface (*c*, *f*) of 7-day-old *A. thaliana* seedlings under white light: *1* - Col, *2* - *axr1-3*. On the Y-axis - Root and hypocotyl length, mm and Cotyledon area, mm^2; on the X-axis - IAA and melatonin concentration, M]

Разное по величине действие экзогенного Мел на ростовые реакции проростков дикого типа и мутанта *A. thaliana* могло быть связано с разным уровнем эндогенного Мел. В соответствии с данными других авторов Мел ингибировал удлинение корня у *Phalaris canariensis* и *Avena sativa* при более низких концентрациях (0,01 мМ), чем у *B. juncea* (100 мМ). При этом уровень Мел у однодольных ниже, чем у 2 близких видов *Brassica* [13, 15].

Изменение ростовых процессов при адаптации растений к свету сопряжено с изменением его метаболизма. Основным процессом в растении, осуществляющим поставку энергии и субстратов для синтетических процессов на свету, является фотосинтез. Его интенсивность зависит от сформированности фотосинтетического аппарата, в том числе и уровня фотосинтетических пигментов. Первыми фотосинтезирующими органами проростков *A. thaliana* являются семядоли, для которых показана зависимость содержания фотосинтетических пигментов от сигналинга ИУК (рис. 3).

На безгормональной среде у проростков *axr1-3* содержание пигментов на БС выше, чем у Col. Действие экзогенных веществ изменяло уровень зеленых и желтых пигментов в семядолях. Введение 1 нМ ИУК в питательную среду повышало содержание всех трех групп пигментов у Col или сохраняло

его на уровне контроля у *axr1-3*. Поддержание высокого уровня пигментов могло обеспечить достаточную интенсивность фотосинтеза, поставляющего метаболиты для активации роста гипокотилей и семядолей. Действие остальных концентраций гормона снижало содержание пигментов.

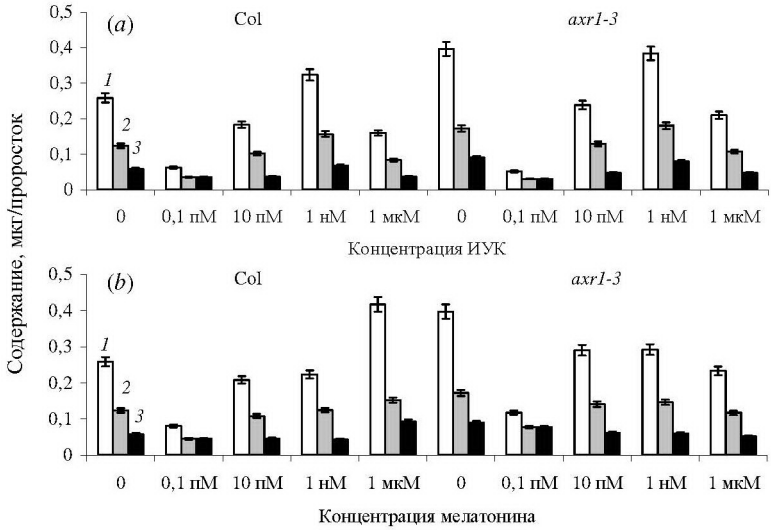


Рис. 3. Содержание фотосинтетических пигментов у 7-дневных проростков *A. thaliana* в зависимости от концентрации ИУК в питательной среде на белом свету: *1* – хлорофилл *a*, *2* – хлорофилл *b*, *3* – каротиноиды
[**Fig. 3.** The content of photosynthetic pigments in 7-day-old *A. thaliana* seedlings depending on IAA concentration in the nutrient medium under white light: *1* - chlorophyll *a*, *2* - chlorophyll *b*, *3* - carotenoids. On the Y-axis - Content, μg/seedling; on the X-axis - IAA concentration, M (*a*), Melatonin concentration, M (*b*)]

Экзогенный Мел оказывал стимулирующее действие на уровень фотосинтетических пигментов в семядолях у Col при большей концентрации (1 мкМ), чем ИУК (1 нМ). Действие других концентраций Мел снижало содержание хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов в семядолях проростков обеих линий. Интересно то, что действие высокой концентрации Мел (1 мкМ) увеличивало содержание всех пигментов в семядоле проростков Col до уровня пигментов у мутанта. С другой стороны, обработка Мел (10 пМ, 1 нМ) восстанавливала у мутанта *axr1-3* содержание пигментов до уровня дикого типа, как и размеров гипокотиля (0,1 пМ) и корня (0,1 и 10 пМ), возможно, компенсируя нарушение трансдукции сигнала ИУК в проростках. Обнаруженная зависимость интенсивности процессов в растении от концентрации Мел, вероятно, опосредована его влиянием на уровень экспрессии разного числа генов в геноме. Анализ профилей экспрессии генов *Arabidopsis* показал, что обработка 100 пМ Мел существенно затрагивала экспрессию только 81 гена, тогда как обработка 1 мМ мелатонином – 1 308 генов [17].

Нами установлено, что Мел и ИУК в низких концентрациях (0,1 и 10 пМ) одинаково тормозили накопление пигментов фотосинтеза в семядолях дикого типа, тогда как у мутанта с нарушением трансдукции сигнала ИУК эффективность Мел снижалась по сравнению с таковой ИУК.

Поскольку известно о влиянии света на уровень Мел в растении [6], то представляется возможным взаимодействие света и гормона в регуляции морфогенеза. Нами проведены исследования на СС, КС и БС. В качестве контроля взяты этиолированные проростки. В эксперименте использован Мел в концентрации 1 мкМ, оказывающей стимулирующее действие на содержание фотосинтетических пигментов у линии Col *A. thaliana*.

Исследование морфогенеза *A. thaliana* на начальных этапах онтогенеза показало, что рост проростков исходной линии Col в темноте (Т) сопровождался активным растяжением гипокотиля и сохранением его петли и сложенных семядолей. Эти признаки характеризуют нормальный темновой фенотип проростков в процессе скотоморфогенеза. У этиолированных проростков мутанта *axr1-3* отметили укороченные и утолщенные гипокотили по сравнению с Col (рис. 4), ингибирование растяжения которых составило 17%. Карликовый фенотип мутанта *axr1-3* в темноте связан с нарушением функционирования гена *AXR1*, который у родительской линии Col участвует в подавлении реакций фотоморфогенеза в темноте [24].

В соответствии с донорно-акцепторными связями между органами одновременно с торможением роста гипокотиля у проростков мутанта увеличилась длина их корня (рис. 4) и составила 147% от нормы. Реакция семядолей мутанта на темноту кардинально отличалась от реакции дикого типа. Несмотря на отсутствие света, происходило увеличение площади их поверхности за счет поперечного роста черешков и пластинки, тогда как у дикого типа меньшие по размерам семядоли имели узкие пластинки. Форму и размеры семядолей хорошо иллюстрирует рис. 3, на котором также показано 20%-ное увеличение диаметра апикальной зоны гипокотиля у мутанта *axr1-3*.

Действие белого света (БС) на проростки выражалось в торможении растяжения гипокотиля и активации роста корня и развития фотосинтетического аппарата (семядолей). Эти признаки характеризовали световой фенотип проростков обеих линий в процессе фотоморфогенеза. Форма и размеры семядолей проростков *A. thaliana*, выросших на БС, показаны на рис. 3. Достаточно наглядно представлено многократное увеличение площади поверхности семядолей на свету по сравнению с этиолированными семядолями (темнота). Кроме того, у мутанта отмечено торможение растяжения корня на 21% относительно дикого типа (см. рис. 4).

Культивирование проростков Col *A. thaliana* на синем свету (СС) сопровождалось схожими фотоморфогенетическими реакциями, вызванными БС (см. рис. 4), однако больше удлинялся корень и расширялись семядоли. У мутанта реакция на СС выражена сильнее, что проявилось в увеличении ингибирования элонгации гипокотиля на 33% и стимуляции роста семядоли на

15% по сравнению с диким типом. Установленные нами реакции проростков *A. thaliana* в ответ на длительное действие СС согласуются с реакциями проростков при их кратковременной деэтиоляции на СС (439 нм) [25].

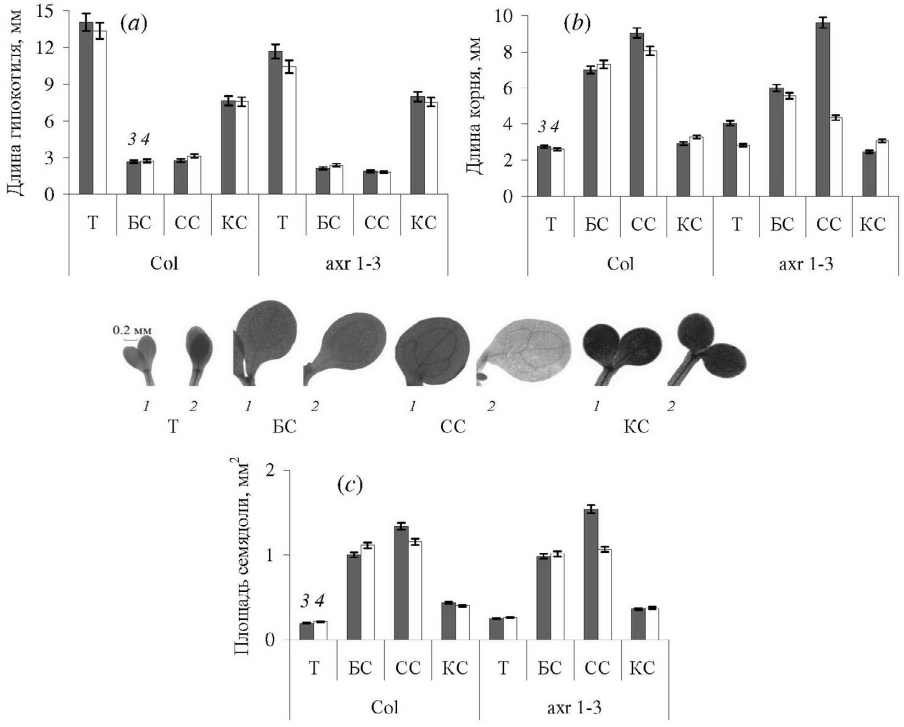


Рис. 4. Ростовые параметры 7-дневных проростков *A. thaliana* линий Col (*1*) и *axr1-3* (*2*) на безгормональной среде (*3*) и в присутствии 1 мкМ мелатонина (*4*) в темноте (Т), на белом (БС), синем (СС) и красном (КС) свету: *a* – длина гипокоптиля, мм; *b* – длина корня, мм; *c* – площадь семядоли, мм^2
[**Fig. 4.** Growth parameters of 7-day-old *A. thaliana* seedlings of lines Col (*1*) and *axr1-3* (*2*) in control medium (*3*) and 1 μM melatonin *(4)* in darkness (T), and under white (БС), blue (CC) and red (КС) light. On the Y-axis - Hypocotyl length, mm (*a*), Root length, mm (*b*) and Cotyledon area, mm^2(*c*); on the X-axis - Lighting conditions]

Красный свет (КС) оказывал меньшее морфогенное действие на проростки, чем БС и СС. У проростков обеих линий формировались более короткий корень и меньшая пластинка семядолей, а также более длинный гипокотиль по сравнению с другими участками спектра.

Оценивая изменения ростовых параметров органов проростка в зависимости от условий освещения, мы показали положительную корреляцию между длиной корня и площадью поверхности семядолей (см. рис. 4).

В соответствии с результатами нашего исследования на ранних этапах онтогенеза *A. thaliana* мутации по гену *AXR1-3* обусловливали уменьшение

длины гипокотиля, увеличение длины корня и площади поверхности семядолей в темноте, на СС и БС. При этом на СС происходили более сильные фотоморфогенетические реакции в проростке мутанта, чем на смешанном БС. Это, вероятно, связано с тем, что на БС [26] активировалось большее число регуляторных фоторецепторов, но в силу перекрестного взаимодействия путей сигналинга света разного спектрального состава их действия частично ослаблялись. В частности, показано зависимое от света взаимодействие фоторецепторов CRY1 и PHYB [27], участвующих в подстройке реакций на действие света различного спектрального состава по СС/УФ-А и КС/ДКС. Другим объяснением могут служить известные принципы фоторегуляции активности криптохромов. СС активирует криптохромы, тогда как присутствие ЗС в смешанном световом потоке БС инактивирует их, а следовательно, снижает эффективность СС [28].

Исследования роли Мел в регулировании ростовых и биохимических процессов растений показали, что направление и величина действия 1 мкМ Мел зависели от условий освещения и уровня сигналинга ИУК. В темноте Мел ингибировал растяжение гипокотиля и корня только у проростков мутанта относительно контроля без гормона (см. рис. 4). В то же время на БС Мел увеличивал размеры семядолей дикого типа. У обеих линий Мел уменьшал размеры корня и семядолей на СС, но увеличивал размеры корня на КС. При этом эффективность Мел в регулировании роста *axr1-3* повышалась в 5 и 2 раза (на СС) и в 2 раза (на КС) по сравнению с таковой у Col соответственно.

Наблюдаемые нами различия реакций корней на действие Мел в условиях разного селективного света могли быть опосредованы эндогенным уровнем Мел. Данное предположение подтверждается результатами других авторов [6]. Высокое содержание Мел показано в корнях *Glycyrrhiza uralensis*, выращенных на КС, в то время как в корнях растений, выращенных на СС, оно не отличалось от варианта на БС.

Таким образом, нами установлено светозависимое действие мелатонина на формообразование проростков *A. thaliana*. Мел снижал эффективность СС в регуляции роста корней и семядолей и повышал эффективность КС для корней. При длительном действии на БС Мел оказывал стимулирующее влияние на рост проростков *A. thaliana* в более низких концентрациях (0,1 пМ), чем ИУК (1 нМ). Мел восстанавливал у мутанта *axr1-3* рост осевых органов и содержание пигментов до уровня дикого типа, компенсируя нарушения трансдукции сигнала ИУК.

Другой моделью для нашего исследования взаимодействия ИУК и Мел в регуляции ростовых процессов служили сегменты зоны растяжения колеоптилей пшеницы сорта Иргина. При анализе элонгации клеток колеоптилей показали, что экзогенная ИУК в диапазоне концентраций от 0,0001 до 0,01 нМ не изменяла темпы их роста, тогда как с увеличением концентрации в диапазоне от 0,1 до 1000 нМ постепенно увеличивала их растяжение (рис. 5). Стимулирующее действие ауксина в диапазоне 100–1000 нМ составило 30–40%.

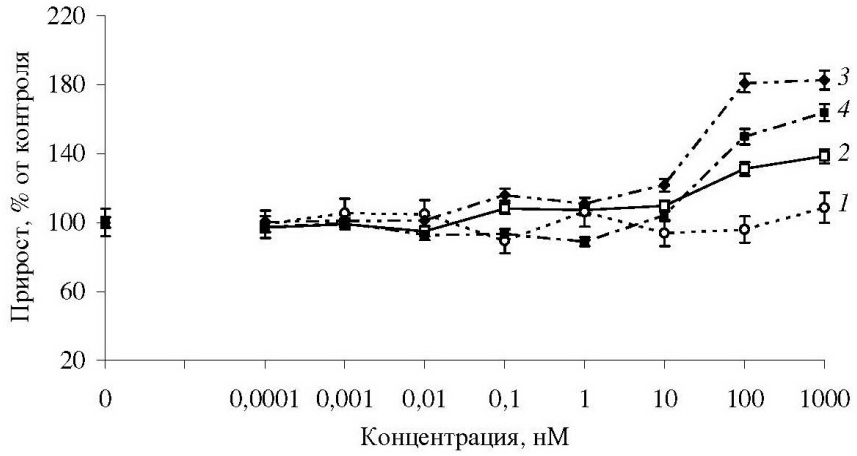


Рис. 5. Влияние ИУК и Мел на растяжение сегментов колеоптилей *Triticum aestivum* сорта Иргина в темноте: *1* – Мел; *2* – ИУК; *3* – ИУК + 0,1 пМ Мел; *4* – ИУК + 1 мкМ Мел
[**Fig. 5.** The effect of IAA and Mel on the elongation of coleoptile segments of *Triticum aestivum* cv. Irgina in darkness: *1* - Mel, *2* - IAA, *3* - IAA + 0,1 pM Mel, *4* - IAA + 1 μM Mel. On the Y-axis - Increment, % of control; on the X-axis - Concentration, nM]

Действие Мел в диапазоне исследуемых концентраций достоверно не изменяло растяжения колеоптилей в темноте по сравнению с контролем (см. рис. 4). Полученные данные могли свидетельствовать об его инертности по отношению к росту клеток растяжением с помощью механизма закисления клеточных стенок, контролируемого ауксином. Присутствие Мел модифицировало действие ИУК. Отмечена дозовая зависимость активности веществ в регуляции роста. При низкой концентрации мелатонина неактивные в биотесте низкие концентрации ИУК не изменяли скорость растяжения, тогда как более высокие концентрации от 10 до 1 000 нМ увеличивали стимулирование растяжения колеоптилей (см. рис. 5). Наиболее сильный эффект ИУК при совместном действии с Мел (ИУК + 0,1 пМ Мел) отмечен при ее концентрациях 100 и 1 000 нМ. Прирост сегментов колеоптилей увеличился на 80% по отношению к контролю без гормонов или на 40% по отношению к приросту, вызванному действием одной ИУК.

Напротив, увеличение концентрации Мел в смеси с ИУК (ИУК + 1 мкМ Мел) снижало их совместный эффект на 20–40% по сравнению с ИУК + 0,1 пМ Мел в диапазоне концентраций ИУК от 0,1 до 1 000 нМ. Полученные результаты свидетельствовали об изменении чувствительности колеоптилей к ИУК или изменении трансдукции сигнала гормона под влиянием Мел. Увеличение концентрации Мел могло влиять также на окислительно-восстановительный потенциал клеток, поскольку, проявляя про- и антиоксидантные функции [16], он контролирует уровень морфогенных АФК [29]. Сопоставляя полученные нами данные по росту сегментов колеоптилей

T. aestivum с данными по росту проростков *A. thaliana,* установили общую закономерность: Мел в низких концентрациях в присутствии ИУК увеличивал растяжение клеток.

Поскольку мутации по гену *AXR1* связаны с нарушением трансдукции сигнала ауксина, то полученные нами результаты могут свидетельствовать о важной роли Мел в морфогенезе *A. thaliana* и его возможном взаимодействии с ауксином в регуляции ростовых процессов. Оценивая действие Мел на различные процессы, следует также рассматривать возможность того, что вносимый Мел включается в регуляцию метаболизма растительных клеток. Для растений пока не установлены рецепторы Мел, тогда как у животных показано присутствие ядерных (RZR/RORα and RZR/RORβ) и мембранных рецепторов Мел MT1 в клетках крови [30] и MT2 у предиапоцитов – незрелых жировых клеток (3T3-L1) [31]. Для этих клеток установлено участие Мел в регуляции синтеза цитокинов и окислительно-восстановительного статуса [30, 31] за счет увеличения активности марганец- и медь/цинк-содержащих супероксиддисмутаз (MnSOD, Cu/ZnSOD).

Заключение

Полученные нами данные свидетельствуют об участии мелатонина в ИУК-зависимых реакциях ското- и фотоморфогенеза проростков арабидопсиса, а также о его совместном действии с ИУК на растяжение колеоптилей пшеницы. Мел оказывал стимулирующее влияние на рост корня и гипокотиля *axr1-3* и семядолей Col проростков *A. thaliana* в более низких концентрациях, чем ИУК. Мел был менее эффективен при нарушении трансдукции сигнала ИУК и неэффективен в отсутствие ИУК. Мел частично снимал нарушения морфогенеза и синтеза фотосинтетических пигментов у мутанта *axr1-3*. Из сказанного следует, что действие Мел не связано с активацией им H^+-АТФазы плазмалеммы, но изменяет эффективность действия ИУК. Нами получены новые данные о фенотипическом проявлении мутации по гену *AXR1* у проростков *A. thaliana* в разных условиях освещения.

Литература

1. *Hattori A., Migitaka H., Iigo M., Itoh M., Yamamoto K., Ohtani-Kaneko R., Hara M., Suzuki T., Reiter R.J.* Identification of melatonin in plants and its effects on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptors in vertebrates // Biochem. Mol. Biol. 1995. Vol. 35. PP. 627–634.
2. *Chen G., Huo Y., Tan D.X., Liang Z., Zhang W., Zhang Y.* Melatonin in Chinese medicinal herbs // Life Sci. 2003. Vol. 73. PP. 19–26.
3. *Kolar J., Machackova I.* Melatonin in higher plants : occurrence and possible functions // Pineal Res. 2005. № 39. PP. 333–341.
4. *Reiter R.J., Tan D.X., Manchester L.C., Simopoulos A.P., Maldonado M.D., Flores L.J., Terron M.P.* Melatonin in edible plants (phytomelatonin) : Identification, concentrations, bioavailability and proposed functions // World Rev Nutr Diet. 2007. Vol. 97. PP. 211–230.

5. *Caniato R., Filippini R., Piovan A., Puricelli L., Borsarini A., Cappelletti E.M.* Melatonin in plants In: Developments in Tryptophan and Serotonin Metabolism 7. Melatonin / eds. Allegri G., Costa C.V.L., Ragazzi E., Steinhart H., Laresio L. // Advances in Experimental Medicine and Biology. 2003. Vol. 527. PP. 593–597. Springer Science+Business Media, LLC.
6. *Afreen F., Zobayed S.M.A., Kozai T.* Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV–B radiation // J. Pineal Research. 2006. Vol. 41. PP. 108–115.
7. *Hardeland R., Pandi-Perumal S.R., Poeggeler B.* Melatonin in plants: focus on a vertebrate night hormone with cytoprotective properties // FPSB. 2007. Vol. 1. PP. 32–45.
8. *Kolar J., Johnson C.H., Machackova I.* Exogenously applied melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine) affects flowering of the short-day plant *Chenopodium rubrum* // Physiol. Plant. 2003. Vol. 118. PP. 605–612.
9. *Lei X.Y., Zhu R.Y., Zhang G.Y., Dai Y.R.* Attenuation of cold-induced apoptosis by exogenous melatonin in carrot suspension cells: The possible involvement of polyamines // J. Pineal Res. 2004. Vol. 36. PP. 126–131.
10. *Tan D.X., Manchester L.C., Mascio P., Martinez G.R., Prado F.M., Reiter R.J.* Novel rhythms of N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine and its precursor melatonin in water hyacinth: importance for phytoremediation // J. FASEB. 2007. Vol. 21. PP. 1724–1729.
11. *Murch S.J., Krishna Raj S., Saxena P.K.* Tryptophan is a precursor for melatonin and serotonin biosynthesis *in vitro* regenerated St John's wort (*Hypericum perforatum* L. cv. Anthos) plants // Plant Cell Reports. 2000. Vol. 19. PP. 698–704.
12. *Arnao M.B., Hernandez-Ruiz J.* The physiological function of melatonin in plants // Plant Signal. Behav. 2006. Vol. 1. PP. 89–95.
13. *Manchester L.C., Tan D.X., Reiter R.J., Park W., Monis K., Qi W.* High levels of melatonin in the seeds of edible plants: possible function in germ tissue protection // Life Sci. 2000. Vol. 67. PP. 3023–3029.
14. *Hernandez-Ruiz J., Cano A., Arnao M.B.* Melatonin: a growth-stimulating compound present in lupin tissues // Planta. 2004. Vol. 220. PP. 140–144.
15. *Hernandez-Ruiz J., Cano A., Arnao M.B.* Melatonin acts as a growth–stimulating compound in some monocot species // J. Pineal Research. 2005. Vol. 39. PP. 137–142.
16. *Li C., Tan D.X., Liang D., Chang C., Jia D., Ma F.* Melatonin mediates the regulation of ABA metabolism, free-radical scavenging, and stomatal behaviour in two *Malus* species under drought stress // J. Exp Bot. 2015. Vol. 66. PP. 669–680.
17. *Weeda S., Zhang N., Zhao X. Ndip G., Guo Y., Buck G.A., Fu C., Ren S. Arabidopsis* transcriptome analysis reveals key roles of melatonin in plant defense systems // PLoS ONE. 2014. Vol. 9 : e93462.
18. *Murch S.J., Campbell S.S.B., Saxena P.K.* The role of serotonin and melatonin in plant morphogenesis: regulation of auxin-induced root organogenesis *in vitro* cultured explants of St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.) // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. 2001. Vol. 37. PP. 786–793.
19. *Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoides: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. PP. 350–382.
20. *Lincoln C., Britton J.H., Estelle M.* Growth and development of the *axr1* mutants of *Arabidopsis* // Plant Cell. 1990. Vol. 2. PP. 1071–1080.
21. *Estelle M.A., Sommerville C.* Auxin-resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* with an altered morphology // Mol. Gen. Genet. 1987. Vol. 206. PP. 200–206.
22. *Song Y.J., Joo J.H., Ryu H.Y., Lee J.S., Bae Y.S., Nam K.H.* Reactive oxygen species mediate IAA-induced ethylene production in mungbean (*Vigna radiata* L.) hypocotyls // J. Plant Biol. 2007. Vol. 50. PP. 18–23.

23. *Новикова Г.В., Носов А.В., Степанченко Н.С., Фоменков А.А., Мамаева А.С., Мошков И.Е.* Пролиферация клеток растений и ее регуляторы // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 4. С. 529–537.
24. *Schwechheimer C., Serino G., Deng X.-W.* Multiple ubiquitin ligase-mediated processes require COP9 signalosome and AXR1 function // Plant Cell. 2002. Vol. 14. PP. 2553–2563.
25. *Карначук Р.А., Большакова М.А., Ефимова М.В., Головацкая И.Ф.* Интеграция сигналов синего света и жасмоновой кислоты в морфогенезе *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 5. С. 534–538.
26. *Головацкая И.Ф., Дорофеев В.Ю., Медведева Ю.В., Никифоров П.Е., Карначук Р.А.* Оптимизация условий освещения при культивировании микроклонов *Solanum tuberosum* L. сорта Луговской *in vitro* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 133–144.
27. *Hughes R.M., Vrana J.D., Song J., Tucker C.L.* Light-dependent, dark-promoted interaction between *Arabidopsis* cryptochrome 1 and phytochrome B proteins // J. Biol. Chem. 2012. Vol. 287. PP. 22165–22172.
28. *Головацкая И.Ф., Карначук Р.А.* Роль зеленого света в жизнедеятельности растений // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 6. С. 776–791.
29. *Dunand C., Crevecoeur M., Penel C.* Distribution of superoxide and hydrogen peroxide in *Arabidopsi*s root and their influence on root development : possible interaction with peroxidases // New Phytologist. 2007. Vol. 174. PP. 332–341.
30. *Guerrero J.M., Reiter R.J.* Melatonin-immune system relationships // Curr. Top. Med. Chem. 2002. Vol. 2. PP. 167–179.
31. *Adamczyk-Sowa M., Sowa P., Zwirska-Korczala K., Pierzchala K., Bartosz G., Sadowska-Bartosz I.* Role of melatonin receptor MT2 and quinone reductase II in the regulation of the redox status of 3T3-L1 preadipocytes *in vitro* // Cell Biol. Int. 2013. Vol. 37. PP. 835–842.

Поступила в редакцию 17.12.2016 г.; повторно 10.01.2017 г.;
принята 26.01.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Авторский коллектив:
Головацкая Ирина Феоктистовна – д-р биол. наук, профессор кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).
E-mail: golovatskaya.irina@mail.ru
Бойко Екатерина Владимировна – аспирант, м.н.с. кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).
E-mail: CaterinaSoloveva@gmail.com
Карначук Раиса Александровна – д-р биол. наук, профессор кафедры физиологии растений и биотехнологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

Golovatskaya IF, Boyko EV, Karnachuk RA. Role of melatonin in the regulation of IAA-dependent plant reactions in different lighting conditions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;37:144-160. doi: 10.17223/19988591/37/8 In Russian, English summary

Irina F. Golovatskaya, Ekaterina V. Boyko, Raisa A. Karnachuk

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Role of melatonin in the regulation of IAA-dependent plant reactions under different lighting conditions

Currently, expansion of melatonin (Mel) in the plant kingdom has been established. Mel has an impact on many processes in a plant. The existence of contradictory data about the Mel hormonal function in a plant is the basis for further research. Moreover, in the regulation of plant growth processes an interrelation of Mel and indole-3-acetic acid (plant hormone IAA) (as metabolic products of tryptophan) has not been found. In this regard, the aim of this research was to determine the role of Mel in auxin-dependent growth reactions and possible interaction of Mel and IAA in the regulation of plant processes in the dark and in the light.

Our studied objects were 7-day-long seedlings of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Columbia ecotype Col wild type and its mutant line *axr1-3* with impaired transduction of auxin signal. They were grown in hormone-free Murashige and Skoog medium in the dark, under blue, red and white light (control) and with an addition of Mel (an experience) under long-day conditions (16 h light: 8 h dark) at PAR photon flux density about 120 μmol / (m^2 s), at a temperature 22-25°C. The light source was white TL-D 36W / 54-765, blue TL-D 36W / 18 and red TL-D 36W / 15 fluorescent lamps (Fig. 1). Also, we studied wheat coleoptile segments *Triticum aestivum* L. of Irgina variety. These segments were cultured in the darkness using 2% sucrose (control) with an addition of IAA or Mel, or Mel + IAA (experience). The range of the studied concentrations of Mel and IAA varied from 0.1pM to 1 μM. In the experiment, we measured growth parameters and determined the content of photosynthetic pigments. The optical density of the extract of pigments in 96%-ethanol was registered using the spectrophotometer at a wavelength of 470, 648 and 664 nm.

Our experiments showed that direction and magnitude of 1 μM Mel influence depended on the lighting conditions and IAA signal transduction (Fig. 4). In the darkness Mel inhibited the elongation of mutant axial organs, whereas it increased the size of the cotyledon wild type under the white light. Mel reduced the size of the root and the cotyledons under the white light in both lines, but increased the size of the root under the red light. Furthermore, the efficiency of Mel during *axr1-3* growth regulation was higher than Col. The experience has shown that the exogenous Mel under the white light has a stimulating effect on the growth of seedlings of *A. thaliana* in lower concentrations (0.1 pM) than IAA (1 nM). Mel was restoring *axr1-3* mutant axial organs growth and the content of photosynthetic pigments to the wild-type levels, probably by compensating violations of IAA signal transduction (Fig. 2, 3). In the absence of the IAA Mel did not affect the coleoptile segments of *T. aestivum* elongation, but during their coeffect Mel intensified its effectiveness in the regulation of the growth processes (Fig. 5). It appears from this that the action of Mel was not associated with the activation of plasma membrane H^+-ATPase, but changed the efficiency of IAA action.

The article contains 5 Figures, 31 References.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; Col; *axr1-3*; *Triticum aestivum*; melatonin; IAA; photomorphogenesis; pigments.

References

1. Hattori A, Migitaka H, Iigo M, Itoh M, Yamamoto K, Ohtani-Kaneko R, Hara M, Suzuki T, Reiter RJ. Identification of melatonin in plants and its effects on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptors in vertebrates. *Biochem. Mol. Biol.* 1995;35(3):627-634. PMID: 7773197

2. Chen G, Huo Y, Tan DX, Liang Z, Zhang W, Zhang Y. Melatonin in Chinese medicinal herbs. *Life Sci.* 2003;73:19-26. PMID: 12726883
3. Kolar J, Machackova I. Melatonin in higher plants: occurrence and possible functions. *Pineal Res.* 2005;39:333-341. doi: 10.1111/j.1600-079X.2005.00276.x
4. Reiter RJ, Tan DX, Manchester LC, Simopoulos AP, Maldonado MD, Flores LJ, Terron MP. Melatonin in edible plants (phytomelatonin): Identification, concentrations, bioavailability and proposed functions. *World Rev Nutr Diet.* 2007;97:211-230. doi: 10.1159/000097917
5. Caniato R, Filippini R, Piovan A, Puricelli L, Borsarini A, Cappelletti EM. Melatonin in plants. In: *Developments in Tryptophan and Serotonin Metabolism*. Allegri G, Costa CVL, Ragazzi E, Steinhart H, Laresio L, editors. Springer US. *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 2003;527:593-597. doi: 10.1007/978-1-4615-0135-0_68
6. Afreen F, Zobayed SMA, Kozai T. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation. *J. Pineal Research.* 2006;41:108-115. doi: 10.1111/j.1600-079X.2006.00337.x
7. Hardeland R, Pandi-Perumal SR, Poeggeler B. Melatonin in plants: focus on a vertebrate night hormone with cytoprotective properties. *FPSB.* 2007;1:32-45. Available at: http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOnline/images/0706/FPSB_1(1)/FPSB_1(1)32-45o.pdf (accessed 20.12.2016)
8. Kolar J, Johnson CH, Machackova I. Exogenously applied melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine) affects flowering of the short-day plant *Chenopodium rubrum. Physiologia Plantarum.* 2003;118:605-612. doi: 10.1034/j.1399-3054.2003.00114.x
9. Lei XY, Zhu RY, Zhang GY, Dai YR. Attenuation of cold-induced apoptosis by exogenous melatonin in carrot suspension cells: The possible involvement of polyamines. *J. Pineal Res.* 2004;36(2):126-131. PMID: 14962064
10. Tan DX, Manchester LC, Mascio P, Martinez GR, Prado FM, Reiter RJ. Novel rhythms of N1-acetyl-N2-formyl-5-methoxykynuramine and its precursor melatonin in water hyacinth: importance for phytoremediation. *The FASEB Journal.* 2007;21(8):1724-1729. doi: 10.1096/fj.06-7745com
11. Murch SJ, KrishnaRaj S, Saxena PK. Tryptophan is a precursor for melatonin and serotonin biosynthesis *in vitro* regenerated St John's wort (*Hypericum perforatum* L. cv. Anthos) plants. *Plant Cell Reports*. 2000;19:698-704. doi: 10.1007/s002990000206
12. Arnao MB, Hernandez-Ruiz J. The physiological function of melatonin in plants. *Plant Signal. Behav.* 2006;1(3):89-95. PMID: 19521488
13. Manchester LC, Tan DX, Reiter RJ, Park W, Monis K, Qi W. High levels of melatonin in the seeds of edible plants: Possible function in germ tissue protection. *Life Sci.* 2000;67(25):3023-3029. doi: 10.1016/S0024-3205(00)00896-1
14. Hernandez-Ruiz J, Cano A, Arnao MB. Melatonin: a growth-stimulating compound present in lupin tissues. *Planta*. 2004;220:140-144. doi: 10.1007/s00425-004-1317-3
15. Hernandez-Ruiz J, Cano A, Arnao MB. Melatonin acts as a growth-stimulating compound in some monocot species. *J. Pineal Research*. 2005;39:137-142. doi: 10.1111/j.1600-079X.2005.00226.x
16. Li C, Tan DX, Liang D, Chang C, Jia D, Ma F. Melatonin mediates the regulation of ABA metabolism, free-radical scavenging, and stomatal behaviour in two *Malus* species under drought stress. *J. Exp Bot*. 2015;66(3):669-680. doi: 10.1093/jxb/eru476
17. Weeda S, Zhang N, Zhao X, Ndip G, Guo Y, Buck GA, Fu C, Ren S. *Arabidopsis* transcriptome analysis reveals key roles of melatonin in plant defense systems. *PLoS ONE*. 2014;9(3):e93462. doi: 10.1371/journal.pone.0093462
18. Murch SJ, Campbell SSB, Saxena PK. The role of serotonin and melatonin in plant morphogenesis: regulation of auxin-induced root organogenesis *in vitro* cultured explants of St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.). *In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant.* 2001;37:786-793. doi: 10.1007/s11627-001-0130-y

19. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoides: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol.* 1987;148:350-382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1
20. Lincoln C, Britton JH, Estelle M. Growth and development of the *axr1* mutants of *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 1990;2(11):1071-1080. doi: 10.1105/tpc.2.11.1071
21. Estelle MA, Sommerville C. Auxin-resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* with an altered morphology. *Mol Gen Genet.* 1987;206:200-206. doi: 10.1007/BF00333575
22. Song YJ, Joo JH, Ryu HY, Lee JS, Bae YS, Nam KH. Reactive oxygen species mediate IAA-induced ethylene production in mungbean (*Vigna radiata* L.) hypocotyls. *J Plant Biol*. 2007;50:18-23. doi: 10.1007/BF03030595
23. Novikova GV, Nosov AV, Stepanchenko NS, Fomenkov AA, Mamaeva AS, Moshkov IE. Plant cell proliferation and its regulators. *Russ J Plant Physiol.* 2013;60(4):500-506. doi: 10.1134/S102144371304010
24. Schwechheimer C, Serino G, Deng X-W. Multiple ubiquitin ligase-mediated processes require COP9 signalosome and AXR1 function. *The Plant Cell*. 2002;14(10):2553-2563. doi: 10.1105/tpc.00343
25. Karnachuk RA, Bol'shakova MA, Efimova MV, Golovatskaya IF. Interaction of jasmonic acid and blue light in the regulation of *Arabidopsis* morphogenesis. *Russ J Plant Physiol.* 2008;55(5):597-602. doi: 10.1134/S1021443708050026
26. Golovatskaya IF, Dorofeev VYu, Medvedeva YuV, Nikiforov PE, Karnachuk RA. Optimization of illumination conditions in cultivation process of *Solanum tuberosum* L. cv. Lugovskoy microcuttings *in vitro*. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2013;4(24):133-144. In Russian, English summary. doi: 10.17223/19988591/24/11
27. Hughes RM, Vrana JD, Song J, Tucker CL. Light-dependent, dark-promoted interaction between *Arabidopsis* cryptochrome 1 and phytochrome B proteins. *J Biol Chem*. 2012;287:22165-22172. doi: 10.1074/jbc.M112.360545
28. Golovatskaya IF, Karnachuk RA. Role of green light in physiological activity of plants. *Russ J Plant Physiol.* 2015;62(6):727-740. doi: 10.1134/S1021443715060084
29. Dunand C, Crevecoeur M, Penel C. Distribution of superoxide and hydrogen peroxide in *Arabidopsi*s root and their influence on root development: Possible interaction with peroxidases. *New Phytologist*. 2007;174:332-341. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.01995.x
30. Guerrero JM, Reiter RJ. Melatonin-immune system relationships. *Curr Top Med Chem*. 2002;2(2):167-179. doi: 10.2174/1568026023394335
31. Adamczyk-Sowa M, Sowa P, Zwirska-Korczala K, Pierzchala K, Bartosz G, Sadowska-Bartosz I. Role of melatonin receptor MT2 and quinone reductase II in the regulation of the redox status of 3T3-L1 preadipocytes *in vitro. Cell Biol Int.* 2013;37(8):835-842. doi: 10.1002/cbin.10105

Received 17 December, 2016; Revised 10 January, 2017;
Accepted 26 January 2017; Published 25 March 2017

Author info:
Golovatskaya Irina F, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Plant Physiology & Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., 634050 Tomsk, Russian Federation.
E-mail: golovatskaya.irina@mail.ru
Boyko Ekaterina V, Postgraduate, Department of Plant Physiology & Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.
E-mail: CaterinaSoloveva@gmail.com
Karnachuk Raisa A, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Plant Physiology & Biotechnology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 161–177

ЭКОЛОГИЯ

УДК 581.526.53
doi: 10.17223/19988591/37/9

А.М. Русанов[1], М.А. Сафонов[2]

[1] Оренбургский государственный университет, г. Оренбург, Россия
[2] Оренбургский государственный педагогический университет, г. Оренбург, Россия

Почвенно-растительный покров асимметричных водоразделов степной зоны Волго-Уральского междуречья

В ходе многолетних мониторинговых исследований установлено, что гидротермические условия склонов водоразделов разной крутизны и экспозиции и их плоские вершины отличаются по комплексу показателей, в результате чего формируются почвы и растительные сообщества, значительно различающиеся между собой по свойствам и составу. Для асимметричных водоразделов показана мозаичность почвенно-растительного покрова: ряд биогеоценозов по составу фитоценозов и свойствам черноземов близки к настоящим степям, а часть – к сухим степям. При этом обобщенные характеристики почв и растительности территории соответствуют подзоне засушливых степей. Полученные данные дают возможность отнести полярную асимметрию водоразделов к условиям, повышающим видовое и структурное разнообразие почвенно-растительного покрова на современном этапе эволюции степных ландшафтов.

Ключевые слова: *почвы; растительный покров; степная зона; асимметричный водораздел; мезоклимат.*

Введение

Ведущим фактором формирования почвенно-растительного покрова являются гидротермические условия, складывающиеся из соотношения количества и характера поступления влаги и величин инсоляции. Значительная часть территории Волго-Уральского междуречья расположена в степной зоне; в ее северной части распространены луговые степи, южнее переходящие в типичные степи на черноземах обыкновенных и южных. Однако на эту постепенно меняющуюся последовательность влияет ряд региональных особенностей, которые вызывают нарушения географической зональности почв и растений на мезоуровне. К ним, в частности, относятся орография и геологическое строение территории, характеристики гидрографической сети, химизм почвообразующих пород, интенсивность антропогенных нагрузок и т.п. Таким образом, почвенный покров и растительность отдельных

типов ландшафтов формируют мозаику, из которой складывается обобщенный облик степи, свойственный определенной подзоне. Эта мозаичность базируется на пространственной структуре распределения тепла и влаги, углерода и питательных ресурсов, характерной для субаридных ландшафтов [1–4].

Большая роль в возникновении такой мозаичности принадлежит асимметрии речных водоразделов, феномен которой исследуется более ста лет на разных континентах и в различных природных зонах [5–10]. Установлено, что в пределах подобных водоразделов вследствие отличий в экспозициях и морфологии склонов, инсоляции и условиях увлажнения формируются биотопы, специфичные в плане характеристик почвенно-растительного покрова [11–14].

В пределах межбассейновых водоразделов обычно выделяют ландшафтные асимметрии, связанные с меридиональным и широтным простиранием речных долин. Чаще объектами изучения являются меридиональные проявления асимметрии [6, 11, 13], реже – полярные асимметрии [15–18].

В Волго-Уральском междуречье гидрографическая сеть ориентирована с востока на запад. Следствием этого обстоятельства стала широтная асимметрия водоразделов: короткие, крутые и покатые склоны обращены на юг, северные, как правило, длинные и пологие. Феномен ландшафтной асимметрии Волго-Уральского междуречья ранее рассматривался исследователями с точки зрения геоморфологии [19], а также как явление, обусловливающее отличие в инсоляции склонов разных экспозиций [20]. При этом специфика почвенно-растительного покрова асимметричных ландшафтов оставалась мало изученной [21].

Цель исследования – изучение влияния гидротермических и топографических факторов асимметричных водоразделов степной зоны Волго-Уральского региона на формирование растительности и почв, а также изучение взаимосвязи и взаимозависимости между свойствами черноземов и видовым составом фитоценозов.

Материалы и методики исследования

В основу исследования положены результаты многолетних полевых исследований почв и растительности степей Волго-Уральского междуречья. Работы проводились в период максимальной вегетации растительности (конец июня – начало июля) в 2010–2012 и 2014 гг. Климат территории континентальный с резкими температурными контрастами: холодная малоснежная зима, жаркое сухое лето, быстрый переход от зимы к лету, неустойчивое количество и недостаточность атмосферных осадков, преобладание испарения над увлажнением [22]. Среднегодовое количество осадков составляет 320–370 мм, большая часть которых приходится на летне-зимний период. Летние дожди, как правило, имеют ливневый характер; при этом вода сте-

кает к подошвам склонов и испаряется, не успевая впитаться в почву. Недостаток влаги приводит к частым засухам, продолжительность которых в отдельные годы превышает 25–35 дней. Длительность активной вегетации растений варьирует от 150 до 155 дней, при этом сумма температур свыше +10°С составляет 2 450–2 650°С. Средняя температура января колеблется от –16,3 до –17,5°С, июля – от +20,7 до +23,9°С. Устойчивый снежный покров образуется в конце второй – начале третьей декады ноября, разрушается в первой – второй декадах апреля. Высота снежного покрова достигает 25–30 см; из-за сильных ветров залегание снега неравномерное.

Район исследований – асимметричный водораздел рек Чаган–Бузулук (52°2'47" с.ш., 52°29'44" з.д.) с хорошо сохранившейся естественной растительностью, приуроченный к Общесыртовско-Предуральской степной провинции. Сложный по морфологии склон южного направления имеет длину 550 м. Он представлен элювиальной (с уклоном до 5°), транзитной (2,5–3,5°), небольшой по протяженности выпуклой (3,5–6,0°) и аккумулятивной (до 1,0°) микрозонами. Местный базис эрозии составляет 70 м. Протяженность прямого пологого склона северной экспозиции составила около 800 м, а средний его уклон равен 3,0° при базисе эрозии 55 м. Вершина водораздела представлена выровненным плато шириной до полукилометра. Почвы территории представлены черноземами южными карбонатными малогумусными и слабогумусированными мало- и среднемощными глинистыми и тяжелосуглинистыми на элювиальных мергелях и делювиальных пестроцветных отложениях тяжелого гранулометрического состава с локальными вкраплениями темно-бурых засоленных глин морского генезиса.

Методы работ включали полевые наблюдения и лабораторные исследования. Для получения данных о гидротермическом режиме проводился мониторинг климатических показателей. Общепринятыми методами определялись высота снежного покрова и температура приземного слоя атмосферы. Температура почвы измерялась путем заложения датчиков «Термохрон» DS1921G на глубину 20 см.

Физические и химические свойства почв исследовались общепринятыми методами [23]. Период биологической активности почв (ПБА) определялся методом Д.С. Орлова и О.Н. Бирюковой [24]. Целлюлозоразлагающая активность почв исследовалась методом аппликации [25].

Видовой состав растений анализировался в пределах парциальных флор [26]; для его определения использовался «Определитель сосудистых растений Оренбургской области» [27]. При проведении исследований были заложены серии геоботанических площадок 10×10 м в 10-кратной повторности в верхней, средней и нижней частях склонов северной и южной экспозиции, а также на водоразделе. На площадках изучались свойства почв, определялся флористический состав растительных сообществ и проводилось их геоботаническое описание.

Результаты исследования и обсуждение

На формирование биогеоценозов влияет ряд факторов, и различия между почвами и растительностью в разных частях асимметричных водоразделов определяются их сочетаниями и интенсивностью проявления. Важнейшим климатообразующим фактором и соответственно условием, определяющим характеристики растительного покрова и свойств почв, является солнечная радиация. Интенсивность инсоляции зависит от угла падения солнечных лучей на земную поверхность: на склонах южного направления в середине летнего дня они падают почти под прямым углом, сильнее нагревая поверхность; на северных склонах лучи касаются плоскости земли под острыми углами. Вследствие этих отличий склоны, обращенные на юг, получают тепла в 2–3 раза больше, чем северные [28, 29]. Разное количество тепловой энергии, поступающей к склонам полярных направлений и к плато, определяют различия во всем комплексе гидротермических показателей склонового ландшафта, формируя на каждом его фрагменте лишь ему присущий мезоклимат (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

Основные характеристики мезоклимата асимметричного водораздела [Main characteristics of the mesoclimate of the asymmetric watershed]

Показатели [Parameters]	Склон северной экспозиции [Slope of the northern exposition]	Выровненный водораздел [Leveled watershed]	Склон южной экспозиции [Slope of the southern exposition]
Средняя температура приземного слоя воздуха в июле, °С [Average surface air temperature in July, °C]	+18,1	+20,6	+25,3
Средняя температура приземного слоя воздуха в январе, °С [Average surface air temperature in January, °C]	–17,8	–18,5	–20,3
Высота снежного покрова, см [Snow cover depth, cm]	32,8	27,0	17,7
Запасы воды в снеге, мм [Overall water reserves in snow, cm]	82,0	67,5	44,3

За время наблюдений температура на выровненном водоразделе соответствовала средним показателям для засушливых степей Урала. На северном, «холодном», склоне летом она оказалась на 2,5°С ниже, а на противоположном, «теплом», – на 4,7°С выше средних для плато значений. Обратная картина складывается зимой: на южном склоне выявлена относительно низкая

среди других фрагментов водораздела температура, что в немалой степени связано с различиями в высоте снежного покрова. Снеговая съемка показала, что под влиянием ветра южных направлений высота снега на наветренном склоне оказалась минимальной, в то время как на противоположном, северном, она заметно превосходила средние значения для окружающего пространства. Как результат – глубина промерзания почв на склоне северного направления составила 75 см, на южном – 110 см. Следствием разницы в высоте снежного покрова являются и различия в запасах воды в почве, так как именно талая вода во многом определяет активность первых фаз вегетации растений. Если же принять во внимание, что при активном снеготаянии на покатых элементах склона южного направления часть талой воды с поверхностным стоком выпадает из влагооборота в системе «почва–растение–атмосфера», то дефицит почвенной влаги на южных склонах проявляет себя значительно раньше, чем на северных [30].

Особенности местного климата обеспечивают неоднородность почвенного покрова территории (табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

Свойства южных черноземов водораздельного ландшафта
[Properties of southern chernozems of the watershed landscape]

Показатели [Parameters]	Склон северной экспозиции [Slope of the northern exposition]	Выровненный водораздел [Leveled watershed]	Склон южной экспозиции [Slope of the southern exposition]
Мощность гумусового горизонта, см [Depth of humus horizon, cm]	40–52	42	28–37
Содержание гумуса, % [Humus content, %]	5,0–5,8	5,1	3,2–4,8
Степень гумификации органического вещества почв, % [Degree of soil organic matter humification, %]	43	45	35
ПБА, сут [Period of biological activity, days]	148	142	135
Целлюлозолитическая активность, % [Cellulosolytic activity,%]	25,4	21,1	15,3
Коэффициент структурности [Soil pedality coefficient]	1,52–1,67	1,53	0,73–1,14
Плотность почв, г/см^3 [Soil density, g/cm^3]	1,07–1,18	1,13–1,22	1,17–1,35
Водопроницаемость, мм/ч [Water infiltration, mm/h]	110–143	128	66–82

Приведенные в таблице данные позволяют сделать вывод о существенных отличиях в свойствах почв склонов разных экспозиций и собственно водораздельного плато. Исходя из цели работы, авторы сочли возможным не

обсуждать подробно варьирование каждого из показателей, а представить лишь общую картину изменчивости характеристик почв.

Почвообразующими породами склона северного направления явились делювиальные карбонатные тяжелые суглинки, а на выровненном водоразделе – карбонатные элювиально-делювиальные тяжелые и средние суглинки. Мощность верхних гумусововых горизонтов (А+АВ) на северном склоне и на выровненном плато, а также содержание гумуса в этих почвах оцениваются как величины среднего уровня. На южном склоне генетической основой процессам почвообразования служат элювиально-делювиальные карбонатные глины, а на небольших по протяженности относительно крутых фрагментах – карбонатные среднезасоленные тяжелые суглинки. Черноземы склона имеют малую мощность генетических горизонтов и низкий уровень содержания важнейшей составляющей органического вещества почв – гумуса. При этом на южном склоне выявлена неоднородность почв как по мощности верхних горизонтов, так и по содержанию гумуса, что связано со сложным строением склонового ландшафта: более крутые его участки имеют самые низкие показатели по обоим признакам. Кроме того, на подобных фрагментах южных склонов выявлена такая редко встречающаяся в европейских черноземах морфологическая особенность почвенного профиля, как языковатая граница перехода между горизонтами (А+АВ) и В, связанная, вероятно, с низкими зимними температурами при невысокой мощности снежного покрова и анизотропностью переходного горизонта. Глубина языков не превышала 7 см, ширина – до 3 см.

Черноземы северного склона и плато, в отличие от южного склона, имеют очень высокую степень гумификации органического вещества почв, что характеризует высокую интенсивность процессов гумусообразования.

Период биологической активности почв (ПБА) характеризует собой тот отрезок времени, на протяжении которого среднесуточная температура превышает +10°С, а запасы продуктивной почвенной влаги при этом составляют более 2%. По своей сути ПБА отражает продолжительность активной фазы вегетации зональных растительных сообществ. Различия почв водораздела по этому показателю связаны с тем, что биологическая активность черноземов южного склона носила прерывистый характер прохождения из-за 3–5 периодов иссушения верхнего горизонта, когда содержание доступной влаги в них снижалось ниже критических отметок. Длительность таких временных отрезков составляла от 3 до 7 суток. На плато такие периоды отмечались не более трех раз с продолжительностью каждого не более трех суток, а на северных склонах ПБА прерывался 1–2 раза лишь в относительно засушливые годы. Что касается влияния биологической активности почв на рост и развитие растений, то следует отметить, что для их вегетации имеет значение не только продолжительность ПБА за весь весенне-осенний период, но и длительность перерывов в его прохождении из-за различий семейств и видов, формирующих фитоценозы, по их устойчивости к засухе.

Целлюлозолитическая активность служит показателем трансформации органического вещества почв и косвенно определяет уровень их плодородия. Установлено, что по этому показателю почвы склона южной экспозиции почти в два раза уступают черноземам, приуроченным к северным склонам (см. табл. 2).

Структурно-агрегатный состав почв является главным регулятором всей совокупности их физических свойств [23, 31, 32]. Судя по коэффициенту структурности, наиболее благоприятными показателями обладают черноземы северного склона, особенно в его нижней, аккумулятивной части. На покатых фрагментах склона противоположного направления этот показатель принимает минимальные значения.

Свойства почв в значительной мере определяют видовой состав растительных сообществ. Список высших сосудистых растений района исследования включает 182 вида, относящихся к 89 родам и 38 семействам. Наиболее многовидовые рода: *Artemisia* (5 видов)*, Astragalus, Potentilla* (по 4 вида); *Silene, Veronica* (по 3 вида). По видовой насыщенности преобладают семейства *Asteraceae* и *Poaceae*, что характерно в целом для растительности степной зоны. Доля одновидовых семейств составляет 28,9%. С точки зрения представленности экологических групп в изученной флоре преобладают мезоксерофиты и ксерофиты (44,5%); по отношению к освещенности явно преобладают облигатные гелиофиты (91,2%).

Таблица 3 [Table 3]

Представленность ведущих семейств в изученных парциальных флорах*
[Representation of the leading families in the studied partial florae*]

Семейства [Family]	Флора степей Южного Урала [33] [Flora of steppes of the Southern Urals]	Парциальная флора [Partial flora]		
		Водораздел [Watershed]	Склон северной экспозиции [Slope of the northern exposition]	Склон южной экспозиции [Slope of the southern exposition]
Asteraceae	1 / 12,6	1 / 14,3	1 / 18,8	1 / 11,8
Poaceae	2 / 9,2	2 / 8,9	2 / 11,6	1 / 11,8
Fabaceae	3 / 7,6	3 / 12,5	2 / 11,6	2 / 9,8
Brassicaceae	4 / 6,8	5 / 5,4	4 / 7,2	4 / 5,9
Caryophyllaceae	5 / 5,0	7 / 6,2	6 / 4,3	–
Chenopodiaceae	6 / 4,5	8 / 1,8	7 / 2,9	3 / 7,8
Cyperaceae	7 / 4,4	-	8 / 1,4	–
Rosaceae	8 / 4,1	4 / 7,1	3 / 10,1	3 / 7,8
Apiaceae	9 / 3,5	8 / 1,8	7 / 2,9	4 / 5,9
Ranunculaceae	10 / 2,7	6 / 3,6	7 / 2,9	6 / 2,0
Общее число видов, шт. [Total number of species]	1 613	92	113	81

Примечание. В числителе – место семейства в флоре по численности видов; в знаменателе – доля видов семейства в изученной флоре.

[*Note*: in the numerator - the position of the family in the flora according to the number of species; in the denominator-the proportion of the family species in the studied flora].

Отмеченные виды растений неравномерно распределены по профилю водораздела. Это касается видового разнообразия растений на площадках в разных частях профиля, встречаемости отдельных видов и представленности отдельных семейств (табл. 3). Так, максимальное видовое разнообразие отмечено на северном склоне, а минимальное – на южном. При этом среднее сходство парциальных флор составляет 62,5%.

Флора вершины водораздела по составу соответствует зональным признакам. В число основных входят семейства, традиционно считающиеся «ядром» степной флоры: *Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Caryophyllaceae, Rosaceae* и др. На их долю приходится более 60% видов (см. табл. 3).

В растительном покрове преобладают растительные сообщества, относящиеся к группам формаций злаковых и разнотравно-злаковых степей. Большие площади заняты фитоценозами, относящимися к типчаково-ковыльной (*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. + *Festuca valesiaca* Gaudin.) и ковыльно-типчаковой (*Stipa capillata* L.+ *Festuca valesiaca*) ассоциациям. В растительном покрове могут быть выделены подъярусы. Верхний ярус слагают единичные представители кустарников, в частности *Amygdalus nana* L., *Caragana arborescens* L. В собственно травянистом ярусе по высоте доминируют ковыли (Лессинга и волосатик); несколько уступает им типчак (*Festuca valesiaca*). Также из злаков часто отмечаются *Phleum phleoides* L., *Poa angustifolia* L. Разнотравье представлено *Achillea micrantha* Willd., *Adonis wolgensis* Steven ex DC., *Artemisia austriaca* Jacq., *Centaurea marschalliana* Spreng., *Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz., *Euphorbia caesia* Kar. et Kir., *Galium ruthenicum* Willd., *Phlomis pungens* Willd., *Plantago lanceolata* L., *Potentilla bifurca* L., *Rumex confertus* Willd., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed., *Scabiosa ochroleuca* L., *Trifolium elegans* Savi., *Verbascum phoeniceum* L. и др. Проективное покрытие травостоя составляет 70–80%, из них на совокупную долю разнотравья приходится не более 10–20%.

Экологические условия склона северного направления отличаются большим разнообразием, чем на водораздельном плато, следствием чего стало расширение спектра семейств и видового разнообразия растительности. На склоне существенно увеличивается разнообразие видов семейств *Boraginaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae* (см. табл. 3). Появляются такие виды растений, как *Cichorium intybus* L., *Gypsophila paniculata* L., *Nonea rossica* Stev., *Tragopogon dubius* Scop., *Veronica incana* L. В пределах аккумулятивной микрозоны склона, где влажность почв редко снижается до критического уровня, произрастают виды, типичные для юга лесостепной зоны, расположенной значительно севернее, – *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. и *Koeleria cristata* L. Растительность склона представлена сообществами, относящимися к группе формаций злаковые степи (фитоценозы типчаковой *(Festuca valesiaca*) и ковыльно-типчаковой (*Festuca valesiaca + Stipa lessingiana*) ассоциаций, преимущественно приуроченные к верхней и средней частям склонового ландшафта). В пределах микрозоны аккумуляции описаны со-

общества, относящиеся к группе формаций разнотравно-злаковые степи (сообщества разнотравно-типчаковой *(Festuca valesiaca + mh*) и разнотравно-ковыльной (*Stipa lessingiana + mh*) формации). Как и на плато, в составе подъярусов доминируют единичные кустарники, ковыль Лессинга, типчак и другие злаки, разнотравье и лишайники. Проективное покрытие растительности возрастает вниз по профилю склона, меняясь с 65–75% в пределах верхней склоновой микрозоны до 85–95% в границе аккумулятивного фрагмента склона, в том числе на разнотравье приходится до 15% на верхней микрозоне и до 25–30% на его подошве.

На склоне южной экспозиции представленность семейств и видов заметно отличается от выровненного водораздела (см. табл. 3). Флора этой территории пополнилась представителями семейств *Apiaceae, Limoniaceae* и *Chenopodiaceae*, не встречавшимися на водоразделе; одновременно из нее исчезли представители семейства *Caryophyllaceae*. Среди видового состава впервые для исследуемого пространства выявлены такие растения, как *Bassia prostrata* (L.) Beck, *Eryngium planum* L., *Lappula stricta* (Ledeb.) Guerke, *Medicago falcata* L., *Pimpinella saxifraga* L. На крутых участках склона произрастает ферула каспийская (*Ferula caspica* Bieb.) – вид, в целом не типичный для степной зоны. В пределах средней части склона выявлены небольшие по площади ареалы засоленных почв, образование которых связано с локальным распространением засоленных почвообразующих пород. В составе растительности этих местообитаний доминируют *Limonium gmelinii* Willd. и *Camphorosma monspeliaca* L. Важно отметить, что северная граница распространения последних трех видов проходит южнее района исследований. Как и в случае с произрастанием на северном склоне *Bromopsis inermis* и *Koeleria cristata*, данный пример соответствует правилу предварения Алехина и Вальтера, согласно которому склоны северных направлений несут на себе виды, свойственные более северным растительным группировкам, а склоны южных экспозиций – растения, характерные для зон, расположенных южнее в ряду географической зональности. При этом авторы связывали это отклонение от закона зональности растительности с углом падения солнечных лучей. Анализ полученных данных показал, что в условиях асимметрии склонов под влиянием различий в воздействиях факторов среды формируются почвы, которые по мощности гумусового горизонта, содержанию и качеству гумуса и некоторым физическим свойствам соответствуют типам и подтипам почв, расположенных севернее (обыкновенным черноземам на нижних микрозонах северных склонов) и южнее (темно-каштановым обычным и темно-каштановым карбонатно-солонцеватым на наиболее крутых участках склонов южного направления) в ряду географической зональности. Следовательно, вышеупомянутое правило предварения обусловлено не только прямым влиянием инсоляции на формирование флоры, но и опосредованным – через формирование в условиях склоновых ландшафтов разного направления почв, по своим свойствам в значительной мере отличающих-

ся от черноземов водораздельного плато и обеспечивающих вегетацию не свойственных для исследуемой территории видов растений.

Частным примером влияния микромозаичности почв на пространственную структуру фитоценозов является тот факт, что на крутых фрагментах южного склона наилучшими признаками подземных и наземных вегетативных органов обладали те экземпляры растений, чья корневая система (случайно) проникала в языковатые углубления, заполненные обогащенным органикой почвенным материалом, попавшим в них из верхнего гумусового горизонта.

В пределах южного склона среди фитоценозов наиболее распространены сообщества, относящиеся к полынково-ковыльной (*Stipa capillata + Artemisia austriaca*) и типчаково-полынково-ковыльной (*Stipa capillata + Artemisia austriaca + Festuca valesiaca)* ассоциациям на пологих участках склонового ландшафта, проективное покрытие которых составляет 60–65%; а также разнотравно-ковыльной (*Stipa capillata + Variicherbitas*) и ковыльно-разнотравной (*Stipa capillata + Variicherbitas*) ассоциациям на его крутых фрагментах с проективным покрытием 50–55%, из которых на разнотравье приходилось от 20 до 30%. В пределах крутосклоновых участков разнотравье представлено *Achillea micrantha, Artemisia austriaca, Eryngium planum, Euphorbia caesia, Medicago falcata, Phlomis desertorum, Rumex confertus, Salvia tesquicola, Verbascum phoeniceum* и др.

Среди геоботанических показателей степных сообществ особое место принадлежит ежегодно производимой фитомассе, главной составляющей биологического фактора почвообразования. Запасы растительной органики составили на южном склоне 125,6–174,9 ц/га, на плато водораздела – 211,1–225,3 и на южном склоне – 216,7–266,1 ц/га. При этом соотношение подземной (в слое 0–20 см) и надземной биомассы менялось от южного склона к северному с 2,8–3,0 до 3,5–4,4. Различия в биологическом факторе почвообразования являются отражением всей совокупности свойств и режимов почв: от габитуса почвенного профиля и качественного состава и содержания гумуса до физических свойств и гидротермического режима.

Почвы водораздела, в зависимости от экспозиции склона и ее крутизны, отличаются по структурно-агрегатному составу, от которого, в свою очередь, зависит плотность почв, выполняющая регулирующую роль в формировании видового состава степных фитоценозов. Доминирующее положение в степной растительности занимают виды семейства *Poaceae*, анатомической особенностью которых является мочковатая корневая система, нуждающиеся в черноземах с низкими показателями плотности. Ее оптимум, характерный для целинных черноземов всех типов, находится в пределах 1,00–1,20 г/см^3 [34]. Именно при таких ее значениях придаточные корни через межагрегатные и внутриагрегатные поры густо принизывают почвенную массу и с максимальной эффективностью используют влагу, обеспечивая тем самым оптимальные условия для вегетации злаковых трав. Для растений со стержневы-

ми корнями высокая плотность не является лимитирующим фактором для вегетации. В частности, установлено, что черноземы выровненного плато и северных пологих склонов водораздела имеют оптимальную плотность для развития дикорастущих видов злаков. При движении вниз по склону этот показатель постепенно снижается и достигает своих минимальных значений (0,92 г/см^3) в пределах зоны аккумуляции. Плотность корнеобитаемого слоя почв склона южного направления весьма неоднородная. В пределах транзитного и аккумулятивного участков склона она близка к оптимальной, а на незначительных по протяженности и относительно крутых элювиальной и выпуклой позициях она характеризуется как уплотненная и плотная (более 1,30 г/см^3). На этих территориях доля видов растений со стержневой корневой системой максимальна.

В процессе работ получены материалы, которые легли в основу ещё одного суждения на роль физических свойств почв в доминировании злаков. Она проявляется на самых ранних фазах их вегетации. Известно, что семена диких видов трав семейства мятликовые (*Poaceae*) приспособлены к прорастанию при самых низких положительных температурах (от +1°С). Установлено, что самые первые фазы вегетации злаков (набухание семян и их прорастание) в степной зоне Волго-Уральского междуречья продолжаются в среднем 3–5 дней. Следом за прорастанием наступает фаза интенсивного развития придаточных корней; они густо пронизывают верхний (0–10 см) слой почвы, чему способствуют преобладание в структурном составе агрономически ценных агрегатов, высокая агрегатная и межагрегатная пористость, оптимальная плотность и водоудерживающая способность почв. Несмотря на характерный для степной зоны быстрый рост весной положительных температур, между началом вегетации злаков и достижением среднесуточной температуры, обеспечивающей начало развития растений других семейств, проходит от 7 до 10 дней, а при затяжной весне и более. За этот период масса корневых систем злаков достигает уровня, который затрудняет вегетацию растений других семейств.

Заключение

Морфологической особенностью рельефа Волго-Уральского междуречья является полярная асимметрия речных водоразделов, вследствие чего к склонам разных экспозиций поступает различное количество солнечной радиации, что выразилось в специфике мезоклимата каждого фрагмента водораздельного пространства. Неоднородность гидротермических условий проявились в свойствах и составе почв и растительности водоразделов: на плато они соответствуют зональным признакам засушливых степей, склоновые ландшафты южных экспозиций близки к сухим степям, склоны северного направления в большей степени соответствуют настоящим степям. Одним из следствий таких изменений в экологии ландшафтов стало нарушение

закона зональности растительности в соответствии с правилом предварения Алехина и Вальтера.

Представленные материалы дают возможность отнести полярную асимметрию водоразделов с ее широким спектром экологических факторов к условиям, повышающим видовое и структурное разнообразие почвенно-растительного покрова степных регионов. Изменчивость характеристик почв и растительности в геоморфологическом градиенте может быть использована для обобщенного анализа процессов эволюции склоновых ландшафтов степной зоны и для решения вопросов, связанных с выполнением работ по государственному экологическому мониторингу земель.

Литература

1. *Ludwig J., Wilcox B., Breshears D., Tongway D.* Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes // Ecology. 2005. Vol. 86, № 2. PP. 288–297.
2. *Kefi S., Rietkerk M., Alados C.L., Pueyo Y., Papanastasis V.P., Elaich A., de Ruiter P.C.* Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems // Nature. 2007. № 449. PP. 213–215. doi: 10.1038/nature06111.
3. *Gonzalez-Polo M., Austin A.T.* Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina // Soil Biol. Biochem. 2009. Vol. 41, is. 6. PP. 1348–1351. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.03.008.
4. *Guittierrez-Jurado H.A., Vivoni E.R.* Ecogeomorphic expressions of an aspect-controlled semiarid basin: II. Topographic and vegetation controls on solar irradiance // Ecohydrology. 2013. № 6. PP. 24–37. doi: 10.1002/eco.1263.
5. *Dohrenwend J.C.* Systematic valley asymmetry in the central California Coast Ranges // Geological Society of America Bulletin. 1978. № 89. PP. 891–900.
6. *Mieklejohn K.I.* Valley asymmetry on south-eastern Alexander Island, Antarctica, and valley forms in the high Drakensberg, Southern Africa // South African Geographic Journal. 1994. Vol. 76, № 2. PP. 68–72.
7. *Dortch J.M., Owen L.A., Schoenbohm L.M., Caffee M.W.* Asymmetrical erosion and morphological development of the central Ladakh Range, northern India // Geomorphology. 2011. Vol. 135, № 1–2. PP. 167–180.
8. *Куржанова А.А.* Асимметрия склонов речных долин и литологические условия востока Русской равнины // Современные проблемы науки и образования. 2012. № 3. С. 1–6.
9. *Федотов В.И., Федотов С.В.* Эффекты гор на возвышенных равнинах Среднерусской лесостепи // Вестник ВГУ. Серия : География. Геоэкология. 2013. № 1. С. 5–12.
10. *Михно В.Б.* Симметрия как фактор структурной организации, динамики и устойчивости ландшафтов // Вестник ВГУ. Серия : География. Геоэкология. 2014. № 4. С. 5–11.
11. *Desta F., Colbert J.J., Rentch J.S., Gottschalk K.W.* Aspect Induced Differences in Vegetation, Soil, and Microclimatic Characteristics of an Appalachian Watershed // Castanea. 2004. Vol. 69, № 2. PP. 92–108.
12. *Русанов А.М., Милякова Е.А.* Влияние экспозиции склона на свойства южных черноземов Предуралья // Почвоведение. 2005. № 6. С. 645–652.
13. *Kurkowski T.A., Mann D.H., Rupp T., Verbyla D.L.* Relative importance of different secondary successional pathways in an Alaskan boreal forest // Canadian Journal of Forest Research. 2008. Vol. 38, № 7. PP. 1911–1923.
14. *Harman C. J. et al.* Spatial patterns of vegetation, soils, and microtopography from terrestrial laser scanning on two semiarid hillslopes of contrasting lithology // Journal of Geophysical Research : Biogeosciences. 2014. T. 119, № 2. PP. 163–180.

15. *Istanbulluoglu E., Yetemen O., Vivoni E.R., Gutierrez-Jurado H.A., Bras R.L.* Eco-geomorphic implications of hillslope aspect: Inferences from the analysis of landscape morphology in central New Mexico // Geophys. Res. Lett. 2008. Vol. 35, L14403. doi: 10.1029/2008GL034477.
16. *Poulos M.J., Pierce J.L., Flores A.N., Benner S.G.* Hillslope asymmetry maps reveal widespread, multi-scale organization // Geophys. Res. Lett. 2012. Vol. 39, L06406. doi: 10.1029/2012GL051283.
17. *McGuire L.A., Pelletier J.D., Roering J.J.* Development of topographic asymmetry: Insights from dated cinder cones in the western United States // Journal of Geophysical Research: Earth Surface. 2014. T. 119, № 8. PP. 1725–1750.
18. *Yetemen O., Istanbulluoglu E., Duvall A.R.* Solar radiation as a global driver of hillslope asymmetry: Insights from an ecogeomorphic landscape evolution model // Water Resources Research. 2015. T. 51, № 12. PP. 9843–9861.
19. *Решетова Л.Н.* Связь ландшафтов Западного Оренбуржья с морфоструктурой её территории // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2005. № 3 (41). С. 38–42.
20. *Рычко О.К., Петрищев В.П., Журавлев А.А.* Микроклиматические факторы дифференциации ландшафтных комплексов Южного Приуралья // Аридные экосистемы. 2005. Т. 11, № 28. С. 51–57.
21. *Анилова Л.В., Куранова В.В., Клименкова П.О.* Гумусообразование и гумус черноземов асимметричных склонов общего Сырта // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № 6. С. 534–536.
22. *Географический* атлас Оренбургской области / науч. ред. А.А. Чибилёв. М. : Изд-во ДИК, 1999. 96 с.
23. *Шеин Е.В.* Курс физики почв. М. : Изд-во МГУ, 2005. 432 с.
24. *Орлов Д.С., Бирюкова О.Н.* Гумусное состояние почв как функция их биологической активности // Почвоведение. 1984. № 8. С. 39–48.
25. *Востров Н.С., Петрова А.Н.* Определение биологической активности почв различными методами // Микробиология. 1961. Т. 30. С. 665–672.
26. *Юрцев Б.А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы современной флористики. Л. : Наука, 1987. С. 13–28.
27. *Рябинина З.Н., Князев М.С.* Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009. 758 с.
28. *Sen Z.* Solar energy fundamentals and modeling techniques. London : Springer, 2008. 276 p.
29. *Исаков В.А., Шкляев В.А.* Оценка поступления солнечной радиации на естественные поверхности с применением геоинформационных систем // Географический вестник. 2012. № 1. С. 72–80.
30. *Lutzow M., Kögel-Knabner I.* Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition - what do we know? // Biology and Fertility of soils. 2009. Vol. 46. PP. 1–15.
31. *Lal R.* Soil structure and sustainability // J. Sustain. Agric. 1991. № 1. PP. 67–92.
32. *Pachepsky Y.A., Rawls W.J.* Soil structure and pedotransfer functions // Eur. J. Soil Sci. 2003. № 54. PP. 443–451.
33. *Рябинина З.Н.* Растительный покров степей Южного Урала. Оренбург : Изд-во ОГПУ, 2003. 224 с.
34. *Русанов А.М.* Почва как фактор восстановления растительности естественных пастбищ // Экология. 2011. № 1. С. 34–42.

Поступила в редакцию 07.12.2016 г.; повторно 18.01.2017 г.;
принята 26.01.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Сведения об авторах:
Русанов Александр Михайлович – профессор, д-р биол. наук, зав. кафедрой биологии и почвоведения химико-биологического факультета Оренбургского государственного университета (Россия, 460018, г. Оренбург, пр. Победы, 13).
E-mail: soilec@esoo.ru
Сафонов Максим Анатольевич – доцент, д-р биол. наук, зав. кафедрой общей биологии, экологии и методики обучения биологии Института естествознания и экономики Оренбургского государственного педагогического университета (Россия, 460014, г. Оренбург, ул. Советская, 19).
E-mail: safonovmaxim@yandex.ru

Rusanov AM, Safonov MA. Soil and vegetation of asymmetric watersheds of the steppe zone of the Volga-Ural Interfluve. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;37:161-177. doi: 10.17223/19988591/37/9 In Russian, English summary

Alexander M. Rusanov[1], Maxim A. Safonov[2]

[1]Orenburg State University, Orenburg, Russian Federation
[2]Orenburg State Pedagogical University, Orenburg, Russian Federation

Soil and vegetation of asymmetric watersheds of the steppe zone of the Volga-Ural Interfluve

A distinctive feature of the geomorphology of the Volga-Ural interfluve is polar orientation and asymmetry of the watersheds associated with the latitudinal stretch of the valleys of most rivers of the region. The aim of the research was to evaluate the influence of hydrothermal and topographic factors of asymmetric watersheds of the steppe zone of the Volga-Ural region on the formation of vegetation and soils, and also to study the relationship and interdependence between the properties of chernozems and species composition of phytocenoses.

The research is based on the results of long-term field studies of soils and vegetation of steppes of the Volga-Ural Interfluve. We carried out our studies during the period of the maximum vegetation growth (late June-early July) in 2010-2012 and 2014. The study area was an asymmetric watershed of the Chagan-Buzuluk rivers (52°2'47"N, 52°29'44"E) with well-preserved natural vegetation, confined to Obshchy Syrt-Pre-Urals steppe province. Research methods included field observations and laboratory tests. We studied physical and chemical properties of soils by conventional methods (Shein EV). The period of soil biological activity was determined according to Orlova and Biryukova. Cellulose-decomposing activity of soils was investigated by the method of application by NS Vostrov and AN Petrova. Species composition of plants was analyzed within partial florae by BA Yurtsev; for this, we used "The identification manual of vascular plants of Orenburg region" by ZN Ryabinina and MS Knyazev. While conducting the research, we laid a number of 10×10 m geobotanical plots in a 10-fold replication in the upper, middle and lower parts of the slopes of the southern and northern expositions, as well as on the watershed. On the plots, we studied soil properties, determined floristic composition of plant communities and carried out their geobotanical description.

Differences in the complex of hydrothermal parameters of the slope landscape form a specific mesoclimate at its each fragment (*See Table 1*) which provides soil cover heterogeneity of the area (*See Table 2*). A set of mesoclimate and soil cover conditions caused a diversity of phytocenoses limited to various landscape elements. Some parts of the profile differ in species diversity of plants, occurrence of individual species and representation of individual families (*See Table 3*). Thus, the maximum

species diversity is noted at the northern slope, whereas the minimum - at the southern one; the average similarity of partial florae is 62%. During long-term monitoring studies, we established that hydrothermal conditions of the watershed slopes of different steepness and exposition and their flat tops differ in a set of parameters, resulting in the formation of soil and plant communities with considerable differences in properties and composition. Asymmetric watersheds showed the mosaic structure of soil and vegetation cover: a number of ecosystems in composition of phytocenoses and properties of chernozems are close to true steppes, and some other- to dry steppes. In addition, the generalized characteristics of soils and vegetation of the area correspond to the subzone of dry steppes. The data obtained allow classifying the polar asymmetry of watersheds as a condition that increases species and structural diversity of soil and vegetation cover at the present stage of evolution of steppe landscapes.

The article contains 3 Tables, 34 References.

Key words: soils; vegetation cover; steppe zone; asymmetrical watershed; mesoclimate.

References

1. Ludwig J, Wilcox B, Breshears D, Tongway D. Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology*. 2005;86(2):288-297.
2. Kefi S, Rietkerk M, Alados CL, Pueyo Y, Papanastasis VP, Elaich A, de Ruiter PC. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*. 2007;449:213-215. doi: 10.1038/nature06111
3. Gonzalez-Polo M, Austin AT. Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina. *Soil Biol. Biochem*. 2009;41(6):1348-1351. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.03.008
4. Guittierrez-Jurado HA, Vivoni ER. Ecogeomorphic expressions of an aspect-controlled semiarid basin: II. Topographic and vegetation controls on solar irradiance. *Ecohydrology*. 2013;6:24-37. doi: 10.1002/eco.1263
5. Dohrenwend JC. Systematic valley asymmetry in the central California Coast Ranges. *Geological Society of America Bulletin*. 1978;89:891-900. doi: 10.1130/0016-7606(1978)89<891:SVAITC>2.0.CO;2
6. Mieklejohn KI. Valley asymmetry on south-eastern Alexander Island, Antarctica, and valley forms in the high Drakensberg, Southern Africa. *South African Geographic Journal.* 1994;76(2):68-72. doi: 10.1080/03736245.1994.9713578
7. Dortch JM, Owen LA, Schoenbohm LM, Caffee MW. Asymmetrical erosion and morphological development of the central Ladakh Range, northern India. *Geomorphology*. 2011;135(1-2):167-180.
8. Kurzhanova AA. Asimmetriya sklonov rechnykh dolin i litologicheskie usloviya vostoka Russkoy ravniny [Asymmetry of the slopes of river valleys and lithologic conditions of the East of the Russian Plain]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya – Modern Problems of Science and Education*. 2012;3:1-6. In Russian
9. Fedotov VI, Fedotov SV. The effects of mountains on the high plains of the srednerusskaya partially-wooded steppe. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology*. 2013;1:5-12. In Russian
10. Mikhno VB. Symmetry as a factor of structural organization, dynamics and stability of landscapes. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology*. 2014;4:5-11.
11. Desta F, Colbert JJ, Rentch JS, Gottschalk KW. Aspect induced differences in vegetation, soil, and microclimatic characteristics of an Appalachian watershed. *Castanea*. 2004;69(2):92-108. In Russian

12. Rusanov AM, Milyakova EA. The effect of slope aspect on the properties of southern chernozems in the Cis-Ural region. *Eurasian Soil Science*. 2005;38(6):569-575.
13. Kurkowski TA, Mann DH, Rupp T, Verbyla DL. Relative importance of different secondary successional pathways in an Alaskan boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 2008;38(7):1911-1923. doi: 10.1139/X08-039
14. Harman CJ, Lohse KA, Troch PA, Sivapalan M. Spatial patterns of vegetation, soils, and microtopography from terrestrial laser scanning on two semiarid hillslopes of contrasting lithology. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 2014;119(2):163-180. doi: 10.1002/2013JG002507
15. Istanbulluoglu E, Yetemen O, Vivoni ER, Gutierrez-Jurado HA, Bras RL. Eco-geomorphic implications of hillslope aspect: Inferences from the analysis of landscape morphology in central New Mexico. *Geophys. Res. Lett*. 2008;35:L14403. doi: 10.1029/2008GL034477
16. Poulos MJ, Pierce JL, Flores AN, Benner SG. Hillslope asymmetry maps reveal widespread, multi-scale organization. *Geophys. Res. Lett*. 2012;39:L06406. doi: 10.1029/2012GL051283
17. McGuire LA, Pelletier JD, Roering JJ. Development of topographic asymmetry: Insights from dated cinder cones in the western United States. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*. 2014;119(8):1725-1750. doi: 10.1002/2014JF003081
18. Yetemen O, Istanbulluoglu E, Duvall AR. Solar radiation as a global driver of hillslope asymmetry: Insights from an ecogeomorphic landscape evolution model. *Water Resources Research*. 2015;51(12):9843-9861. doi: 10.1002/2015WR017103
19. Reshetova LN. Svyaz' landshaftov Zapadnogo Orenburzh'ya s morfostrukturoy ee territorii [Relationship between landscapes of the West of Orenburg region with the morphostructure of its territory]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Elektronnyy nauchnyy zhurnal – Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal*. 2005;3(41):38-42. In Russian
20. Richko OK, Petrishev VP, Juravlev AA. Microclimatic factors of landscape complexes differentiation in Southern Urals. *Aridnye ekosistemy*. 2005;11(28):51-57. In Russian
21. Anilova LV, Kuranova VV, Klimenkova PO. Gumusoobrazovanie i gumus chernozemov asimmetrichnykh sklonov obshchego Syrta [Humus formation and humus of chernozems of asymmetric slopes of the Obshchy Syrt]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2009;6:534-536. In Russian
22. *Geograficheskiy atlas Orenburgskoy oblasti* [Geographical atlas of Orenburg region]. Chibilev AA, editor. Moscow: DIK Publ.; 1999. 96 p.
23. Shein EV. Kurs fiziki pochv [Soil physics]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2005. 432 p. In Russian
24. Orlov DS, Biryukova ON. Gumusnoe sostoyanie pochv kak funktsiya ikh biologicheskoy aktivnosti [Humus condition of soils as a function of their biological activity]. *Pochvovedenie*. 1984;8:39-48. In Russian
25. Vostrov NS, Petrova AN. Opredelenie biologicheskoy aktivnosti pochv razlichnymi metodami [Determination of soil biological activity by different methods]. *Mikrobiologiya*. 1961;30:665-672. In Russian
26. Yurtsev BA. Flora kak bazovoe ponyatie floristiki: soderzhanie ponyatiya, podkhody k izucheniyu. Teoreticheskie i metodicheskie problemy sovremennoy floristiki [Flora as the basic concept of floristry: Concept content and approaches to studying. Theoretical and methodological problems of modern floristry]. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. pp. 13-28. In Russian
27. Ryabinina ZN, Knyazev MS. Opredelitel' sosudistykh rasteniy Orenburgskoy oblasti [The identification manual of vascular plants of Orenburg region]. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2009. 758 p. In Russian
28. Sen Z. Solar energy fundamentals and modeling techniques. London: Springer; 2008. 276 p.
29. Isakov VA, Shklyaev VA. Estimation of receipt of solar radiation on natural surfaces with application of geoinformation systems. *Geograficheskiy vestnik*. 2012;1:72-80. In Russian

30. Lutzow M, Kögel-Knabner I. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition - what do we know? *Biology and Fertility of Soils*. 2009;46:1-15. doi: 10.1007/s00374- 009-0413-8
31. Lal R. Soil structure and sustainability. *J. Sustain. Agric.* 1991;1:67-92.
32. Pachepsky YA, Rawls WJ. Soil structure and pedotransfer functions. *Eur. J. Soil Sci*. 2003;54:443-451. doi: 10.1046/j.1365-2389.2003.00485.x
33. Ryabinina ZN. Rastitel'nyy pokrov stepey Yuzhnogo Urala [Vegetation cover of steppes of the Southern Urals (Orenburg region)]. Orenburg: OGPU Publ.; 2003. 224 p.
34. Rusanov AM. Soil as a factor of vegetation regeneration in natural pastures. *Russian J Ecology*. 2011;42(1):30-37. doi: 10.1134/S1067413611010097

Received 07 December 2016; Revised 18 January 2017;
Accepted 26 January 2017; Published 25 March 2017

Author info:
Rusanov Alexander M, Professor, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Department of Biology and Soil Science, Faculty of Chemistry and Biology, Orenburg State University, 13 Pobedy Ave., Orenburg 460016, Russian Federation.
E-mail: soilec@esoo.ru
Safonov Maxom A, Assoc. Prof., Dr. Sci. (Biol.), Head of the Department of General Biology, Ecology and Methods of Biology Teaching, Natural Science and Economics Institute, Orenburg State Pedagogical University, 19 Sovetskaya Str., Orenburg 460014, Russian Federation.
E-mail: safonovmaxim@yandex.ru

Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 37. С. 178–193

УДК 581.5; 58.056
doi: 10.17223/19988591/37/10

Р.Т. Шереметов, С.А. Шереметова

Институт экологии человека ФИЦ УУХ СО РАН, г. Кемерово

Особенности увлажнения бассейна Томи и экологический спектр флоры (по отношению к режиму увлажнения)

Бассейн р. Томи характеризуется большим разнообразием географических условий, в том числе и климатических, следствием которых является высокая контрастность распределения ресурсов влаги. Для каждого бассейна сформированы массивы данных среднемесячных температур воздуха и сумм атмосферных осадков. С помощью комплексного показателя засушливости Д.А. Педя выявлены центры повышенного («влажного») и пониженного («сухого») увлажнения бассейна р. Томи. На равнинной части «сухой» центр располагается в пределах Кузнецкой котловины, а в горах – в западной части Горной Шории и южной части Кузнецкого Алатау. «Влажный» центр на равнине располагается в пределах возвышенности Сокур и Притомского района, а в горной части – в предгорьях, западной части Горной Шории и в наиболее высокой части Кузнецкого Алатау. При этом местоположение этих центров сохраняется как летом, так и зимой. Существенную значимость атмосферная засушливость имеет для мезофитов и мезогигрофитов горных районов зимой, особенно в наиболее суровое время холодного периода.

Ключевые слова: *индекс засушливости; коэффициент корреляции; экологический спектр; бассейн р. Томи.*

Введение

Экологические условия любой территории во многом предопределены климатом, от которого в первую очередь зависит соотношение баланса тепла и влаги. В ботанических исследованиях довольно часто используются температурные показатели или данные о количестве осадков [1–3]. Тем не менее для количественной характеристики увлажнения территории разработаны разнообразные комплексные показатели: индексы, коэффициенты [4–9]. Большинство из этих показателей было введено для классификации климатов, ландшафтно-климатического, почвенно-климатического, сельскохозяйственного и гидрологического районирования, но единого показателя, характеризующего увлажненность (засушливость) (метеорологическую, гидрологическую или агрометеорологическую (почвенную)), в настоящее время не существует. Нами предпринята попытка оценить влияние особенностей увлажнения на экологическую структуру флоры бассейна Томи с по-

мощью комплексного показателя увлажнения территории – индекса атмосферной засушливости Д.А. Педя [10].

Материалы и методики исследования

Территория бассейна Томи (площадь водосбора – 62 000 км^2; исток: местоположение – Кузнецкий Алатау, высота 903 м; координаты: 53°39'05" с. ш.; 89°45'50" в. д.; устье: р. Обь, высота 68 м; координаты: 56°50'00" с. ш.; 84°29'20" в. д.) представляет собой сочетание районов с равнинным и горным рельефом. Наиболее низкая северная и западная части территории постепенно повышаются к югу и востоку. Таким образом, бассейн р. Томи характеризуется большим разнообразием географических условий, в том числе и климатических, следствием которых является высокая контрастность распределения ресурсов влаги, что отражается на соотношении экологических групп по фактору увлажнения во флоре бассейна [11].

Территория бассейна условно разделена на две части: равнинную (северо-восточная часть Колывань-Томской возвышенности, восточная часть Кузнецкой котловины) и горную (Кузнецкий Алатау, Горная Шория). Равнинная часть бассейна Томи находится в пределах лесостепной зоны, юга Томской области (Притомский геоморфологический район) и восточной части Кузнецкой котловины. В природно-климатическом отношении в зависимости от географического положения модельных бассейнов в условиях с различным характером турбулентности воздушных потоков обособляются климаты степи подгорного «иссушения» и климаты степи динамического центра Кузнецкой котловины. Климаты лесостепи разделяются на подрайоны с нарушенной вертикальной поясностью по склонам котловины типично лесостепного облика (южнее Кемерово), подтайги с повышенным увлажнением (равнинное правобережье Томи) и лесостепи в зоне подветренного «иссушения» (междуречье Ини и Томи, бассейн р. Абы). Примечателен местный климат Караканского хребта в динамическом центре котловины, где, несмотря на высоту до 400 м, распространены степные ландшафты. Кроме северной и южной части котловины, разделяемых Тарадановским увалом, заметно обособляются по увлажнению три полосы в продольном направлении: подсалаирская – наиболее засушливая, центральный водораздел, получающий больше осадков, особенно в северной части, и придолинная полоса Притомья на участке ниже с. Крапивино, также менее увлажненная. В Кузнецком Алатау и Горной Шории хорошо выражены вертикальные пояса (от предгорных степей до высокогорных тундр) [9].

В связи с различиями климатических условий, в том числе и увлажнения, обусловлено все разнообразие местообитаний в пределах водосбора Томи, в пределах которого выделено 22 модельных бассейна. Для каждого бассейна сформированы массивы данных среднемесячных температур воздуха и сумм атмосферных осадков (по месяцам, сезонам, в том числе и по

отдельным критическим для растений периодам, а также в целом за календарный год) [12–14]. По этим массивам данных рассчитывались индексы засушливости S Д.А. Педя [10]. Чаще всего этот индекс (S) использовался для оценки засух, реже в агрометеорологических целях и не использовался для решения экологических задач в ботанике. С помощью индекса S можно характеризовать условия как влаго-, так и теплообеспеченности. Для описания увлажненности (засушливости) Д.А. Педь берет для каждого месяца теплого периода показатели Ss, рассчитанные следующим образом: $Ss = \Delta T/\delta t - \Delta R/\delta r$, где Ss – интенсивность засухи теплого периода (s – summer, лето); ΔT, ΔR – отклонения от нормы (средних значений) температуры воздуха, осадков; δt, δr – средние квадратические отклонения этих величин. Первые два члена правой части уравнения характеризуют атмосферную засушливость. Положительным значениям показателя Ss соответствуют засушливые периоды, а отрицательным – влажные (в теплый период). Зимой, наоборот, положительным значениям Sw (показатель зимней засушливости, w – winter, зима) соответствуют влажные периоды, отрицательным – засушливые. Кроме того, положительным значениям S соответствует повышенный термический режим какого-либо района (модельного бассейна), отрицательным – территория, характеризуемая возвратами холодов. В теплое время года условия засушливости характеризуются значениями $Ss \geq 2$, при $Ss \leq -2$ наблюдается избыточное увлажнение. Промежуточные значения Ss от –1 до + 1 отражают нормальные условия, или условия слабой аномальности (от ± 1 до ±2). Величины Ss, превышающие ±3, характеризуют условия избыточного увлажнения (засушливости). В холодное время года засушливость Sw определяется суммой нормированных величин температуры и осадков холодного периода. Если $Sw > 2$, то зима считается мягкой (теплой и многоснежной), если $Sw < -2$, то – суровой (холодной и малоснежной).

Сочетание сложного рельефа и климатических условий обусловили неравномерность распределения ресурсов влаги, для оценки которых нами использована бассейновая концепция с выделением модельных бассейнов [15].

Основой распределения видов растений по отношению к влажности послужили стандартные экологические шкалы и характеристики режима увлажнения местообитаний [16–20]. Объединение видов в условно однородные экологические группы со сходным отношением к конкретному фактору среды (увлажнению) проводилось, в первую очередь, с учетом приуроченности к определенным типам местообитаний. Также привлекались данные, содержащиеся в работах ученых по экологическому анализу, в особенности сибирских флор, характеризующих экологические диапазоны видов по экологическим шкалам, экологическим оптимумам и т.п. [21–24].

Динамика индексов засушливости рассматривалась на основе многолетних месячных показателей температуры и осадков 22 метеостанций, что позволяет объективно сравнить значения показателя различных станций и отдельных сезонов.

Зависимость между индексами засушливости и числом видов экологических групп определялась путем построения графиков, а для оценки тесноты связи использовался коэффициент детерминации [25], с помощью Statsoft STATISTICA 8.0 получены модули коэффициентов корреляции между показателями увлажнения за отдельные временные отрезки (месяц, сезон) годового цикла для равнинных и горных бассейнов.

Результаты исследования и обсуждение

При анализе увлажненности бассейна Томи выявлено, что наиболее остро засушливость в теплый период проявляется в центральной части Кузнецкой котловины. Кроме того, на отдельных этапах теплого периода равнинной части бассейна Томи формируются два контрастных центра атмосферной засушливости. Первый («сухой») формируется в Кузнецкой котловине и включает в себя модельные бассейны рек Бол. Промышленной и Уньги, при этом в наиболее теплую часть вегетационного периода он становится более глубоким по сухости и расширяется по площади, включая в себя водосборы Абы и Чернового Нарыка. Второй центр, по характеру увлажнения противоположный первому, формируется севернее, в пределах возвышенных территорий Сокура и частично Притомского района Колывань-Томской возвышенности. Он охватывает модельные бассейны рек: Стрелины, Лебяжьей – весной и Сосновки, Тугояковки – осенью.

В горной части бассейна Томи в теплое время года также существуют два противоположных по характеру локальных центра увлажнения: относительно «сухой» и «влажный» (табл. 1). Центр относительно высокой увлажненности приурочен к наиболее приподнятым гипсометрическим уровням Кузнецкого Алатау, особенно в бассейне Нижней Терси. Статус самого увлажненного бассейна он сохраняет в течение всего теплого периода. Кроме того, влажными, но уступающими по величине увлажнения Нижней Терси, являются бассейны Тайдона, Бол. Казыра и Усы, первенство которых меняется в течение теплого времени года. Наиболее засушливыми в горных районах являются горно-шорские бассейны – Кабырза, Мундыбаш, Теш (особенно весной, в начале лета и осенью).

Таким образом, увлажненность горной части бассейна Томи отличается от увлажнения равнинной более упрощенной формой распределения. В течение всего теплого периода годового цикла местоположение наиболее засушливой части и наиболее увлажненной не меняется. Первая приурочена к бассейнам Горной Шории – Кабырзе и Мундыбашу (Ss = 1,2–1,5; S = 1,2–1,6). Местоположение второго центра («влажного») приурочено к наиболее возвышенной части Кузнецкого Алатау – бассейн р. Ниж. Терсь (Ss = –2,0...–3,6). На отдельных этапах меняется лишь глубина засушливости. Засушливость «сухого» центра не превышает Ss = 2,0 и существенно уступает по величине «влажному» центру (Ss = –2,0...–3,6).

Таблица 1 [Table 1]

Индекс засушливости теплого периода бассейна р. Томи
[Drought index of the warm period of the Tom' river basin]

Станция [Station]	Горные модельные бассейны [Model basins of mountain rivers]	Месяц (№ п/п) [Month, sequential number]							Теплый период и его фазы [Warm period and its phases]			
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	IV–V	IV–X	V–VI	IX–X
Голец Подлунный [Golets Podlunnyy]	Уса [Usa]	–0,7	–0,6	–1,0	–0,4	–0,4	–0,4	0,3	–0,6	–0,8	–0,8	0,1
Ц. Рудник [Ts. Rudnik]	Тайдон [Taydon]	–0,2	–0,4	–0,8	–1,1	–0,7	–0,5	0,1	–0,4	–0,6	–0,8	–0,4
Усть-Кабырза [Ust'-Kabyrza]	Кабырза [Kabyrza]	1,2	0,9	0,7	1,2	1,0	1,2	1,5	1,0	1,3	0,8	1,4
Темиртау [Temirtau]	Мундыбаш [Mundybash]	1,6	1,5	0,7	0,6	0,3	1,4	1,0	1,6	1,2	1,1	1,3
Коммунар [Kommunar]	Верх. Терсь [Verkh. Ters']	0,3	0,8	1,7	0,2	1,0	0,0	–1,6	0,6	1,0	1,4	–0,6
Ненастная [Nenastnaya]	Ниж. Терсь [Nizhn. Ters']	–3,5	–3,1	–2,8	–2,8	–2,6	–3,6	–2,0	–3,4	–2,5	–3,1	–3,3
Неожиданный [Neozhidannyy]	Бол. Казыр [Bol. Kazyr]	0,2	–0,8	0,9	1,4	0,6	0,2	–0,1	–0,4	0,7	0,1	0,1
Подкатунь, Грива [Podkatun', Griva]	Теш [Tesh]	0,8	1,6	1,0	1,0	0,6	1,9	0,7	1,3	–0,3	1,3	1,5
Станция [Station]	Равнинные модельные бассейны [Model basins of plain rivers]	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	IV–V	IV–X	V–VI	IX–X
Кольчугино [Kol'chugino]	Уньга [Un'ga]	1,5	1,3	0,8	0,6	1,2	0,9	1,7	1,4	1,2	1,1	1,1
Болотное [Bolotnoe]	Лебяжья [Lebyazh'ya]	–1,5	–0,7	0,6	0,6	–0,2	–0,1	0,5	–1,1	0,1	0,0	0,3
Топки [Topki]	Стрелина [Strelina]	–2,6	–1,0	0,3	0,6	0,1	–0,8	–0,3	–1,8	–0,2	–0,3	–0,4
Трудармейская [Trudarmeyskaya]	Ускат [Uskat]	0,5	–0,1	–0,5	–0,8	–0,1	0,1	–0,7	0,2	0,0	–0,3	–0,1
Тайга [Tayga]	Сосновка [Sosnovka]	–1,4	–0,6	–0,4	–0,4	–0,7	–1,1	–2,5	–0,8	–0,5	–0,5	–1,6
Новокузнецк [Novokuznetsk]	Аба [Aba]	2,5	0,2	–0,5	–0,7	0,1	0,5	1,9	0,9	0,2	–0,2	0,8
Киселевск [Kiselevsk]	Черновой Нарык [Chernovoy Naryk]	2,1	0,3	–0,2	–0,6	0,1	0,5	1,3	1,0	0,3	0,0	0,7

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Станция [Station]	Горные модельные бассейны [Model basins of mountain rivers]	Месяц (№ п/п) [Month, sequential number]							Теплый период и его фазы [Warm period and its phases]			
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	IV–V	IV–X	V–VI	IX–X
Томск [Tomsk]	Кисловка [Kislovka]	0,5	0,5	0,4	0,6	0,2	0,4	0,3	0,5	0,7	0,5	0,4
Кемерово [Kemerovo]	Бол. Промышленная [Bol. Promyshlennaya]	0,1	–0,1	1,1	1,5	1,4	1,0	2,1	–0,3	1,1	0,5	1,3
Томск [Tomsk]	Порос [Poros]	0,2	0,1	–0,3	–0,2	–0,2	0,1	–0,5	0,2	0,1	–0,1	–0,2
Брагино [Bragino]	Самуська [Samus'ka]	–0,3	0,4	0,1	0,2	0,0	0,2	–0,7	0,2	–2,4	0,3	–0,1
Томск [Tomsk]	Басандайка [Basandayka]	–0,2	0,1	–0,5	–0,2	–0,4	–0,3	–0,9	0,0	–0,1	–0,2	–0,6
Крапивино [Krapivino]	Бунгарап [Bungarap]	–0,3	0,0	–0,5	–0,7	–0,6	–0,5	0,3	0,1	–0,1	–0,3	–0,2
Тайга [Tayga]	Тугояговка [Tugoyakovka]	–1,3	–0,6	–0,6	–0,5	–0,7	–0,9	–2,6	–0,8	–0,5	–0,6	–1,5

В целом в бассейне Томи наиболее засушливой частью являются равнинные модельные бассейны, особенно расположенные в Кузнецкой котловине, горная часть в теплое время года отличается избыточным увлажнением. Однако общей особенностью увлажнения как для равнинных, так и для горных районов является наличие центров наибольшего и наименьшего увлажнения.

В начале холодного периода (ноябрь) обе группы модельных бассейнов (горные и равнинные) находятся в резко отличающихся по формированию увлажненности условиях. Большая часть равнинных бассейнов в это время существенно переувлажнена, $S > 3,0$, что соответствует сильно избыточному увлажнению. Исключение составляют бассейны рек Лебяжья, Стрелина, Бол. Промышленная (Sw колеблется от –1,3 до –1,8...–1,9). В декабре увлажненность равнинной территории существенно меняется – индекс зимней засушливости Sw снижается в два раза и не превышает 1,4. В декабре на фоне увеличения зимней засушливости начинает формироваться центр наибольшей сухости, приуроченный к центру Кузнецкой котловины. В декабре становится «сухим» бассейн р. Бол. Промышленная (Sw = –0,8), а в самую холодную часть зимнего периода «сухая» территория существенно расширяется и включает модельные бассейны рек Аба, Черновой Нарык, Ускат (Sw = –0,6...–0,8). Такой же уровень сухости характерен и для бассейнов рек, расположенных в низовье Томи – Самуськи и Кисловки (табл. 2).

В отличие от равнинных, горные бассейны характеризуются повышенными значениями зимнего индекса засушливости Sw не в ноябре, а в декабре, особенно предгорные бассейны рек Теш, Тайдон, Мундыбаш (Sw = 3,8–4,7).

В других бассейнах величина индекса увеличивается от 1,3 (Уса) до 2,6 (Ниж. Терсь). Среди горных модельных бассейнов выделяется бассейн р. Теш, который в течение зимнего сезона сохраняет статус бассейна максимального зимнего увлажнения. В целом за зимний период наиболее увлажненными являются модельные бассейны рек Тайдон (Sw = 1,1) и Мундыбаш (Sw = 1,3), а самыми «сухими» являются Уса и Кабырза (Sw = –1,1...–1,3).

Таблица 2 [Table 2]

Индекс засушливости холодного периода бассейна р. Томи
[Drought index of the cold period of the Tom' river basin]

Станция [Station]	Горные модельные бассейны [Model basins of mountain rivers]	Месяц (№ п/п) [Month, sequential number]					Холодный период [Cold period]
		XI	XII	I	II	III	XI–III
Голец Подлунный [Golets Podlunnyy]	Уса [Usa]	–1,4	1,3	–0,2	1,1	–0,4	–1,5
Ц. Рудник [Ts. Rudnik]	Тайдон [Taydon]	–0,2	3,8	1,2	1,6	0,1	1,1
Усть-Кабырза [Ust'-Kabyrza]	Кабырза [Kabyrza]	–1,6	1,6	–3,6	–2.0	–1,3	–1,5
Темиртау [Temirtau]	Мундыбаш [Mundybash]	1,0	3,8	0,5	0,7	2,2	1,3
Коммунар [Kommunar]	Верх. Терсь [Verkh. Ters']	0,1	2,1	–0,6	–1,9	–1,5	–0,9
Ненастная [Nenastnaya]	Ниж. Терсь [Nizhn. Ters']	0,0	2,7	1,5	–0,6	–1,2	0,2
Неожиданный [Neozhidannyy]	Бол. Казыр [Bol. Kazyr]	–0,7	2,3	–0,9	–1,8	–0,7	–0,4
Подкатунь, Грива [Podkatun', Griva]	Теш [Tesh]	2,7	4,7	2,3	2,9	2,7	1,7
Станция [Station]	Равнинные модельные бассейны [Model basins of plain rivers]	XI	XII	I	II	III	XI–III
Кольчугино [Kol'chugino]	Уньга [Un'ga]	3,2	0,7	–0,1	–0,4	–0,6	–0,2
Болотное [Bolotnoe]	Лебяжья [Lebyazh'ya]	1,9	0,2	0,6	1,6	1,7	0,6
Топки [Topki]	Стрелина [Strelina]	1,8	0,0	0,6	1,9	1,5	0,5
Трудармейская [Trudarmeyskaya]	Ускат [Uskat]	3,0	0,7	–0,6	–0,4	–0,7	–0,4

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Станция [Station]	Горные модельные бассейны [Model basins of mountain rivers]	Месяц (№ п/п) [Month, sequential number]					Холодный период [Cold period]
		XI	XII	I	II	III	XI–III
Тайга [Tayga]	Сосновка [Sosnovka]	3,7	1,3	0,4	0,0	0,0	0,4
Новокузнецк [Novokuznetsk]	Аба [Aba]	3,7	0,3	–0,7	–0,7	–0,3	–0,4
Киселевск [Kiselevsk]	Черновой Нарык [Chernovoy Naryk]	3,3	0,7	–0,8	–0,6	–0,6	–0,4
Томск [Tomsk]	Кисловка [Kislovka]	3,1	0,1	–0,4	–0,8	–0,6	–0,5
Кемерово [Kemerovo]	Бол. Промышленная [Bol. Promyshlennaya]	1,3	–0,8	–0,5	0,9	1,0	–0,4
Томск [Tomsk]	Порос [Poros]	4,1	0,9	0,6	–0,1	–0,2	0,4
Брагино [Bragino]	Самуська [Samus'ka]	3,0	0,3	–0,5	–0,7	–0,8	–0,5
Томск [Tomsk]	Басандайка [Basandayka]	4,8	1,4	0,9	0,0	0,1	0,8
Крапивино [Krapivino]	Бунгарап [Bungarap]	3,3	0,0	–0,2	–0,9	–0,9	–0,5
Тайга [Tayga]	Тугояговка [Tugoyakovka]	4,0	1,2	0,9	0,3	0,3	0,8

По приуроченности к местообитаниям с разными условиями увлажнения выделено 6 групп, из них 4 основные и 2 дополнительные (табл. 3). Экологический состав флор по фактору увлажнения модельных бассейнов различен, что выражает их специфику, предопределенную особенностями их физико-географических условий. В экологических спектрах по режиму увлажнения всех модельных бассейнов наблюдается преобладание мезофильных групп. Мезофиты составляют не менее 40%. Совокупность мезофитов и мезогигрофитов дает более 50% видов в степных котловинных бассейнах, а в горных – 70%. Максимальное число ксерофитов и мезоксерофитов отмечено для бассейнов рек Ускат, Аба и Уньга (соответственно 24, 28, 32%). Именно к этой части бассейна Томи приурочен центр наибольшей атмосферной засушливости.

Для оценки соотношения экологических групп и степени увлажнения, выраженного индексом засушливости Д.А. Педя, приводятся модули коэффициентов корреляции для 8 горных и 14 равнинных модельных бассейнов. Кроме того, расчеты проведены отдельно по теплому и холодному периодам годового цикла и для всех модельных бассейнов, выделенных на водосборе р. Томи (табл. 4).

Таблица 3 [Table 3]

Соотношение экологических групп по фактору влажности во флорах модельных бассейнов р. Томи
[Ratio of ecological groups according to humidification factor in the florae of the model basins of the Tom' river]

Речные бассейны [River basins]	Экологические группы, выделенные по фактору увлажнения (число видов) [Ecological groups according to humidification factor (number of species)]					
	Мезофиты [Mesophytes]	Мезогигрофиты [Mesohygrophytes]	Гигрофиты [Hygrophytes]	Гидрофиты [Hydrophytes]	Мезоксерофиты [Mesoxerophytes]	Ксерофиты [Xerophytes]
Кабырза [Kabyrza]	266	178	63	30	78	–
Мундыбаш [Mundybash]	257	166	72	47	72	2
Теш [Tesh]	216	133	67	37	61	–
Бол. Казыр [Bol. Kazyr]	251	157	62	22	54	–
Уса [Usa]	274	189	72	40	56	–
Верх. Терсь [Verkh. Ters']	267	186	83	45	68	–
Ниж. Терсь [Nizhn. Ters']	230	173	77	33	63	–
Тайдон [Taydon]	206	123	57	38	55	–
Черновой Нарык [Chernovoy Naryk]	180	100	54	36	81	4
Бунгарап [Bungarap]	189	113	57	36	54	2
Бол. Промышленная [Bol. Promyshlennaya]	202	122	52	34	68	21
Аба [Aba]	208	88	42	32	88	57
Ускат [Uskat]	213	95	47	34	101	84
Уньга [Un'ga]	217	110	62	43	100	42
Стрелина [Strelina]	207	97	52	37	70	9
Лебяжья [Lebyazh'ya]	202	107	59	39	62	17
Сосновка [Sosnovka]	199	106	53	38	58	10
Тугояговка [Tugojakovka]	215	107	62	38	52	8
Самуська [Samus'ka]	205	112	67	51	52	–

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Речные бассейны [River basins]	Экологические группы, выделенные по фактору увлажнения (число видов) [Ecological groups according to humidification factor (number of species)]					
	Мезофиты [Mesophytes]	Мезогигрофиты [Mesohygrophytes]	Гигрофиты [Hygrophytes]	Гидрофиты [Hydrophytes]	Мезоксерофиты [Mesoxerophytes]	Ксерофиты [Xerophytes]
Басандайка [Basandayka]	215	138	78	45	85	18
Кисловка [Kislovka]	210	116	68	59	59	17
Порос [Poros]	217	127	76	65	50	–
Томь [Tom']	448	279	156	115	188	136

Таблица 4 [Table 4]

Модули коэффициентов корреляции между индексом засушливости Д.А. Педя и числом видов в экологических группах по фактору увлажнения равнинных модельных бассейнов
[Modules of correlation coefficients between Ped's drought index and number of species in ecological groups according to humidification factor of plain model basins]

Месяц [Month]	Экологические группы [Ecological groups]					
	Мезофиты [Mesophytes]	Мезогигрофиты [Mesohygrophytes]	Гигрофиты [Hygrophytes]	Гидрофиты [Hydrophytes]	Мезоксерофиты [Mesoxerophytes]	Ксерофиты [Xerophytes]
Тёплый период и его фазы [Warm period o its phases]						
IV	0,10	0,16	0,17	0,02	0,55	0,47
V	0,12	0,20	0,26	0,34	0,40	0,29
VI	0,03	0,12	0,02	0,04	0,06	0,07
VII	0,16	0,31	0,14	0,16	0,10	0,20
VIII	0,10	0,07	0,13	0,02	0,40	0,25
IX	0,01	0,06	0,06	0,11	0,44	0,41
X	0,24	0,12	0,29	0,17	0,43	0,21
IV–V	0,01	0,01	0,06	0,19	0,45	0,39
IV–X	0,06	0,06	0,16	0,11	0,45	0,24
V–VI	0,11	0,22	0,18	0,27	0,27	0,12
IX–X	0,13	0,05	0,20	0,04	0,44	0,30
Холодный период [Cold period]						
XI	0,26	0,27	0,45	0,31	0,03	0,03
XII	0,26	0,13	0,37	0,16	0,10	0,02
I	0,42	0,43	0,52	0,22	0,33	0,43
II	0,10	0,03	0,11	0,23	0,13	0,26
III	0,07	0,00	0,12	0,25	0,16	0,30
XI–III	0,36	0,27	0,35	0,05	0,19	0,33

Проверка уровня связей экологических групп с атмосферной засушливостью горных бассейнов в теплое время года также показала отсутствие

существенных связей. Зимний сезон в горных бассейнах является более важным фактором для мезофитов и мезогигрофитов, особенно в декабре–январе. Получена высокая статистически значимая зависимость этих групп с засушливостью зимнего сезона в целом для уровня вероятности 0,95 (табл. 5). Остальные группы продемонстрировали отсутствие каких-либо значимых связей с атмосферной засушливостью в горных условиях.

Таблица 5 [Table 5]

Модули коэффициентов корреляции между индексом засушливости Д.А. Педя и числом видов в экологических группах по фактору увлажнения горных модельных бассейнов
[Modules of correlation coefficients between Ped's drought index and number of species in ecological groups according to humidification factor of mountain model basins]

Месяц [Month]	Экологические группы [Ecological groups]				
	Мезофиты [Meso-phytes]	Мезогигрофиты [Mesohy-grophytes]	Гигрофиты [Hygro-phytes]	Гидрофиты [Hydro-phytes]	Мезоксерофиты [Mesoxe-rophytes]
Тёплый период и его фазы [Warm period o its phases]					
IV	0,26	0,14	0,30	0,20	0,38
V	0,17	0,15	0,10	0,42	0,45
VI	0,32	0,01	0,02	0,12	0,34
VII	0,36	0,03	0,28	0,16	0,24
VIII	0,42	0,06	0,12	0,06	0,33
IX	0,16	0,22	0,32	0,16	0,31
X	0,10	0,23	0,63	0,06	0,26
IV –V	0,22	0,14	0,18	0,34	0,43
IV –X	0,48	0,11	0,15	0,08	0,50
V–VI	0,29	0,04	0,03	0,28	0,40
IX–X	0,20	0,19	0,41	0,11	0,30
Холодный период [Cold period]					
XI	0,54	0,53	0,14	0,36	0,02
XII	0,78	0,82	0,25	0,24	0,13
I	0,71	0,55	0,12	0,33	0,52
II	0,59	0,61	0,23	0,38	0,39
III	0,39	0,55	0,20	0,35	0,05
XI–III	0,78	0,78	0,21	0,25	0,16

В целом прослеживается незначительная чувствительность мезоксерофитов и ксерофитов к засушливости весны и осени. В зимний период времени на равнинной части бассейна Томи сколько-нибудь существенных связей экологических групп с зимней засушливостью не выявлено. Заметна лишь

общая, за исключением гидрофитов, несколько повышенная реакция на самую холодную часть зимы.

Заключение

С помощью комплексного показателя увлажнения (индекса Педя) выявлена пространственно-временная неоднородность бассейна Томи. На равнинной части «сухой» центр располагается в пределах Кузнецкой котловины, а горах – в западной части Горной Шории и южной части Кузнецкого Алатау. «Влажный» центр на равнине размещается в пределах возвышенности Сокур и Притомского района, а в горной части – в предгорьях, западной части Горной Шории и в наиболее высокой части Кузнецкого Алатау. При этом местоположения этих центров обладают относительной устойчивостью в годовом климатическом цикле. Неравномерное распределение увлажнения на числе видов экологических групп как равнинных, так и горных модельных бассейнов в теплое время годового цикла не отражается. Тем не менее для двух групп: мезофитов и мезогигрофитов – наибольшее значение имеет зимняя засушливость горных районов, что подтверждается высокой статистически значимой связью, особенно в декабре и январе, в наиболее суровое время холодного периода.

Литература

1. *Kira T.* A Climatological interpretation of Japanese vegetation zones // Vegetation science and environmental protection. Tokyo, 1977. PP. 21–30.
2. *Box E.O.* Climatic relationships of the forests of east and Southeast Asia // Vegetation science in forestry: global perspective based on forests ecosystems of East and Southeast Asia. Dordrecht: Kluwer Academic, 1995. PP. 23–55.
3. *Krestov P.V.* Vegetation cover and phytogeographical lines on northern Pacifica. Vladivostok: Institute of Biology and Soil Sciences, 2006. 424 p.
4. *Сляднев А.П.* Географические основы климатического районирования и опыт их применения на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // География Западной Сибири. Новосибирск: Западно-Сибирское книжное изд-во, 1965. С. 3–122.
5. *Хромов С.П., Мамонтова Л.И.* Метеорологический словарь. Л. : Гидрометеоиздат, 1974. 568 с.
6. *Чеботарев А.И.* Гидрологический словарь. Л. : Гидрометеоиздат, 1978. 307 с.
7. *Шашко Д.И.* Агроклиматические ресурсы СССР Л. : Гидрометеоиздат, 1985. 249 с.
8. *Садоков В.П., Неушкин А.И., Козельцева В.Ф., Кузнецова Н.Н.* Летняя засуха (май–август 1949–1999 гг.) на территории бывшего СССР // Труды ГМЦ РФ. 2001. Вып. 336. С. 3–33.
9. *Садоков В.П., Козельцева В.Ф., Кузнецова Н.Н.* Статистические свойства временных рядов Sa для оценки условий увлажненности и засушливости по основным сельскохозяйственным районам России и Беларуси // Труды ГМЦ РФ. 2008. Вып. 342. С. 17–22.
10. *Педь Д.А.* О показателе засух и избыточного увлажнения // Труды ГМЦ СССР. 1975. Вып. 156. С. 19–38.
11. *Шереметова С.А., Шереметов Р.Т.* Основные климатические параметры зимнего сезона и особенности биологического спектра флоры сосудистых растений бассейна реки Томи // Сибирский экологический журнал. 2015. № 1. С. 3–12.

12. *Справочник* по климату СССР. Температура воздуха и почвы / отв. ред. С.В. Пахневич. Л. : Гидрометеоиздат, 1965. Вып. 20, ч. II. 396 с.
13. *Справочник* по климату СССР. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров / отв. ред. В.Л. Кухаркина. Л. : Гидрометеоиздат, 1969. Вып. 20, ч. IV. 332 с.
14. *Шереметова С.А., Шереметов Р.Т.* Особенности влияния увлажнения на структуру флоры бассейна реки Томь // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов : матер. науч. конф. Кемерово : Ирбис, 2015. С. 152–156.
15. *Корытный Л.М.* Бассейновая концепция в природопользовании. Иркутск : Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2001. 164 с.
16. *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
17. *Цаценкин И.А., Дмитриева С.И., Беляева Н.В. и др.* Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М. : Ин-т кормов, 1974. 247 с.
18. *Горышина Т.К.* Экология растений. М. : Высш. шк., 1979. 365 с.
19. *Работнов Т.А.* Экология луговых трав. М. : Московский гос. ун-т, 1985. 176 с.
20. *Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
21. *Ревушкин А.С.* Высокогорная флора Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. 318 с.
22. *Прокопьев Е.П.* Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы) : учебник для биологических факультетов вузов. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. 340 с.
23. *Королюк Ю.А.* Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана : сб. науч. трудов / под ред. А.Н. Куприянова. Кемерово : Ирбис, 2006. Вып. 12. С. 3–28.
24. *Лащинский Н.Н., Лащинская Н.В.* Высшие сосудистые растения // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск : Гео, 2007. С. 155–251.
25. *Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике : учеб. пособие. Л. : Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Поступила в редакцию 01.06.2016 г.; повторно 06.01.2017 г.;
принята 26.01.2017 г.; опубликована 25.03.2017 г.

Авторский коллектив:
Шереметов Рашит Туракулович – канд. геогр. наук, н.с. лаборатории интродукции растений отдела «Кузбасский ботанический сад», Институт экологии человека ФИЦ УУХ СО РАН (Россия, 650065, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10).
E-mail: rasit-sheremetov@rambler.ru
Шереметова Светлана Анатольевна – канд. биол. наук, доцент, в.н.с. лаборатории интродукции растений отдела «Кузбасский ботанический сад», Институт экологии человека ФИЦ УУХ СО РАН (Россия, 650065, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10).
E-mail: ssheremetova@rambler.ru

Sheremetov RT, Sheremetova SA. Features of the Tom' river basin humidification and ecological spectrum of the flora (in relation to humidification regime) *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biology – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;37:178-193. doi: 10.17223/19988591/37/10. In Russian, English summary

Rashit Tur. Sheremetov, Svetlana An. Sheremetova

Institute of Human Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, *Kemerovo, Russian Federation*

Features of the Tom' river basin humidification and ecological spectrum of the flora (in relation to humidification regime)

The aim of this work was to assess the effect of humidification peculiarities on the Tom river basin ecological structure using a complex territory humidification index, i.e. Ped's drought index.

The Tom' river basin is situated in the depths of a huge part of the land, near the center of Eurasia, at the crossroads of Western and Eastern Siberia, and is considerably distant from the seas and oceans, which determines the degree of continentality of its climate. Watershed area is 62 000 km^2; river source: location - the Kuznetsk Alatau, height 903 m; coordinates: 53°39'05"N; 89°45'50"E.; river mouth: Ob' river, height 68 m; coordinates: 56°50'00"N; 84°29'20"E). The area is a mixture of areas with lowland and mountainous terrain. A significant area is within the plains of the forest-steppe zone and occupies the South-Eastern part of the West Siberian plain and the Kuznetsk Basin. The diversity of geographic conditions, including climate, is a significant cause of a high contrast of humidification resources distribution. Under such circumstances, an important environmental problem is the identification of the ratio of ecological characteristics of flora and humidification, which largely determines the biodiversity of the region.

Taking into account the uneven humidification, which determines the diversity of habitats in the Tom' watershed, we determined 22 model basins. For each basin we generated datasets of average monthly air temperatures and sums of atmospheric precipitations. We used these data quantities to calculate complex Ped's drought index (S). Using Ped's drought index, we identified centers of high ("wet") and low ("dry") humidification of the Tom' river basin. On the flat part, the "dry" center is within the Kuznetsk Basin, and in the mountains it is located in the Western part of the Mountain Shoriya and the southern part of the Kuznetsk Alatau. The "wet" center, on the plain, is within the Sokur upland and Pritomsky area, and in the mountains it is situated in the foothills of the Western part of the Mountain Shoriya and in the highest part of the Kuznetsk Alatau. The location of these centers is the same both in summer and winter. In winter, on the plain, as well as in summer, there are two centers of winter humidification: "dry" and "wet", and the winter location coincides with the summer one: "dry" is within hollow basins (Uskat, Aba, Chernovoy Naryk, Bol'shaya Promyshlennaya, Un'ga and Bungarap); "wet" is within the Sokur upland and Pritomsky area (Lebyazh'ya, Strelina, Sosnovka, Tugoyakovka, Basandayka).

We revealed that atmospheric aridity is significantly important for mesophytes and mesohygrophytes in mountain areas in winter, especially during the most severe cold period, while the established relation is high and valid at a significance level ($p<0.05$).

The article contains 5 Tables, 25 References.

Key words: drought index; correlation coefficient; environmental facilities; the Tom' river basin.

References

1. Kira TA. Climatological interpretation of Japanese vegetation zones. In: *Vegetation science and environmental protection*. Miyawaki A. and Tüxen R, editors. Maruzen, Tokyo; 1977. pp. 21-30.
2. Box EO. Climatic relationships of the forests of east and Southeast Asia. In: *Vegetation science in forestry: global perspective based on forests ecosystems of East and Southeast Asia*. Box EO et. al., editors. Dordrecht: Kluwer Academic Publ.; 1995. pp. 23-55.

3. Krestov PV. *Vegetation cover and phytogeographical lines on northern Pacifica.* Dr. Sci. Disseration, Biology. Vladivostok: Institute of Biology and Soil Sciences Publ.; 2006. 424 p.
4. Slyadnev AP. Geograficheskie osnovy klimaticheskogo rayonirovaniya i opyt ikh primeneniya na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoy ravniny [Geographical basis of climatic zoning and the experience of its application in the South-East of the West Siberian plain]. In: *Geografiya Zapadnoy Sibiri* [Geography of Western Siberia]. Novosibirsk: Zapadno-Sibirskoe knizhnoe izd-vo; 1965. pp. 3-122. In Russian
5. Khromov SP, Mamontova LI. Meteorologicheskiy slovar' [Dictionary of meteorology]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1974. 568 p. In Russian
6. Chebotarev AI. Gidrologicheskiy slovar' [Dictionary of hydrology]. Leningrad: Gidrometizdat; 1978. 307 p. In Russian
7. Shashko DI. Agroklimaticheskie resursy SSSR [Agroclimatic resources of the USSR]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1985. 249 p. In Russian
8. Sadokov VP, Neushkin AI, Kozel'tseva VF, Kuznetsova NN. Letnyaya zasukha (may-avgust 1949-1999) na territorii byvshego SSSR [Summer drought (May-August of 1949-1999) on the territory of the former USSR]. *Trudy gidrometeorologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo tsentra Rossiyskoy Federatsii – Proceedings of the Hydrometeorological Center of the USSR*. 2001;336:3-33. In Russian
9. Sadokov VP, Kozel'tseva VF, Kuznetsova NN. Statisticheskie svoystva vremennykh ryadov Sa dlya otsenki usloviy uvlazhnennosti i zasushlivosti po osnovnym sel'skokhozyaystvennym rayonam Rossii i Belarusii [Statistical properties of Sa time series to assess conditions of humidification and aridity in major agricultural regions of Russia and Belarus]. *Trudy gidrometeorologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo tsentra Rossiyskoy Federatsii – Proceedings of the Hydrometeorological Center of the USSR*. 2008:342:17-22. In Russian
10. Ped' DA. O pokazatele zasukh i izbytochnogo uvlazhneniya [On drought and excessive humidification index]. *Trudy gidrometeorologicheskogo nauchno-issledovatel'skogo tsentra SSSR – Proceedings of the Hydrometeorological Center of the USSR*. 1975:156:19-38. In Russian
11. Sheremetova SA, Sheremetov RT. Main climate parameters of the winter season and features of the biological spectrum of vascular plant florain the Tom' river basin. *Contemp. Probl. Ecol*. 2015;8(1):1-8. doi: 10.1134/S1995425515010126
12. *Spravochnik po klimatu SSSR. Temperatura vozduha i pochvy* [Handbook on the climate of the USSR. Air and soil temperature]. Iss. 20. Pt II. Pakhnevich SY, editor. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1965. 396 p. In Russian
13. *Spravochnik po klimatu SSSR. Vlazhnost' vozduha, atmosfernye osadki, snezhnyj pokrov* [Handbook on the climate of the USSR. Humidity, precipitations, and snow cover]. Kuharskaya VL, editor. Iss. 20. Pt. IV. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1969. 332 p. In Russian
14. Sheremetova SA, Sheremetov RT. Osobennosti vliyaniya uvlazhneniya na strukturu flory basseyna reki Tom' [Features of humidification effect on the structure of the flora of the Tom' River Basin]. In: *Problemy promyshlennoy botaniki industrial'no razvitykh regionov*. Materialy nauch. konf. [Problems of industrial botany of industrially developed regions. Proc. of the Sci. Conf. (Kemerovo, Russia, 1-2 October, 2015)]. Kemerovo: Irbis Publ.; 2015. pp.152-156. In Russian
15. Korytnyy LM. Basseynovaya kontseptsiya v prirodopol'zovanii [Basin concept in nature management]. Irkutsk: Publishing house of Institute of Geography of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; 2001. 164 p. In Russian
16. Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological assessment of grassland vegetation cover]. Moscow: Sel'hozgiz; 1956. 472 p. In Russian
17. Tsatsenkin IA, Dmitrieva SI, Belyaeva NV, Savchenko IV. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodiy lesostepnoy i stepnoy zon Sibiri po rastitel'nomu pokrovu [Methodical guidelines for environmental assessment of forage

lands in forest-steppe and steppe zones of Siberia by vegetation cover]. Moscow: All-Union Scientific Research Institute of Forages Publ.; 1974. 247 p. In Russian
18. Goryshina TK. Ekologiya rasteniy [Plant ecology]. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1979. 365 p. In Russian
19. Rabotnov TA. Ekologiya lugovykh trav [Ecology of meadow grasses]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1985. 176 p. In Russian
20. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Text-book]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
21. Revushkin AS. Vysokogornaya flora Altaya [Alpine flora of the Altai Mountains]. Tomsk: Tomsk state University Publ.; 1988. 318 p. In Russian
22. Prokop'ev EP. Ekologiya rasteniy (osobi, vidy, ekogruppy, zhiznennye formy): Uchebnik dlya biologicheskikh fakul'tetov vyzov [Plant ecology (individuals, species, ecological groups, life forms): Textbook for biological faculties of universities]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2001. 340 p. In Russian
23. Korolyuk AYu. Ekologicheskie optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optimum of plants in the South of Siberia]. In: *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical research in Siberia and Kazakhstan]. Vol. 12. Kupriyanov AN, editor. Barnaul: Gerbariy im. VV Sapozhnikova Altayskogo gosudarstvennogo universiteta Publ.; 2006. pp. 3-28. In Russian
24. Lashchinskiy NN, Lashchinskaya NV. Vysshie sosudistye rasteniya [Vascular plants]. In: *Flora Salairskogo kryazha* [Flora of the Salair Ridge]. Novosibirsk: "Geo" Academic Publ.; 2007. pp. 155-251. In Russian
25. Shmidt VM. Matematicheskie metody v botanike: Uchebnoe posobie [Mathematical methods in Botany: Textbook]. Leningrad: Leningrad state University Publ.; 1984. 288 p. In Russian

Received 01 June 2016; Revised 06 January 2017;
Accepted 26 January 2017; Published 25 March 2017

Authors Info:
Sheremetov Rashit Tur, Dr.Sci. (Geogr.), Researcher of the Laboratory of Plant Introduction, Kuzbass Botanical Garden, Institute of Human Ecology, Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Kemerovo), 10 Leningradskiy Ave., 650065 Kemerovo, Russian Federation.
E-mail: rasit-sheremetov@rambler.ru
Sheremetova Svetlana An, Dr.Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Leading Researcher of the Laboratory of Plant Introduction, Kuzbass Botanical Garden, Institute of Human Ecology, Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Kemerovo), 10 Leningradskiy Ave., 650065 Kemerovo, Russian Federation.
E-mail: ssheremetova@rambler.ru