

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2018

№ 43

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

Подписной индекс в объединённом каталоге «Пресса России» 44024

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

Учредитель – Томский государственный университет

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

Внесён в Ulrich's Periodicals Directory. Индексируется: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Scopus; Web of Science (RSCI, ZR).

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: kulizhskiy@yandex.ru

Покровский О.С. – зам. гл. редактора (Национальный центр научных исследований, Тулуза, Франция)

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

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

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

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

Лойко С.В. – отв. редактор (Томский государственный университет, Томск, 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); **Минеева Н.М.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок); **Штерншис М.В.** (Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск).

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Александровский А.Л. (Институт географии РАН, Москва, Россия); **Ананьева Н.Б.** (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия); **Афтанас Л.И.** (НИИ физиологии и экспериментальной медицины СО РАМН, Новосибирск, Россия); **Васильев В.П.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия); **Васильева Е.Д.** (Зоомузей МГУ, Москва, Россия); **Голованов В.К.** (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Россия); **Дюбуа А.** (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция); **Зеллер Б.** (Национальный институт агрономических исследований, Нанси, Франция); **Зинченко Т.Д.** (Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия); **Кингма Г.** (Маастрихтский университет, Маастрихт, Нидерланды); **Крюков В.Ю.** (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия); **Кузнецов Вл.В.** (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия); **Лунашин В.В.** (Университет Арканзаса медицинских наук, Арканзас, США); **Максимов Т.Х.** (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия); **Носов А.М.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия); **Пердигес А.** (Национальный Музей Естественных Наук, Мадрид, Испания); **Сазонов А.Э.** (Сибирский государственный медицинский университет, Томск, Россия); **Смирнова О.В.** (Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия); **Соколова Ю.Я.** (Университет Луизианы, Батон Руж, Луизиана, США); **Степанов В.А.** (НИИ медицинской генетики Томского НЦ СО РАМН, Томск, Россия); **Шарахов И.В.** (Политехнический университет Вирджинии, Вирджиния, США)

Издательство: Издательский дом Томского государственного университета. Редактор К.Г. Шилько; корректор Е.Г. Шумская; редактор-переводчик М.Б. Кузьменко; оригинал-макет А.И. Лелюор; дизайн обложки Л.Д. Кривцова. Подписано в печать 21.09.2018 г. Формат 70x108^{1/16}. Усл. печ. л. 19,6. Тираж 50 экз. Заказ № 3410. Цена свободная.

Дата выхода в свет 12.10.2018 г.

Журнал отпечатан на полиграфическом оборудовании Издательского Дома Томского государственного университета. 634050, Ленина, 36, Томск, Россия. Тел. 8-(382-2)-52-98-49. Сайт: <http://publish.tsu.ru>. E-mail: rio.tsu@mail.ru

© Томский государственный университет, 2018

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

Founder – Tomsk State University

Tomsk State University Journal of Biology is a quarterly international and peer-reviewed scientific journal publishing the results of the completed experimental research, reviews and novel methods of research in Agricultural & Biological Sciences on the basis of its originality, importance, scientific character, validity, precision and clarity. The Journal is intended for a broad range of scientists and experts in biology, agriculture and ecology. The editorial board of the *Tomsk State University Journal of Biology* commits to the internationally accepted principles of publication ethics expressed.

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

Language: Russian, English

Publications are on non-commercial basis (FREE)

Open access

Publication timeframe: 3-6 months

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

Abstracting and Indexing: eLIBRARY.RU; CYBERLENINKA; Google Scholar; Open Academic Journal Index; Scopus; Web of Science (RSCI, ZR); Ulrich's Periodicals Directory

Contact the Journal

Tomsk State University, Institute of Biology, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation

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

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

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

EDITORIAL COUNCIL

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

biojournaltsu@gmail.com, biotsu@mail.ru

Bobrovsky MV - Editor, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science RAS, Pyshchino, Russia

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

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

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

Loyko SV - 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); **Minceva NM** (Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Russia); **Shternshis MV** (Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia)

EDITORIAL BOARD [In Russian Alphabetical order]

Alexandrovskiy AL, Institute of Geography RAS (Moscow, Russia); **Ananjeva NB**, Zoological Institute RAS (St. Petersburg, Russia); **Aftanas LI**, State Research Institute of Physiology SB RAMS (Novosibirsk, Russia); **Vasil'ev VP**, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS (Moscow, Russia); **Vasil'eva ED**, Zoological Museum, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Golovanov VK**, Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS (Borok, Russia); **Dubois A**, French National Museum of Natural History (Paris, France); **Zeller B**, French National Institute for Agricultural Research (Nancy, France); **Zinchenko TD**, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS (Togliatti, Russia); **Kingma H**, Maastricht University (Maastricht, Netherlands); **Kryukov VY**, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russia); **Kuznetsov VIV**, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS (Moscow, Russia); **Lupashin VV**, University of Arkansas for Medical Sciences (Arkansas, USA); **Maximov TC**, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone SB RAS (Yakutsk, Russia); **Nosov AM**, MV Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia); **Perdices A**, National Museum of Natural Sciences (Madrid, Spain); **Sazonov AE**, Siberian State Medical University (Tomsk, Russia); **Smirnova OV**, Center of Ecology and Productivity of Forests RAS (Moscow, Russia); **Sokolova YY**, Louisiana State University (Baton Rouge, Louisiana, USA); **Stepanov VA**, Research Institute of Medical Genetics SB RAMS (Tomsk, Russia); **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; Translator/Editor MB Kuzmenko; camera-ready copy AI Leloyur; cover design LD Krivtsova.

Passed for printing 21.09.2018. Format 70x108^{1/16}. Conventional printed sheets 19.6. Circulation is 50 copies. Orders No 3410. Open price. Date of publication 12.10.2018.

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

СОДЕРЖАНИЕ

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

Константинов А.О., Новоселов А.А., Лойко С.В. Особенности процессов почвообразования на участках самозаростающих золоотвалов твёрдотопливной теплоэлектростанции.....	6
---	---

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Головченко А.В., Харлак А.Л., Глухова Т.В. Оценка микробного пула растений верховых болот	25
---	----

БОТАНИКА

Кириллова И.А., Кириллов Д.В., Шадрин Д.М. Морфологический и молекулярно-генетический подходы к изучению рода <i>Dactylorhiza</i> в Республике Коми	44
Куприянов А.Н., Казьмина С.С., Зверев А.А. Изменение флористического состава растительных сообществ караганского хребта вблизи угольных разрезов.....	66
Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. Эколого-ценотические позиции <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt и <i>Linnaea borealis</i> L. на северной периферии ареала	89

ЗООЛОГИЯ

Важенина Н.В., Сергеева Е.В. Структура и динамика населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) поймы Нижнего Иртыша	111
Романов А.А., Астахова М.А., Миклин Н.А., Шемякин Е.В. Высотно-поясная дифференциация населения птиц севера Корякского нагорья	136
Софронова Е.В., Софронов А.П. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) реликтовых ильмовых рощ в низовьях реки Селенги (Республика Бурятия).....	159

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

Лиханова И.А., Ковалева В.А. Управляемое восстановление лесных экосистем на песчаных техногенных субстратах крайнесеверной тайги европейского северо-востока России.....	174
--	-----

ЭКОЛОГИЯ

Синюткина А.А., Гашкова Л.П., Малолетко А.А., Магур М.Г., Харанжевская Ю.А. Трансформация поверхности и растительного покрова осушенных верховых болот юго-востока Западной Сибири	196
--	-----

TABLE OF CONTENTS

AGROCHEMISTRY & SOIL SCIENCE

- Konstantinov AO, Novoselov AA, Loiko SV.** Special features of soil development within overgrowing fly ash deposit sites of the solid fuel power plant.....6

BIOTECHNOLOGY & MICROBIOLOGY

- Golovchenko AV, Harlak AL, Gluhova TV.** Assessment of the microbial pool of raised bog plants25

BOTANY

- Kirillova IA, Kirillov DV, Shadrin DM.** Molecular and morphological approaches to studying the *Dactylorhiza* genus in the Komi Republic44
- Kupriyanov AN, Kazmina SS, Zverev AA.** Change in the vegetation of the Karakanskiy ridge near surface coal mines66
- Leonova NB, Goryainova IN.** Ecological and coenotic positions of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. within their northern range periphery89

ZOOLOGY

- Vazhenina NV, Sergeeva EV.** Structure and dynamics of the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the floodplain of the lower Irtysh River..... 111
- Romanov AA, Astakhova MA, Miklin NA, Shemyakin EV.** Altitudinal-belt differentiation of the bird population in the north of the Koryak Highland136
- Sofronova EV, Sofronov AP.** True bugs (Heteroptera) of relict elm groves in the lower reaches of the Selenga River (Republic of Buryatia)159

AGRICULTURE & FOREST SCIENCE

- Likhanova IA, Kovaleva VA.** Controlled restoration of forest ecosystems on sandy technogenic substrates in the far northern taiga of the Russian European Northeast.....174

ECOLOGY

- Sinyutkina AA, Gashkova LP, Maloletko AA, Magur MG, Kharanzhevskaya YA.** Transformation of the surface and vegetation cover of drained bogs in Tomsk region.....196

АГРОХИМИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.618

doi: 10.17223/19988591/43/1

А.О. Константинов¹, А.А. Новоселов², С.В. Лойко³

¹Тюменский индустриальный университет, г. Тюмень, Россия

²Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

³Национальный исследовательский

Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Особенности процессов почвообразования на участках самозарастающих золоотвалов твёрдотопливной теплоэлектростанции

Рассмотрены особенности почв, формирующихся на участках самозарастающих золоотвалов ТЭЦ-1 г. Тюмени. Изученные почвы характеризуются наличием гумусово-слаборазвитого горизонта W, переходного WTCHΩ и стратифицированной толщи техногенных отложений, представляющей собой чередование слоев золы уноса и зольного остатка, различающихся по плотности, гранулометрическому и вещественному составу. Слои, сложенные золой уноса, характеризуются преобладанием фракций пыли и состоят преимущественно из силикатных и алюмосиликатных пористых окатышей и микросфер. Слои зольного остатка отличаются значительным содержанием фракций песка, в составе преобладают крупные угловатые частицы недожога и зерна кварца. Показано, что изучение почв и техногенных субстратов целесообразно проводить на мезо-, микро- и субмикроморфологических уровнях, поскольку ряд элементарных почвообразовательных процессов проявляется только на конкретных иерархических уровнях. Наиболее значимыми процессами в изученных почвах являются дезинтеграция техногенного субстрата, карбонатизация, коагуляционное, в меньшей степени, биогенное оструктуривание, выщелачивание, процессы метаморфизма органического вещества, миграции вещества в суспензиях. Оглеение наблюдается в локальных понижениях рельефа в условиях близкого залегания грунтовых вод. Процессы дезинтеграции, коагуляционного оструктурирования, карбонатизации, выщелачивания хотя и играют важную роль в понимании направленности развития почв золоотвалов, диагностируются только при микро- и субмикроморфологических исследованиях. Установлено, что интенсивность процессов почвообразования в значительной степени определяется особенностями рельефа, характером растительности и неоднородностью техногенного субстрата. Разнообразие и количество педогенных карбонатов является важным индикатором интенсивности почвообразования. Наиболее развитые почвы формируются на хорошо дренированных участках под разреженными древесными сообществами с развитым травянистым ярусом в периферийных частях золоотвалов.

Ключевые слова: ТЭЦ; почвообразовательные процессы; техногенные почвы; пелоземы техногенные; *Spolic Technosols*.

Введение

Твердотопливные тепловые электростанции являются важным источником электроэнергии как в России, так и в других странах мира. Производство электроэнергии за счет сжигания горючих полезных ископаемых угольного ряда приводит к образованию значительного объема промышленных отходов, представляющих собой высокодисперсный песчано-пылеватый материал золы уноса и топливных шлаков [1]. Примеры успешного использования золошлаковых отходов в качестве строительного или техногенного сырья для извлечения ценных компонентов единичны. Наиболее распространенной практикой обращения с отходами твердотопливных тепловых электростанций является их размещение в специальных гидротехнических сооружениях – золоотвалах [2].

В крупных городах Урала, Сибири и Дальнего Востока, таких как Троицк, Серов, Тюмень, Омск, Томск, Новосибирск, Барнаул, Красноярск, Хабаровск, Владивосток и др. [2], имеются как действующие, так и законсервированные золоотвалы, которые могут оказывать негативное воздействие на окружающую среду вследствие пыления, радиационного загрязнения местности, отчуждения земель и изменения гидрологических условий [1, 3]. Следовательно, для оценки потенциальных экологических рисков, связанных с долгосрочным функционированием подобных объектов, и при планировании рекультивации является актуальным изучение процессов формирования растительного и почвенного покровов в пределах данных территорий.

В современной отечественной и зарубежной литературе достаточно подробно освещены вопросы формирования и развития растительных сообществ золоотвалов [4–6], а также методы их биологической рекультивации [7–9], но в то же время особенности почв и техногенных субстратов рассматриваются поверхностно, в основном, с точки зрения их лесорастительных, агрохимических и реже физическо-механических свойств, устойчивости к эрозионным процессам [10–11]. В мире наиболее подробно охарактеризованы почвы разновозрастных золоотвалов тепловых электростанций Рурского и Силезского угольных бассейнов в Центральной и Восточной Европе [12–15]. Результаты исследований территорий рекультивированных и самозарастающих золоотвалов ТЭЦ Польши и Германии позволили установить, что формирование и развитие почв на золошлаковых отходах во многом определяются характером использованного топлива, а процессы почвообразования непосредственно связаны с трансформацией вещественного состава исходного техногенного субстрата [16].

В настоящей работе представлены результаты исследования процессов почвообразования на золоотвалах ТЭЦ-1 г. Тюмени. В отличие от большинства золоотвалов крупных электростанций Урала и Западной Сибири,

золошлаковые отходы ТЭЦ-1 являются продуктом сжигания торфов Тарманского месторождения Тюменской области, а не угля [17]. Первичное почвообразование протекает 30–35 лет с момента прекращения функционирования исследуемых участков золоотвала. Рекультивация золоотвалов не производилась.

Цель работы – изучить на участках самозрастающих золоотвалов характер, интенсивность и разнообразие почвообразовательных процессов на основе признаков трансформации исходного субстрата на различных иерархических уровнях организации почвенной массы.

Материалы и методики исследования

Золоотвалы Тюменской ТЭЦ-1 состоят из двух участков общей площадью более 100 га (участок 1 – 54,0 га, участок 2 – 46,0 га) [18] и располагаются в непосредственной близости от делового и исторического центра города (рис. 1). Размещение золошлаковых отходов прекращено более 30 лет назад по причине перехода ТЭЦ-1 на использование газа; в настоящее время в пределах территории отвалов происходит постепенное самозарастание [19]. Поверхность золоотвалов выровнена, встречаются просадочные формы рельефа, перепад высот составляет 1–3 м. Более разнообразный и сложный рельеф характерен для участка 1. Уровень грунтовых вод существенно варьирует в зависимости от положения в рельефе: от 0,5–0,6 м в локальных понижениях и до 2 м и более на возвышенных участках.

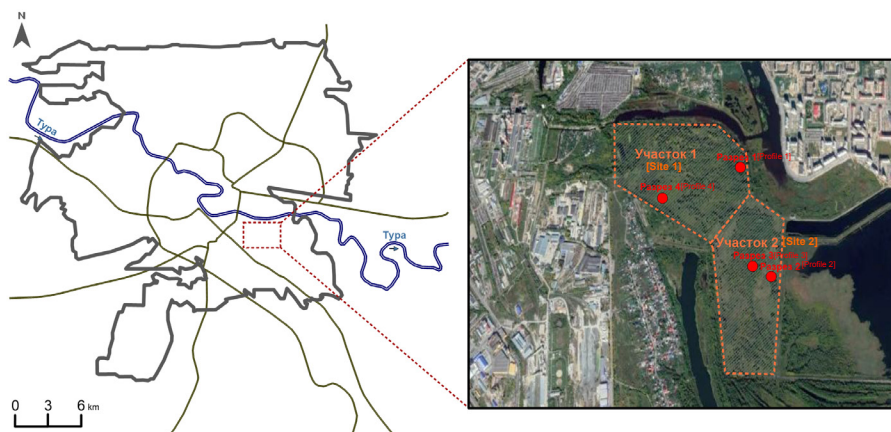


Рис. 1. Расположение почвенных разрезов в пределах золоотвалов ТЭЦ-1 г. Тюмени

[Fig. 1. Location of the studied soil pits within the fly ash deposit sites of Tyumen CHP-1 plant.

Profile 1 - 57°8'47,30"N, 65°38'8,70"E; Profile 2 - 57°8'23,50"N, 65°38'22,80"E;

Profile 3 - 57°8'23,90"N, 65°38'17,80"E; Profile 4 - 57°8'38,10"N, 65°37'30,50"E]

Современный растительный покров мозаичен; представлены два основных вида растительных сообществ – древесно-кустарничковые и травяни-

стые [18]. Для первых основными ярусобразующими породами являются тополь бальзамический (*Populus balsamifera* L.), осина (*Populus tremula* L.), различные виды ив, в меньшей степени клен ясенелистный (*Acer negundo* L.). Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) встречается редко, а участки ее распространения тяготеют к периферийным частям золоотвала. Открытые пространства, покрытые травянистой растительностью, занимают около половины площади участка 1 и менее трети участка 2. В травянистых сообществах преобладают вейник наземный (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth), тростник обыкновенный (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.); значительную роль играют крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), хамаенерион узколистный (*Epilobium angustifolium* L.), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.). В 2007–2008 гг. сотрудниками Уральского государственного лесотехнического университета проведен экспериментальный посев травосмесей на участке 1 [17, 19].

Полевые исследования почвенного покрова золоотвалов Тюменской ТЭЦ-1 проведены летом 2017 г. На каждом из участков золоотвалов заложена пара почвенных разрезов (см. рис. 1) под древесной и травянистой растительностью (разрезы 1 и 4, 2 и 3 соответственно). Поскольку вопрос включения техногенных почв в КиДПР остается открытым, что порождает многообразие возможных подходов к его решению в рамках конкретной задачи, в данной работе диагностика почв проведена согласно классификации почв России [20] с учетом дополнений, предложенных для техногенных почв [21–22]. Названия почв также даны согласно Мировой коррелятивной базе данных почвенных ресурсов редакции 2015 г. [23].

Разрез 1 (57°8'47,30"N, 65°38'8,70"E) заложен на локальном возвышении в периферийной части участка 1 под разреженным ивовым лесом с подростом ивы и осины и развитым травянистым ярусом. Почва – пелозем техногенный гумусовый потечно-гумусовый артииндустриальный суглинистый стратифицированный на золошлаках (*Spolic Technosol* (*Arenic, Endoprotocalcic, Fluvic, Hyperartefactic, Laxic, Amphivitic*)). Разрез 2 (57°8'23,50"N, 65°38'22,80"E) приурочен к выположенной поверхности участка 2, осложненной просадочными формами, под лугово-травянистой ассоциацией с присутствием злаковых. Почва – пелозем техногенный гумусово-слаборазвитый артииндустриальный стратифицированный суглинистый на золошлаках (*Spolic Technosol* (*Epiarenic, Endoprotocalcic, Fluvic, Hyperartefactic, Laxic, Amphivitic*)). Разрез 3 (57°8'23,90"N, 65°38'17,80"E), характеризует локальное понижение на участке 2. Растительность представлена осиново-ивовым лесом с развитой подстилкой. Почва – пелозем техногенный подстильно-торфяной глееватый артииндустриальный стратифицированный суглинистый на золошлаках (*Spolic Technosol* (*Endoprotocalcic, Fluvic Hyperartefactic, Laxic, Stagnic, Amphivitic*)). Разрез 4 (57°8'38,10"N, 65°37'30,50"E) заложен на участке 1 вместе с выраженным техногенным присадочным рельефом. Характерна луговая растительность с подростом ивы, осины и облепихи. Почва – пелозем

техногенный гумусовый глееватый артииндустратный суглинистый стратифицированный на золошлаках (*Spolic Technosol (Amphiprotocalcic, Fluvic, Hyperartefactic, Loxic, Amphivitrific)*).

Гранулометрический состав почв и техногенных отложений определен на основе измерения размеров частиц методом лазерного светорассеяния анализатором LS 13 320 «Beckman Coulter» (США) с предварительным диспергированием проб пирофосфатом натрия. Цвет почвенных горизонтов и техногенного субстрата оценивали по системе Манселла. Микроморфологические исследования проведены в прозрачных шлифах поляризационным микроскопом Eclipse LV100POL «Nikon» (Япония) и инвертированным микроскопом отраженного света Axio Vert.A1 «Carl Zeiss» (Германия). Микроскопические и субмикроскопические исследования – с использованием сканирующего электронного микроскопа TM3000 «Hitachi» (Япония) с рентгеновской приставкой для элементного анализа поверхности Quantax 70 при увеличениях от 100 до 5 000. Данная модель микроскопа является эффективным инструментом диагностики процессов почвообразования в техногенных почвах [24].

Результаты исследования и обсуждение

Морфологическая характеристика почв. Почвы золоотвалов ТЭЦ-1 характеризуются наличием гумусово-слаборазвитого горизонта W мощностью до 5–7 см и переходного к техногенному субстрату горизонта WTCHΩ (15–30 см), нижняя граница которого лучше выражена на участках под древесной растительностью, и устанавливается по увеличению степени сохранности изначальной текстуры субстрата, в меньшей степени по цвету, а также резкому уменьшению числа крупных горизонтальных корней деревьев (рис. 2). В изученных почвах мощность гумусового горизонта не превышает 5 см, а сам горизонт представляет собой темный маломощный слой, густо переплетенный живыми корнями, что позволяет рассматривать его в рамках принятой классификации как гумусовый слаборазвитый (W). Нижележащий переходный горизонт WTCHΩ выделен как зона интенсивной переработки золошлаковых отложений процессами почвообразования, что морфологически выражено в обилии корней и частичной потере исходной слоистой текстуры техногенного субстрата. Горизонты W и WTCHΩ имеют темно-серый (10YR 4/1) или черно-серый (2,5YR 3/1), унаследованный от техногенного субстрата, содержащего большое количество темноцветных частиц недожого. Таким образом, темный цвет обусловлен не процессами гумусонакопления, а исходными хроматическими особенностями техногенного субстрата. В отдельных случаях (разрез 3) на участках под древесной растительностью формируется лесная подстилка, состоящая из листьев осины и ивы различной степени разложения. Артииндустраты под незадернованными участками в составе почвенного покрова отсутствуют.

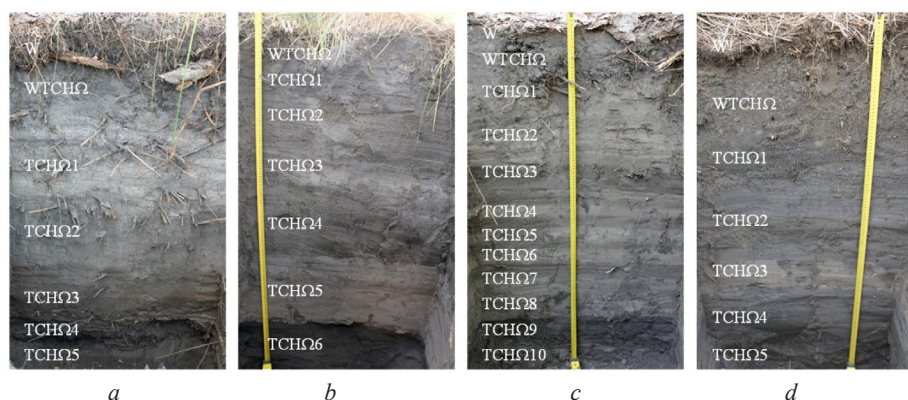


Рис. 2. Профили исследованных почв: *a* – разрез 1; *b* – разрез 2; *c* – разрез 3; *d* – разрез 4. Автор фото А.О. Константинов
[Fig. 2. Soil profiles: *a* - Pit 1; *b* - Pit 2; *c* - Pit 4; *d* - Pit 4. Photos by AO Konstantinov]

Техногенный субстрат представляет собой чередование плотных слоев крупнопылеватого плотно спрессованного сизовато-серого (2,5Y 5/1, 2,5Y 6/1) и буровато-коричневого (10YR 2/2) материала, иногда с кремовым оттенком (10YR 5/2), чередующихся с рыхлыми темно-серыми (N2,5, 2,5Y 3/1, 2,5Y 2,5/1) прослоями песчаного материала, иногда с включениями крупных частиц (≥ 2 мм) недожога и строительного мусора. Содержание отдельных фракций изменяется в значительных пределах (рис. 3): ил ($< 0,001$ мм) – 1–6%, пыль мелкая (0,001–0,005 мм) – 4–27%, пыль средняя (0,005–0,01 мм) – 3–23%, пыль крупная (0,01–0,05 мм) – 14–53%, песок мелкий (0,05–0,25 мм) – 4–65%, песок средний и крупный (0,25–1,0 мм) – 1–28%. Подобные вариации в содержании отдельных фракций связаны с четкой стратификацией техногенных субстратов на слои золы уноса с заметным преобладанием пылеватых частиц и слои зольного остатка с преобладанием песчаной фракции.

Вертикальная неоднородность в почвах и отложениях золоотвалов проявляется на нескольких уровнях: помимо хорошо заметных пылеватых и опесчаненных слоев мощностью от 1 до 10 см, наблюдается переслаивание с ритмичным чередованием (см. рис. 2). В светлом плотном субстрате присутствуют неравномерно распределенные прослои, обогащенные темноцветным и более крупным материалом размерности мелкозернистого песка. На таких границах как в нижней, так и средней части профилей иногда заметны тонкие охристые разводы и высветленные пятна, диаметром до 2 мм, что, по всей видимости, является следствием локального оглеения, связанного с гранулометрической неоднородностью субстрата. Признаки педогенного оструктурирования в рассматриваемых почвах выражены слабо, имеются непрочные мелкокомковатые агрегаты в горизонте W. Корневые системы проникают до 90–100 см, где представлены множеством мелких корней.

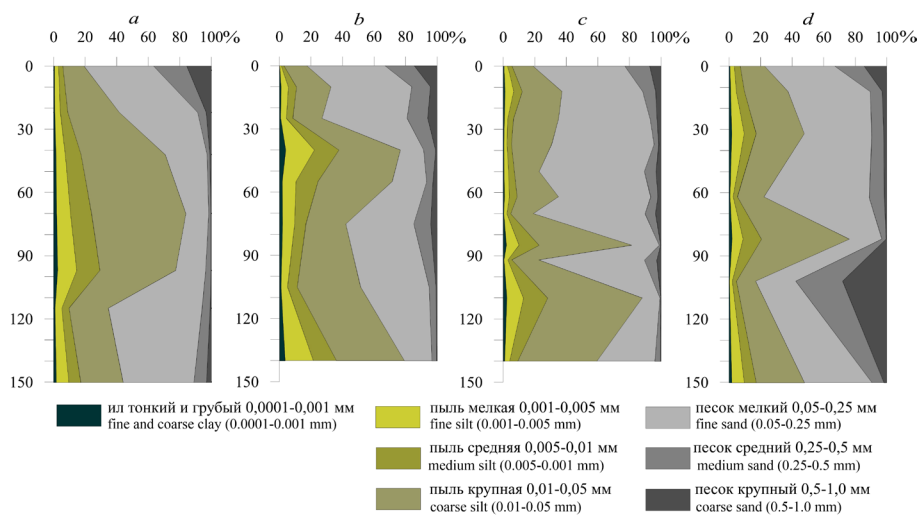


Рис. 3. Гранулометрический состав исследованных почв:

a – разрез 1; *b* – разрез 2; *c* – разрез 3; *d* – разрез 4

[Fig. 3. Texture of the studied soils: *a* - Pit 1; *b* - Pit 2; *c* - Pit 3; *d* - Pit 4]

Отличительной особенностью пелозема техногенного гумусового, вскрытого разрезом 1 (рис. 2, *a*), является высокая степень переработанности исходного техногенного субстрата за счет активного развития корневых систем древесных растений. Потечно-гумусовый подтип диагностирован по наличию темной прокраски органическим веществом в верхней части техногенного субстрата. Мощность измененной процессами почвообразования толщи ($W+WTCH\Omega$) составляет 30–35 см. В пелоземе техногенном гумусово-слабо-развитом (разрез 2, см. рис. 2, *b*) суммарная мощность $W+WTCH\Omega$ меньше и составляет 20–25 см, что, возможно, связано с меньшей длительностью почвообразования в пределах данного участка золоотвалов. Пелозем техногенный подстильно-торфяной глееватый (см. рис. 2, *c*), вскрытый разрезом 3, имеет хорошо развитую оторфованную лесную подстилку. Появление лесной подстилки связано с тем, что этот разрез наиболее влажный. Он также отличается наиболее высокой степенью стратификации техногенного субстрата, а также сохранностью его изначальной текстуры, что связано с плохими условиями проникновения корней из-за наличия почвенно-грунтовых вод, что диагностируют заметные на глубине 80–110 см признаки оглеения. Мощность $W+WTCH\Omega$ минимальна среди всех разрезов и не превышает 20 см. Пелозем техногенный гумусовый глееватый (разрез 4) имеет наибольшую суммарную мощность $W+WTCH\Omega$, которая варьирует от 35 до 40 см.

Микроморфологические особенности почв. Результаты микроморфологических исследований позволяют сделать вывод о том, что техногенный глинисто-пылеватый субстрат отдельных слоев является достаточно одно-

родным по составу. Большая часть зерен имеет изометричную форму, меньше угловатых слабоокатанных частиц (рис. 4, *a–c*). Частицы, как правило, не ориентированы, за исключением прослоев, обогащенных органическим веществом.

В большинстве изученных образцов наблюдается характерная для техногенных отложений текстура, выраженная в чередовании прослоев с заметными различиями как в размерности зерен, так и в характере материала (рис. 4, *b, d*). Мощность отдельных прослоев в основном выдержана, границы четкие. На текстурных неоднородностях встречаются осветленные участки.

В зависимости от разреза и конкретного слоя субстрат на 10–20% состоит из микросфер, существенно отличающихся между собой по размеру, морфологии и составу. Округлые, как правило, полые сферические частицы, являющиеся результатом высокотемпературных процессов сжигания топлива [25–26], могут быть условно разделены на кремнистые и железосодержащие [27]. Микросферы в плоскости шлифа распределены равномерно без какой-либо связи с текстурными особенностями отложений (рис. 4, *e, f*). Также в составе присутствуют углистые трещиноватые частицы недожога (рис. 4, *d–f*).

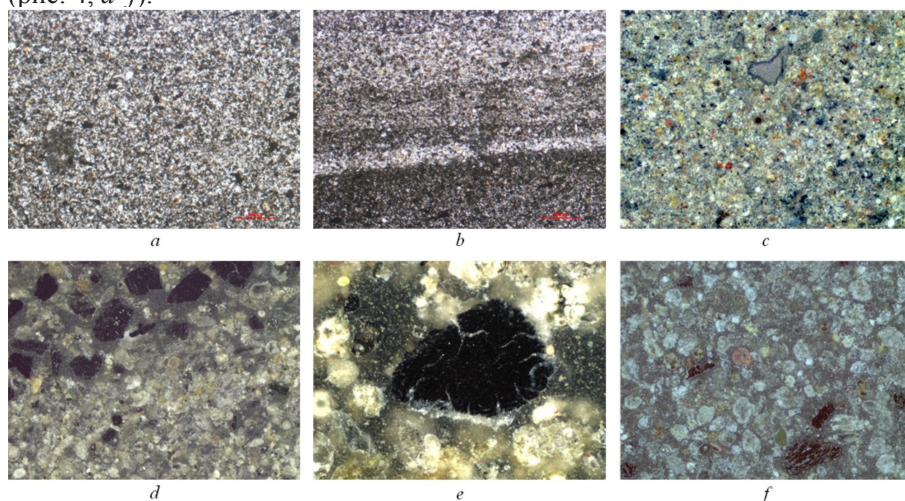


Рис. 4. Особенности микростроения субстрата золоотвалов: *a* – общий вид пылеватого субстрата (разрез 1, 80–90 см, PPL, X10); *b* – микрослоистая текстура (разрез 1, 80–90 см, PPL, X10); *c* – общий вид пылеватого субстрата (разрез 1, 60–70, PPL, X10); *d* – прослой, обогащенный частицами недожога (разрез 3, 20–30 см, PPL, X20); *e* – крупная частица недожога (разрез 3, 20–30 см, PPL, X50); *f* – микросферы и частицы недожога (разрез 4, 65–70 см, PPL, X10). Автор фото А.А. Новоселов [Fig. 4. Peculiarities of fly ash soil-forming material: *a* - General view of the technogenic silty material (Pit 1, 80-90 cm, PPL, X10); *b* - Microlayered texture (Pit 1, 80-90 cm, PPL, X10), *c* - General view of the technogenic silty material (Pit 1, 60-70 cm, PPL, X10), *d* - Layer enriched with unburned (coked) fragments (Pit 3, 20-30 cm, PPL, X20), *e* - Large particle of coked material (Pit 3, 20-30 cm, PPL, X50), *f* - Cenospheres and coked particles (Pit 4, 65-70 cm, PPL, X10). Photos by AA Novoselov]

Карбонатный материал представлен двумя типами: стяжения и сростки микрокристаллов (рис. 5, *a–c*). По составу и внутреннему строению стяжения достаточно однородны, состоят из кальцита и встречаются как в виде единичных микроконкреций (разрез 2), так и небольшими скоплениями. Новообразования тяготеют к неоднородностям текстуры, в отдельных случаях формируя прослои, обогащенные карбонатным материалом, который выступает в качестве цемента. Стяжения имеют округлую форму с нечеткими границами; кальцит в таких агрегатах развивается по субстрату, частично его замещая. Размер микроконкреций составляет 1–2 мм в диаметре, а их скопление в отдельных случаях создаёт гнездоватую текстуру.

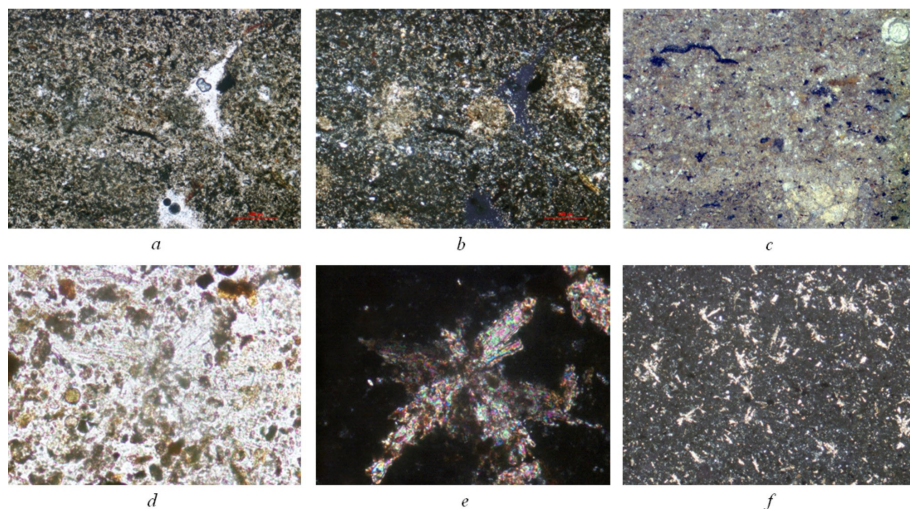


Рис. 5. Разнообразие карбонатных новообразований в почвах золоотвалов: *a* – стяжения кальцита, приуроченные к неоднородности текстуры (разрез 1, 60–70 см, PPL, X10); *b* – то же (XPL, X10); *c* – четко выраженное стяжение кальцита, приуроченное к неоднородности текстуры (разрез 1, 80–90 см, PPL, X50); *d* – микрокристаллы кальцита (разрез 4, 80–90 см, PPL, X40); *e* – то же (XPL, X40), *f* – распределение микрокристаллического кальцита в шлифе (разрез 4, 80–90 см, XPL, X4). Автор фото А.А. Новоселов

[Fig. 5. Diversity of calcite neoformations in soils of fly ash deposit sites: *a* - Calcite concretions associated with texture heterogeneity (Pit 1, 60-70 cm, PPL, X10), *b* - *ibid.* (XPL, X10), *c* - Well-defined calcite concretion associated with a texture contact (Pit 1, 80-90 cm, X50); *d* - Calcite microcrystals (Pit 4, 80-90 cm, PPL, X40), *e* - *ibid.* (XPL, X40), *f* - Distribution of calcite microcrystals within the thin section (Pit 4, 80-90 cm, XPL, X4). Photos by AA Novoselov]

Микрокристаллический кальцит распределен равномерно и представляют собой мелкие, размером не более 0,3 мм, сноповидные (звездчатые) сростки вытянутых кристаллов. Данный тип новообразований обнаружен только в разрезе 4 (80–90 см) (рис. 5, *d–f*). Четких центров кристаллизации у таких форм, как правило, нет, а ориентация отдельных кристаллов хаотичная. Максимально высокое содержание аутигенного карбонатного материала отмечается в разрезах 1 и 4 в интервалах от 50 до 90 см; редкие стяжения кальцита обнаружены также в разрезе 2.

Текстура техногенных субстратов нарушается корневой системой растений, реже – ходами почвенных животных (рис. 6, *a–c*). Корни частично углефицированы, кроме того, в некоторых разрезах на глубине около 80–90 см наблюдаются прослои, обогащенные органическим веществом, привнос которого мог произойти в результате эрозионных процессов, существовавших в период функционирования золоотвалов. Одновременно обнаруживаются растительные остатки как с достаточно высокой, так и с низкой сохранностью тканевого строения. Также встречаются отдельные фрагменты корней с полностью сохранившимся клеточным строением и биогенные включения; местами отмершие корни замещены аморфным кремнеземом.

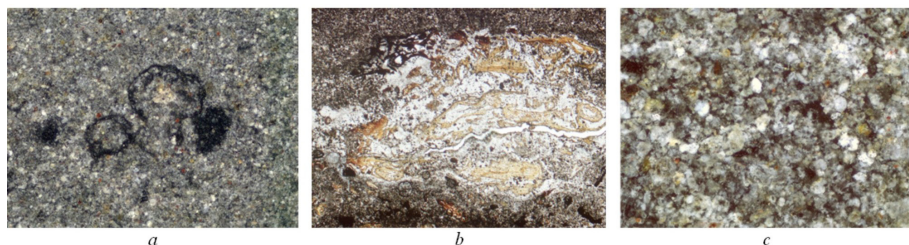


Рис. 6. Компоненты органического вещества почв золоотвалов и биогенные нарушения: *a* – углефицированный корень (разрез 2, 20–40 см, PPL, X10); *b* – фрагменты корневой системы различной степени сохранности (разрез 1, 80–90 см, PPL, X4); *c* – заполненный ход (разрез 3, 80–90, PPL, X20). Автор фото А.А. Новоселов
[Fig. 6. Components of the fly ash deposits sits soil organic matter and biogenic disturbance: *a* - Carbonized roots (Pit 2, 20-40 cm, PPL, X10); *b* - Fragments of root system with different degrees of transformation (Pit 1, 80-90 cm, PPL, X4); *c* - Filled gallery (Pit 3, 80-90 cm, PPL, X20). Photos by AA Novoselov]

Микро- и субмикроморфологические исследования с использованием сканирующего электронного микроскопа. Использование сканирующего электронного микроскопа позволяет существенно дополнить результаты изучения почв и отложений золоотвалов в шлифах, в частности, уточнить различия между слоями техногенного субстрата, сложенными золой уноса и зольным остатком [28–29]. Первые состоят преимущественно из окатанных пористых частиц силикатов, алюмосиликатов, ферросиликатов и микросфер диаметром от 400 до 20 мкм, различающихся как по морфологии и характеру поверхности, так и по вещественному составу (рис. 7, *a–b*). В составе зольного остатка, помимо микросфер и алюмосиликатов, встречаются углеподобные трещиноватые частицы неправильной формы, крупные угловатые зерна кварца, полевые шпаты, слюды (рис. 7, *c–d*).

Под электронным микроскопом хорошо диагностируются признаки педогенного оструктурирования в горизонтах W и WTCHΩ верхней части профиля (рис. 7, *e–f*). В целом педогенные агрегаты немногочисленны, а процессы структурообразования неотделимы от процессов разрушения исходного

субстрата (рис. 7, g), что в целом характерно для молодых почв отвалов и хвостохранилищ [30].

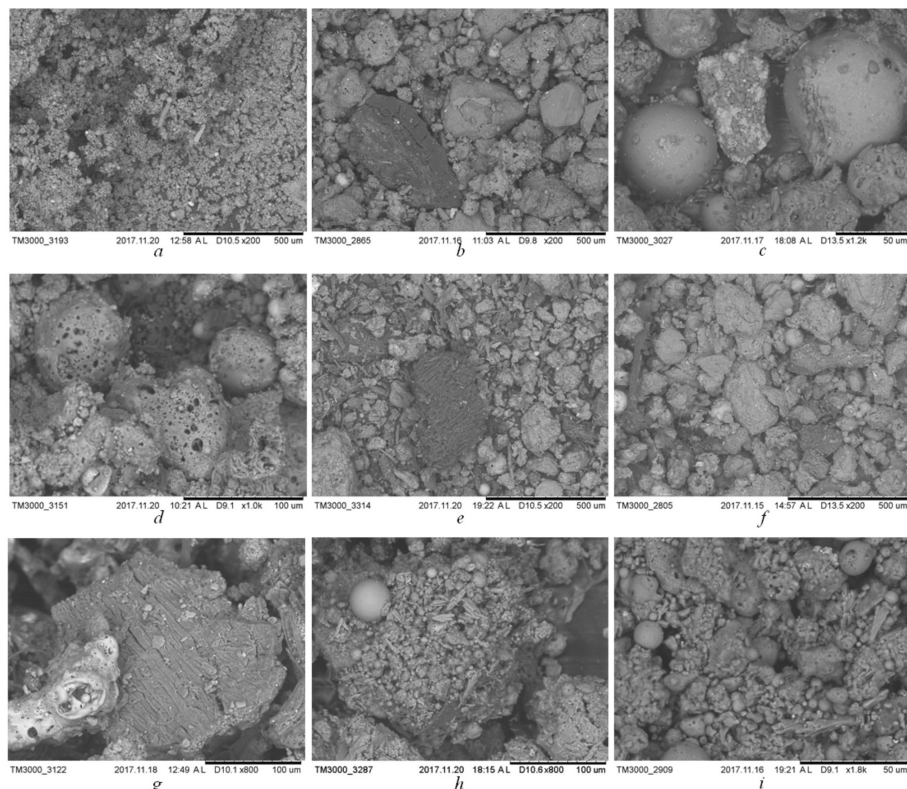


Рис. 7. Микрофотографии почв и техногенного субстрата золоотвалов, а также их отдельных элементов, полученные с использованием сканирующего электронного микроскопа: *a* – общий вид материала из пылеватого прослоя золы уноса (разрез 4, 80–85 см, X200); *b* – общий вид прослоя, сложенного преимущественно песчаным материалом зольного остатка (разрез 3, 115 см, X200); *c* – алюмосиликатные сферы и железосодержащая частица (разрез 1, 150 см, X1.2k); *d* – пористые алюмосиликатные окатыши (разрез 4, 110 см, X1.0k); *e* – общий вид горизонта W с признаками педогенного оструктурирования (разрез 2, 0–5 см, X200); *f* – общий вид переходного горизонта WTCHΩ (разрез 3, 10–15 см, X200); *g* – выветрелые частицы исходного субстрата (разрез 1, 0–5 см, X800); *h, i* – новообразования кальцита (разрез 4, 10–15 см, X800 и разрез 3, 110 см, X1.8k, соответственно). Автор фото А.О. Константинов

[Fig. 7. Microphotographs of soil horizons and technogenic parent material as well as their constituents obtained with SEM: *a* - General view of the silty layer composed from fly ash (Pit 4, 80-85 cm, X200); *b* - General view of the layer composed of sand-like unburned material (Pit 3, 115 cm, X200); *c* - Cecospheres and iron-bearing particle (Pit 1, 150 cm, X1.2k); *d* - Porous aluminosilicate pellets (Pit 4, 110 cm, X1.0k); *e* - General view of the W soil horizon where signs of pedogenic structure are visible (Pit 2, 0-5 cm, X200); *f* - General view of the transitional horizon WTCHΩ (Pit 3, 10-15 cm, X200); *g* - Weathered particles of the initial substrate (Pit 1, 0-5 cm, X800); *h, i* - Calcite neoformations (Pit 4, 10-15 cm, X800 and Pit 3, 110 cm, X1.8k). Photos by AO Konstantinov]

Микроагрегаты в верхней части профиля в значительной степени наследуют исходную структуру техногенных отложений («окатыши»); на поверхности отдельных зерен аккумулируются («налипают») мелкие угловатые фрагменты частиц пористых шлаков и недожога. Биогенные процессы играют важную роль в фрагментации и разрушении исходного субстрата, в ряде случаев обнаруживаются мелкие гифы грибов, опоясывающие отдельные зерна. Частицы мелкозема в основном имеют плитчатую или пластинчатую форму.

Использование сканирующей электронной микроскопии позволило уточнить особенности распределения новообразований кальцита в профиле почв золоотвалов. Установлено, что количество и местонахождение игольчатых микрокристаллов кальцита являются важным индикатором интенсивности почвообразовательных процессов [31]. Педогенные карбонаты обнаружены в разрезе 3, а также в верхней части профиля (разрез 4 – 15 см), что невозможно при изучении в шлифах (рис. 7, $h-i$).

Выраженность и разнообразие элементарных почвообразовательных процессов (ЭПП). В описании и систематике почвообразующих процессов авторы опирались на концепцию элементарных почвообразовательных процессов [32].

Основная группа почвообразовательных процессов, выраженных во всех рассматриваемых почвах, связана с метаморфизмом минерального вещества – дезинтеграцией, проявляющейся в разрушении исходных силикатных, алюмосиликатных и углеродосодержащих частиц техногенных отложений. Процессы разрушения и измельчения субстрата, происходящие в почвах золоотвалов, аналогичны процессам выветривания вулканического пепла, но происходят при значительно более высоких скоростях [33–35]. Карбонатизация проявляется на микро- и субмикроскопических уровнях, а количество и разнообразие педогенных карбонатов напрямую коррелирует с развитостью почвенного профиля. Высокое содержание карбонатных новообразований, присутствие хорошо выраженных крупных стяжений и сростков микрокристаллов, обнаруженных в почвах участка 1, обусловлены более длительным по времени почвообразованием (поступление золошлаковых отходов, по всей видимости, прекращено несколько раньше, чем на участке 2), а также вследствие более благоприятного водного режима.

ЭПП метаморфизма органического вещества в основном связаны с поступлением органических остатков и их трансформацией и в меньшей степени гумификацией. Внутрипрофильное поступление органических остатков, фрагменты которых различной степени разлаженности обнаруживаются как в верхних горизонтах, так и в нижней части профиля, является характерной особенностью почв, формирующихся под травянистыми ассоциациями и лесными сообществами с развитым травянистым ярусом.

ЭПП переорганизации почвенной массы проявляются в основном в виде коагуляционного оструктурирования. Корневое оструктурирование отмечено только в почвах под травянистой растительностью. Процессы оглеения раз-

виты (разрез 3) в почвах локальных депрессий в условиях близкого залегания грунтовых вод, а их визуальная диагностика затруднена в силу особенностей естественного цвета субстрата золоотвалов.

Заключение

Проведённые исследования показали, что интенсивность почвообразовательных процессов в почвах золоотвалов существенно различается в зависимости от положения в рельефе, характера растительности, уровня грунтовых вод, неоднородности техногенного субстрата.

Почвы золоотвалов характеризуются наличием слабо развитого гумусового горизонта W, переходного горизонта WTCHΩ. Техногенный субстрат представляет собой чередование слоев золы уноса, сложенных пылеватым материалом, и слоев зольного остатка с преобладанием частиц размерности тонкого и среднего песка. Основным компонентом техногенного субстрата золоотвалов является аморфно-стекловидная масса, состоящая из силикатов, алюмосиликатов и ферросиликатов и в меньшей степени из свободных оксидов Ca и Mg. Процессы почвообразования происходят синхронно с процессами трансформации вещественного состава исходного субстрата.

Установлено, что основными почвообразовательными процессами являются: метаморфизм минерального вещества (дезинтеграция, карбонатизация), переорганизация почвенной массы (коагуляционное и травяно-корневое оструктурирование), метаморфизм органического вещества (поступление и трансформация растительных остатков и в меньшей степени гумификация), а также процессы миграции вещества и оглеение. Ряд процессов диагностируется только на микро- и субмикроморфологических уровнях.

Стяжения и микрокристаллические формы кальцита наиболее многочисленны и хорошо выражены в почвах, формирующихся на хорошо дренированных участках в периферийных частях золоотвала под разреженной древесной растительностью с развитым травянистым ярусом.

Литература

1. Делицын Л.М., Ежова Н.Н., Власов А.С., Сударева С.В. Золоотвалы твердотопливных тепловых электростанций как угроза экологической безопасности // Экология промышленного производства. 2012. № 4. С. 15–26.
2. Зеньков И.В., Нефедов Б.Н., Барадулин И.М., Кирюшина Е.В., Вокин В.Н. Экологические проблемы при эксплуатации золошлаковых накопителей в топливно-энергетическом комплексе России // Экология и промышленность России. 2015. № 2. С. 24–28.
3. Зверева В.П. Экологические последствия формирования золоотвалов ТЭЦ // Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология. 2005. № 1. С. 30–34.
4. Чибрик Т.С., Елькин Ю.А. Формирование фитоценозов на нарушенных промышленностью землях: биологическая рекультивация. Свердловск : Изд-во Урал. ун-та, 1991. 220 с.
5. Раков Е.А., Чибрик Т.С. К вопросу формирования флоры на нарушенных промышленностью землях // Экология. 2009. № 6. С. 473–476.

6. Juwarkar A.A., Jambhulkar H.P. Restoration of fly ash dump through biological interventions. // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2008. Vol. 139, № 1–3. PP. 355–365.
7. Махнев А.К., Чибрик Т.С., Трубина М.Р., Лукина Н.В., Гебель Н.Э., Терин А.А., Еловиков Ю.И., Топорков Н.В. Экологические основы и методы биологической рекультивации золоотвалов тепловых электростанций на Урале. Екатеринбург : УрО РАН, 2002. 356 с.
8. Махнев А.К., Махнева Н.Е. Ландшафтно-экологические и популяционные аспекты стратегии восстановления нарушенных земель // *Сибирский экологический журнал*. 2010. Т. 17, № 3. С. 453–459.
9. Pandey V.C. Assisted phytoremediation of fly ash dumps through naturally colonized plants // *Ecological Engineering*. 2015. № 82. PP. 1–5.
10. Назаркина А.В., Крупская Л.Т., Дербенцева А.М., Зверева В.П., Морина О.М. Артииндустраты теплоэлектростанций юга Дальнего Востока: физико-механические свойства, оценка противозерозионной стойкости, рекультивация // *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. 2012. № 3. С. 122–126.
11. Назаркина А.В., Арефьева О.Д., Дербенцева А.М. Взаимосвязь физико-механических, противозерозионных и водных свойств артииндустратов ТЭЦ юга Дальнего Востока // *Проблемы региональной экологии*. 2013. № 2. С. 140–143.
12. Zikeli S., Jahn R., Kastler M. Initial soil development in lignite ash landfills and settling ponds in Saxony-Anhalt, Germany // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2002. Vol. 165, № 4. PP. 530–536.
13. Zikeli S., Kastler M., Jahn R. Cation exchange properties of soils derived from lignite ashes // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2004. Vol. 167, № 4. PP. 439–448.
14. Zikeli S., Kastler M., Jahn R. Classification of anthrosols with vitric/andic properties derived from lignite ash // *Geoderma*. 2005. Vol. 124, № 3–4. PP. 253–265.
15. Uzarowicz Ł., Zagórski Z. Mineralogy and chemical composition of technogenic soils (Technosols) developed from fly ash and bottom ash from selected thermal power stations in Poland // *Soil Science Annual*. 2015. Vol. 66, № 2. PP. 82–91.
16. Uzarowicz Ł., Zagórski Z., Mendak E., Bartmiński P., Szara E., Kondras M., Oktaba L., Turek A., Rogoziński R. Technogenic soils (Technosols) developed from fly ash and bottom ash from thermal power stations combusting bituminous coal and lignite. Part I. Properties, classification, and indicators of early pedogenesis // *Catena*. 2017. Vol. 157. PP. 75–89.
17. Суслова Н.Г., Аткина Л.И., Чижов Б.Е., Агафонов Е.Ю. Создание рекреационных объектов на территории золоотвала г. Тюмени // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2008. № 2. С. 219–222.
18. Чижов Б.Е., Парыгина Н.Г., Суслов А.В., Аткина Л.И. Инвентаризация территории золоотвала и методы создания на них парковых насаждений Тюмени // *Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник*. 2007. № 8. С. 85–91.
19. Чижов Б.Е., Аткина Л.И., Агафонов Е.Ю., Суслова Н.Г. Испытание травосмесей для рекультивации золоотвала в Тюмени // *Вестник Московского государственного университета леса*. 2008. № 3. С. 90–93.
20. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
21. Прокофьева Т.В., Герасимова М.И., Безуглова О.С., Бахманова К.А., Гольева А.А., Горбов С.Н., Жарикова Е.А., Матинян Н.Н., Наквасина Е.Н., Сивцева Н.Е. Введение почв и почвоподобных образований городских территорий в классификацию почв России // *Почвоведение*. 2014. № 10. С. 1155–1164.
22. Брагина П.С. Почвообразование на отходах горнодобывающих предприятий Кемеровской области : дис. ... канд. геогр. наук. М. : МГУ, 2016. 156 с.
23. IUSS Working Group WRB World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome: FAO, 2015. 192 p.

24. Соколов Д.А., Кулижский С.П., Лойко С.В., Доможакова Е.А. Использование сканирующей электронной микроскопии для диагностики процессов почвообразования на поверхности отвалов каменноугольных разрезов Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 3 (27). С. 36–52.
25. Sokol E.V., Maksimova N.V., Volkova N.I., Nigmatulina E.N., Frenkel A.E. Hollow silicate microspheres from fly ashes of the Chelyabinsk brown coals (South Urals, Russia) // Fuel Processing Technology. 2000. Vol. 67, № 1. PP. 35–52.
26. Sokol E.V., Kalugin V.M., Nigmatulina E.N., Volkova N.I., Frenkel A.E., Maksimova N.V. Ferrospheres from fly ashes of Chelyabinsk coals: chemical composition, morphology and formation conditions // Fuel. 2002. Vol. 81, № 7. PP. 867–876.
27. Ranjbar N., Kuenzel C. Cenospheres: A review // Fuel. 2017. Vol. 207. PP. 1–12.
28. Kutchko B.G., Kim A.G. Fly ash characterization by SEM-EDS // Fuel. 2006. Vol. 85, № 17–18. PP. 2537–2544.
29. Dudas M.J., Warren C.J. Submicroscopic model of fly ash particles // Geoderma. 1987. Vol. 40, № 1–2. PP. 101–114.
30. Брагина П.С., Герасимова М.И. Почвообразовательные процессы на отвалах горнодобывающих предприятий (на примере юга Кемеровской области) // География и природные ресурсы. 2014. № 1. С. 45–51.
31. Uzarowicz L., Skiba M., Leue M., Zagórski Z., Gąsiński A., Trzciński J. Technogenic soils (Technosols) developed from fly ash and bottom ash from thermal power stations combusting bituminous coal and lignite. Part II. Mineral transformations and soil evolution // Catena. 2018. Vol. 162. PP. 255–269.
32. Элементарные почвообразовательные процессы: Опыт концептуального анализа, характеристика, систематика / отв. ред. Н.А. Караваева, С.В. Зонн. М. : Наука, 1992. 184 с.
33. Warren C.J., Dudas M.J. Weathering processes in relation to leachate properties of alkaline fly ash // Journal of Environmental Quality. 1984. Vol. 13, № 4. PP. 530–538.
34. Warren C.J., Dudas M.J. Formation of secondary minerals in artificially weathered fly ash // Journal of Environmental Quality. 1985. Vol. 14, № 3. PP. 405–410.
35. Zevenbergen C., Bradley J.P., Van Reeuwijk L.P., Shyam A.K., Hjelmar O., Comans R.N.J. Clay formation and metal fixation during weathering of coal fly ash // Environmental Science and Technology. 1999. Vol. 33, № 19. PP. 3405–3409.

*Поступила в редакцию 04.02.2018 г.; повторно 17.07.2018 г.;
принята 23.08.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.*

Авторский коллектив:

Константинов Александр Олегович – специалист НОЦ «Геология нефти и газа», Тюменский индустриальный университет (625000, Россия, г. Тюмень, ул. Володарского, 38).

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

Новоселов Андрей Андреевич – аспирант кафедры физической географии и экологии, Институт наук о земле, Тюменский государственный университет (625003, Россия, г. Тюмень, ул. Володарского, 6).

E-mail: Mr.andreygeo@mail.ru

Лойко Сергей Васильевич – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории биогеохимических и дистанционных методов мониторинга окружающей среды, Национальный исследовательский Томский государственный университет (634050, Россия, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: s.loyko@yandex.ru

For citation: Konstantinov AO, Novoselov AA, Loiko SV. Special features of soil development within overgrowing fly ash deposit sites of the solid fuel power plant. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:6-24. doi: 10.17223/19988591/43/1. In Russian, English Summary

Alexander O. Konstantinov¹, Andrey A. Novoselov², Sergey V. Loiko³

¹ Tyumen Industrial University, Tyumen, Russian Federation

² University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation

³ Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Special features of soil development within overgrowing fly ash deposit sites of the solid fuel power plant

Waste deposit sites of solid fuel power plants exist within the majority of large cities of the Urals, Siberia and the Far East. Fly ash deposit sites are often located in close proximity to residential areas and may be observed as a potential source of environmental hazard, which leads to the alienation of significant land lots. The problem of reclamation of ash dumps is of particular concern, and its solution is impossible without understanding the processes of vegetation and soil cover development within such territories. In this paper, we present the results of studying the processes of soil development at the sites of the abandoned ash dumps of the power station in the city of Tyumen that was formed during the work of the enterprise on local peat as a main fuel type.

The fly ash deposit sites of Tyumen CHP-1 plant consist of two sites with a total area of 100 ha (Site 1 - 54.0 ha, Site 2 - 46.0 ha) (See Fig. 1). The disposal of ash and slag wastes was discontinued more than 30 years ago; currently, within the territory of the dumps there is a gradual overgrowing. The surface of the ash dumps is aligned, subsidence relief forms occur, and the elevation difference is 1-3 m. A more diverse and complex relief is typical of Site 1. The level of groundwater varies significantly, depending on the position in the relief. Modern vegetation is mosaic; two main types of plant communities are represented: woody-shrubby and grassy. We conducted field studies of the soil cover of the fly ash deposit sites of Tyumen CHP-1 plant in summer 2017. At each fly ash deposit site, a pair of soil profiles was created (See Fig. 1) under woody and grassy vegetation (Profiles 1 and 4, 2 and 3, correspondingly) (See Fig. 2). Diagnostics of soils was conducted according to the Russian Soil Classification considering additions proposed for technogenic soils (Shishov LL et al., 2004). The names of soils are also given according to the World Reference Base for Soil Resources 2015. Profile 1 (57°8'47,30"N, 65°38'8,70"E) is found at a local elevation in the peripheral part of Site 1 under depleted willow forest with willow and aspen undergrowth and a developed grassy layer. Profile 2 (57°8'23,50"N, 65°38'22,80"E) is confined to the surface of Site 2, complicated by subsidence forms under meadow-grassy association with the presence of cereals. Soil is Spolic Technosol (Epiarenic, Endoprotocalcic, Fluvic, Hyperartefactic, Loxic, Amphivitrific). Profile 3 (57°8'23,90"N, 65°38'17,80"E), characterizes local decline at Site 2. Vegetation is represented by an aspen-willow forest with developed litter. Soil is Spolic Technosol (Endoprotocalcic, Fluvic Hyperartefactic, Loxic, Stagnic, Amphivitrific). Profile 4 (57°8'38,10"N, 65°37'30,50"E) is found at Site 1 with a pronounced technogenic filler relief. Meadow vegetation with willow, aspen and sea-buckthorn undergrowth is characteristic. Soil is Spolic Technosol (Amphiprotocalcic, Fluvic, Hyperartefactic, Loxic, Amphivitrific). We studied the diversity and intensity of soil-forming processes at meso-, micro- and submicroscopic levels: in transparent sections using polarization and inversion microscopes and a scanning electron microscope equipped with an attachment for elemental analysis. We determined the granulometric composition of the technogenic deposits on a laser particle analyzer with preliminary dispersion of samples with pyrophosphate (See Fig. 3). The color of soil horizons and anthropogenic substrate was estimated by the Munsell system.

The results of the conducted studies indicate that the intensity of soil-forming processes in soils developed from ash differs depending on the position in the relief,

the type of vegetation, the level of groundwater, and the heterogeneity of the man-made substrate. The studied soils correspond to Spolic Technosol in accordance with the World Reference Base for Soil Resources. Technosols developed within ash deposit sites inherit the properties and material composition of the technogenic substrate, which is an alternation of fly ash and ash residue layers. The main components of the soil-forming material are silicates, aluminosilicates and ferrosilicates, particles of underburn and microspheres (See Fig. 4 and 7). The processes of soil development occur synchronously with the processes of transformation of the material composition of the initial substrate. The main soil-forming processes are: metamorphism of mineral matter (disintegration, carbonatization) (See Fig. 5), reorganization of the soil mass (coagulation and herbaceous-root structuring), metamorphism of the organic matter (the intake and transformation of plant residues and, to a lesser extent, humification) (See Fig. 6), and migration of matter and gley formation. Several soil-forming processes are diagnosed only at micro- and submicromorphological levels. The quantity and diversity of pedogenic carbonates is an important indicator of the intensity of soil formation. Concretions and microcrystalline forms of calcite are most numerous and well expressed in soils with the most formed on well-drained areas in the peripheral parts of the ash dump under the sparse tree vegetation with a developed grassy layer.

The paper contains 7 Figures and 35 References.

Key words: fly ash deposit sites of power plants; soil forming processes, technogenic soil; spolic technosol.

References

1. Delitzin LM, Ezhova NN, Vlasov AS, Sudareva SV. Ash disposal areas of coal's power stations as the threat to environmental safety. *Ėkologiā promyšlennogo proizvodstva = Industrial Ecology*. 2012;4:15-26. In Russian
2. Zen'kov IV, Nefedov BN, Baradulin IM, Kiryushina EV, Vokin VN. Environmental problems during the maintenance of ash-and-slag storages in the fuel-energy complex of Russia. *Ekologiya i promyshlennost Rossii = Ecology and Industry of Russia*. 2015;19(2):24-28. In Russian
3. Zvereva VP. Environmental results of the formation of heat station ash dumps. *Geoekologiya. Inzhenernaya geologiya, gidrogeologiya, geokriologiya = Environmental Geoscience*. 2005;1:30-34. In Russian
4. Chibrik TS, El'kin YuA. Formirovanie fitotsenozov na narushennykh promyshlennost'yu zemlyakh: biologicheskaya rekul'tivatsiya [Formation of phytocenoses in industrially disturbed lands (biological recultivation)]. Sverdlovsk: Ural University Publ.; 1991. 220 p. In Russian
5. Rakov EA, Chibrik TS. On the problem of flora formation in industrially disturbed land areas. *Russian Journal of Ecology*. 2009;6(40):448-451. doi: [10.1134/S1067413609060125](https://doi.org/10.1134/S1067413609060125)
6. Juwarkar AA, Jambhulkar HP. Restoration of fly ash dump through biological interventions. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2008;139(1-3):355-365. doi: [10.1007/s10661-007-9842-8](https://doi.org/10.1007/s10661-007-9842-8)
7. Makhnev AK, Chibrik TS, Trubina MR, Lukina NV, Gebel' NE, Terin AA, Elovikov YuI, Toporkov NV. *Ekologicheskie osnovy i metody biologicheskoy rekul'tivatsii zoolootvalov teplovykh elektrostantsiy na Urale* [Ecological bases and methods of biological recultivation of ash dumps of thermal power stations in the Urals]. Yekaterinburg: Ural Branch of the RAS; 2002. 356 p. In Russian
8. Makhnev AK, Makhneva NE. Landscape-ecological and population aspects of the strategy of restoration of disturbed lands. *Contemporary Problems of Ecology*. 2010;3(3):318-322. doi: [10.1134/S1995425510030100](https://doi.org/10.1134/S1995425510030100)
9. Pandey VC. Assisted phytoremediation of fly ash dumps through naturally colonized plants. *Ecological Engineering*. 2015;82:1-5. doi: [10.1016/j.ecoleng.2015.04.002](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.04.002)

10. Nazarkina AV, Krupskaya LT, Derbentseva AM, Zvereva VP, Morina OM. Thermal power plant artiindustrates in the Far East South: Physical and mechanical properties, erosion -preventive resistance estimation, recultivation. *The Bulletin of KrasGAU*. 2012;3:122-126. In Russian
11. Nazarkina AV, Arefieva OD, Derbentseva AM. Interrelationship of physical, erosion-preventive and water properties of artiindustrats of Far East coal-burning plants. *Problemi regionalnoy ekologii = Regional Environmental Issues*. 2013;2:140-143. In Russian
12. Zikeli S, Jahn R, Kastler M. Initial soil development in lignite ash landfills and settling ponds in Saxony-Anhalt, Germany. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2002;165(4):530-536. doi: [10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<530::AID-JPLN530>3.0.CO;2-J](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<530::AID-JPLN530>3.0.CO;2-J)
13. Zikeli S, Kastler M, Jahn R. Cation exchange properties of soils derived from lignite ashes. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2004;167(4):439-448. doi: [10.1002/jpln.200421361](https://doi.org/10.1002/jpln.200421361)
14. Zikeli S, Kastler M, Jahn R. Classification of anthrosols with vitric/andic properties derived from lignite ash. *Geoderma*. 2005;124(3-4):253-265. doi:[10.1016/j.geoderma.2004.05.004](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.05.004)
15. Uzarowicz Ł, Zagórski Z. Mineralogy and chemical composition of technogenic soils (Technosols) developed from fly ash and bottom ash from selected thermal power stations in Poland. *Soil Science Annual*. 2015;66(2):82-91. doi: [10.1515/ssa-2015-0023](https://doi.org/10.1515/ssa-2015-0023)
16. Uzarowicz Ł, Zagórski Z, Mendak E, Bartmiński P, Szara E, Kondras M, Oktaba L, Turek A, Rogoziński R. Technogenic soils (Technosols) developed from fly ash and bottom ash from thermal power stations combusting bituminous coal and lignite. Part I. Properties, classification, and indicators of early pedogenesis. *Catena*. 2017;157:75-89. doi: [10.1016/j.catena.2017.05.010](https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.05.010)
17. Suslova NG, Atkina LI, Chizhov BYe, Agafonov YeYu. Construction of recreational objects on the territory of ash-heaps in the town of Tyumen. *Izvestiya Orenbyrgskogo Gosydarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Izvestia Orenburg State Agrarian University*. 2008;2:219-222. In Russian
18. Chizhov BE, Pariguina NG, Suslov AV, Atkina LI. The inventory of a ash dump Tumen and methods of a laying out of a park in it. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik = Forestry Bulletin*. 2007;8:85-90. In Russian
19. Chizhov BE, Atkina LI, Agafonov EY, Susslova NG. Mixed grass crop test for ash dump recultivation in the town of Tyumen. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik = Forestry Bulletin*. 2008;3:90-93. In Russian
20. Shishov LL, Tonkonogov VD, Lebedeva II, Gerasimova MI. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
21. Prokof'eva TV, Gerasimova MI, Bezuglova OS, Gorbov SN, Bakhmatova KA, Matinyan NN, Gol'eva AA, Zharikova EA, Nakvasina EN, Sivtseva NE. Inclusion of soils and soil-like bodies of urban territories into the Russian soil classification system. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(10):959-967. doi: [10.1134/S1064229314100093](https://doi.org/10.1134/S1064229314100093)
22. Bragina PS. *Pochvoobrazovanie na otkhodakh gornodobyvayushchikh predpriyatiy Kemerovskoy oblasti* [Soil formation on the waste of mining enterprises in Kemerovo region. CandSci. Dissertation, Geography]. Moscow: Lomonosov Moscow State University; 2016. 156 p. In Russian
23. *IUSS Working Group WRB*. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports. No. 106. Rome: FAO Publ.; 2015. 192 p. [Electronic resource]. Available at: <http://www.fao.org/3/a-i3794e.pdf> (accessed 12.03.2018)
24. Sokolov DA, Kulizhsky SP, Loiko SV, Domozhakova EA. Using electronic scanning microscopy for diagnostics of soil-forming processes on the surface of coal-mine dumps in Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;3(27):36-52. In Russian, English Summary

25. Sokol EV, Maksimova NV, Volkova NI, Nigmatulina EN, Frenkel AE. Hollow silicate microspheres from fly ashes of the Chelyabinsk brown coals (South Urals, Russia). *Fuel Processing Technology*. 2000;67(1):35-52. doi: [10.1016/S0378-3820\(00\)00084-9](https://doi.org/10.1016/S0378-3820(00)00084-9)
26. Sokol EV, Kalugin VM, Nigmatulina EN, Volkova NI, Frenkel AE, Maksimova NV. Ferrospheres from fly ashes of Chelyabinsk coals: chemical composition, morphology and formation conditions. *Fuel*. 2002;81(7):867-876. doi: [10.1016/S0016-2361\(02\)00005-4](https://doi.org/10.1016/S0016-2361(02)00005-4)
27. Ranjbar N, Kuenzel C. Cenospheres: A review. *Fuel*. 2017;207:1-12. doi: [10.1016/j.fuel.2017.06.059](https://doi.org/10.1016/j.fuel.2017.06.059)
28. Kutchko BG, Kim AG. Fly ash characterization by SEM-EDS. *Fuel*. 2006;85(17-18):2537-2544. doi: [10.1016/j.fuel.2006.05.016](https://doi.org/10.1016/j.fuel.2006.05.016)
29. Dudas MJ, Warren CJ. Submicroscopic model of fly ash particles. *Geoderma*. 1987;40(1-2):101-114. doi: [10.1016/0016-7061\(87\)90016-4](https://doi.org/10.1016/0016-7061(87)90016-4)
30. Bragina PS, Gerasimova MI. Pedogenic processes on mining dumps (a case study of southern Kemerovo oblast). *Geography and Natural Resources*. 2014;35(1):35-40. doi: [10.1134/S1875372814010053](https://doi.org/10.1134/S1875372814010053)
31. Uzarowicz Ł, Skiba M, Leue M, Zagórski Z, Gąsiński A, Trzciński J. Technogenic soils (Technosols) developed from fly ash and bottom ash from thermal power stations combusting bituminous coal and lignite. Part II. Mineral transformations and soil evolution. *Catena*. 2018;162:255-269. doi: [10.1016/j.catena.2017.11.005](https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.11.005)
32. Karavaeva NA, Zonn SV. Elementarnye pochvoobrazovatel'nye protsessy: Opyt kontseptual'nogo analiza, kharakteristika, sistematika [Elementary soil-forming processes: experience of conceptual analysis, characterization, and systematics]. Moscow: Nauka Publ.; 1992. 184 p. In Russian
33. Warren CJ, Dudas MJ. Weathering processes in relation to leachate properties of alkaline fly ash. *Journal of Environmental Quality*. 1984;13(4):530-538. doi: [10.2134/jeq1984.00472425001300040005x](https://doi.org/10.2134/jeq1984.00472425001300040005x)
34. Warren CJ, Dudas MJ. Formation of secondary minerals in artificially weathered fly ash. *Journal of Environmental Quality*. 1985;14(3):405-410. doi: [10.2134/jeq1985.00472425001400030019x](https://doi.org/10.2134/jeq1985.00472425001400030019x)
35. Zevenbergen C, Bradley JP, Van Reeuwijk LP, Shyam AK, Hjelmar O, Comans RNJ. Clay formation and metal fixation during weathering of coal fly ash. *Environmental Science and Technology*. 1999;33(19):3405-3409. doi: [10.1021/es9900151](https://doi.org/10.1021/es9900151)

*Received 04 February 2018; Revised 17 July 2018;
Accepted 23 August 2018; Published 12 October 2018*

Author info:

Konstantinov Alexandr O, Specialist, Oil and Gas Geology Research and Educational Center, Tyumen Industrial University, 38 Volodarsky Str., Tyumen 625000, Russian Federation.

E-mail: konstantinov.alexandr72@gmail.com

Novoselov Andrey A, Postgraduate Student, Department of Physical Geography and Landscape Science, Institute of Earth Sciences, University of Tyumen, 6 Volodarsky Str., Tyumen 625003, Russian Federation.

E-mail: Mr.andreygeo@mail.ru

Loyko Sergey V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, BIO-GEO-CLIM Laboratory, Tomsk State University, 36 Lenin Ave, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: s.loyko@yandex.ru

БИОТЕХНОЛОГИЯ

УДК 631.46-576.8

doi: 10.17223/19988591/43/2

А.В. Головченко¹, А.Л. Харлак¹, Т.В. Глухова²

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

²Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Одинцовский р-н,
Московская область, Россия

Оценка микробного пула растений верховых болот

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ
в рамках научного проекта № 16-04-00452-а

Исследование посвящено изучению численности и биомассы микроорганизмов на листьях, стеблях и корнях 6 растений: подбела обыкновенного, багульника болотного, шейхцерии болотной, пушицы влагалищной, осоки черной и росянки круглолистной, произрастающих на верховом болоте в Тверской области. Установлено, что на листьях и стеблях длина грибного мицелия варьировала от 56 до 566 м/г, численность спор и дрожжеподобных клеток – от 3 до 24 млн спор/г, бактерий – от 0,5 до 4 млрд клеток/г. На корнях растений численность спор и дрожжеподобных клеток оказалась ниже, чем на листьях и стеблях, а длина грибного мицелия и численность бактерий – выше. Микробная биомасса на вегетативных органах растений верховых болот составила 0,1–2 мг/г. В её структуре на листьях и стеблях доля бактерий достигала 36%, спор грибов и дрожжеподобных клеток – 60%, на корнях растений доминировал грибной мицелий. Максимальные показатели микробного обилия выявлены у осоки, минимальные – у росянки.

Ключевые слова: верховые болота; растения; микроорганизмы; бактерии; микромицеты; численность; биомасса.

Введение

До недавнего времени многие исследователи рассматривали развитие болотных экосистем как процесс эволюции их растительности, находящийся под влиянием климатических факторов. Однако современные исследования в области микробиологии болот говорят о высокой структурно-функциональной взаимосвязи между растениями и микроорганизмами и позволяют характеризовать болото как сложную растительно-микробную систему, в которой каждый компонент играет специфическую роль [1].

Растение представляет систему ниш для обширного микробного сообщества [2, 3]. Зоны филло- и ризосферы рассматривают как благоприятные

зоны для размножения микроорганизмов. Это связано с выделениями тканями листьев, стеблей, плодов и особенно корней разнообразных жидких и газообразных метаболитов, являющихся источниками питательных веществ и энергии для эпифитных микроорганизмов [4]. Эпифиты участвуют в процессах такого масштаба, как углеродный (перехват углеродных соединений, высвобождающихся непосредственно из растений [5]) и азотные циклы (нитрификация аммонийных загрязнителей, перехватываемых растениями [6]; фиксация азота [7]).

Микробные сообщества верховых болот изучены преимущественно в сфагновых мхах, их очёсах и торфянистых горизонтах [8–11], что закономерно, так как сфагновые мхи – основные торфообразователи верховых болот. Но, кроме мхов, на этих болотах растут уникальные по своим свойствам кустарнички и травянистые растения, приспособленные к выживанию в олиготрофных условиях. Экспериментально доказано, что в верховых торфяниках почти все растения, кроме сфагноума, разлагаются полностью или на $\frac{3}{4}$ в течение 10 лет. Деструкция сфагноума (потеря массы) в реальном времени составляет лишь 10–20% в год [12].

Для выявления экологических функций микроорганизмов в различных биотопах необходимы показатели их обилия, разнообразия, жизнеспособности и активности. В литературе немногочисленны сведения о микробных сообществах сосудистых растений верховых болот. В основном они касаются определения таксономического состава бактерий [13–15], дрожжей [16], грибов [17]. Количественные показатели получены преимущественно методом посева [16, 18]. Этот метод незаменим для определения относительного обилия и таксономической принадлежности выделяемых на средах микроорганизмов, однако он не даёт представления о микробном пуле. Кроме того, сведения о мицелиальной составляющей грибных комплексов получить таким методом проблематично, так как известно, что колонии на агаризованных средах вырастают на 90% из грибных спор [19]. Люминесцентно-микроскопический метод [20] позволяет учитывать самые разнообразные, в том числе и некультивируемые формы микроорганизмов; даёт возможность определить структуру микробных комплексов (соотношение прокариотной и эукариотной составляющих) и морфологическую структуру грибного комплекса, так как осуществляется одновременный учёт мицелия и спор грибов.

Цель работы – определить численность и биомассу микроорганизмов в микролокусах, связанных с сосудистыми растениями верховых болот люминесцентно-микроскопическим методом.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены на постоянной пробной площади Западно-Двинского лесоболотного стационара Института лесоведения РАН в Тверской области (56°09'N, 32°10'W). Анализируемый участок представлен

сосняком кустарничково-пушицево-сфагновым на олиготрофной остаточ-но-эутрофной торфяной почве. В конце мая 2016 г. отобраны образцы 6 растений: подбела обыкновенного (*Andromeda polifolia* L.), багульника болотного (*Ledum palustre* L.), шейхцерии болотной (*Scheuchzeria palustris* L.), пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum* L.), осоки черной (*Carex nigra* (L.) Reichard), росянки круглолистной (*Drosera rotundifolia* L.). Подбел обыкновенный и багульник болотный – представители древесных растений (вечнозелёных низкорослых кустарничков семейства Вересковые), шейхцерия болотная, пушица влагалищная, осока черная, росянка круглолистная – представители травянистых растений. Данные виды растений выбраны для исследования, так как они входят в спектр типичных растений для верховых болот. Растения (по 10 экземпляров каждого) отобраны в четырех точках, удаленных друг от друга на расстоянии 50–100 м. Растения извлекали из растительного массива вручную с помощью стерильных перчаток, затем помещали в стерильный пластиковый пакет, который в тот же день в охлажденном виде доставляли в лабораторию для дальнейших исследований. Подготовку препаратов для люминесцентной микроскопии осуществляли в день отбора образцов. Общую численность и биомассу микроорганизмов определяли прямым методом с использованием люминесцентной микроскопии [20].

Анализировали вегетативные органы растений (листья, стебли, корни). Листья и стебли как надземные части растений здесь и далее называли филлосферой. Под термином «корни» мы имели в виду корни растений, извлеченные из верхней толщи верхового торфяника.

Для каждого органа растения готовили средний образец из растений одного вида. Отбирали из среднего образца навеску (10 г), которую помещали в колбу со 100 мл стерильной воды. Далее для десорбции клеток суспензию обрабатывали на ультразвуковом диспергаторе «Bandelin Sonopuls HD 2070» (Germany) в течение 2 мин при мощности 50%, затем разводили её в 10 раз.

Перед приготовлением препаратов колбу энергично встряхивали и суспензию наносили микропипеткой на предметное стекло (0,01 мл – для учета бактериальных клеток; 0,02 мл – для учета длины грибного мицелия и численности грибных спор и дрожжеподобных клеток) и равномерно распределяли петлей на площади 4 см² (на квадрате 2×2 см). При данной площади на каждом предметном стекле можно приготовить 3 препарата. Для одного образца готовили 12 препаратов. Далее препараты высушивали на воздухе при комнатной температуре, а затем фиксировали легким нагреванием над пламенем газовой горелки. Для количественного учета бактерий препараты окрашивали раствором акридина оранжевого, для учета спор и мицелия грибов использовали калькофлуор белый. На предметные стекла наносили раствор красителей (1:10 000), равномерно распределяли и выдерживали акридин оранжевый в течение 3 мин, калькофлуор белый – 10 мин. Избыток красителя удаляли в процессе промывки. Окрашенные препараты

высушивали при комнатной температуре. Далее препараты просматривали на люминесцентном микроскопе «ЛЮАМ-ИЗ» (Россия) (светофильтры ЖС-19, ЖС-18, объектив $\times 90$ Л, окуляры $\times 4$ или $\times 5$). Подсчет числа клеток бактерий на каждом препарате проводили в 20 полях зрения, споры и мицелий грибов – в 50 полях зрения.

Численность клеток бактерий в 1 г образца (N_B) определяли по формуле [20]:

$$N_B = \frac{S_1 \times a \times n}{v \times S_2 \times c},$$

где S_1 – площадь препарата (мкм^2); a – среднее число бактерий в поле зрения; n – показатель разведения суспензии (мл); v – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм^2); c – навеска образца (г).

Длина грибного мицелия в 1 г образца (м) (L_{FM})

$$L_{FM} = \frac{S_1 \times a \times n}{v \times S_2 \times c \times 10^6},$$

где S_1 – площадь препарата (мкм^2); a – средняя длина обрывков грибного мицелия в поле зрения (мкм); n – показатель разведения суспензии (мл); v – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм^2); c – навеска образца (г).

Численность спор грибов в 1 г образца (N_{FS}):

$$N_{FS} = \frac{S_1 \times a \times n}{v \times S_2 \times c},$$

где S_1 – площадь препарата (мкм^2); a – среднее число спор грибов в поле зрения; n – показатель разведения суспензии (мл); v – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм^2); c – навеска образца (г).

Для расчёта микробной биомассы принимали во внимание, что удельная масса (плотность) микроорганизмов равна 1 г/см^3 , содержание воды в клетках – 80%, содержание сухой массы клетки – 20%.

Биомассу бактерий (B_B) рассчитывали по формуле

$$B_B = N_B \times 2 \times 10^{-14} \text{ (г)},$$

где N_B – численность бактерий в 1 г образца, а биомасса сухого вещества для 1 бактериальной клетки объемом $0,1 \text{ мкм}^3$ составляет $2 \times 10^{-14} \text{ г}$ [21].

Биомасса грибного мицелия (B_{FM})

$$B_{FM} = 0,628 \times r^2 \times L_{FM} \times 10^{-6} \text{ (г)},$$

где r – замеренный усредненный радиус обрывков грибного мицелия, L_{FM} – длина грибного мицелия в 1 г образца [22].

Биомасса спор грибов (B_{FS}):

$$B_{FS} = 0,0836 \times r^3 \times N_{FS} \times 10^{-11} \text{ (г)},$$

где r – замеренный усредненный радиус спор грибов, N_{FS} – численность спор грибов в 1 г образца [22].

Статистическая обработка результатов и анализ полученных данных выполнены с использованием программ Microsoft Excel 7.0 и StatSoft STATISTICA 6.0. 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.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ состояния системы по показателям микробного обилия представляет самостоятельный интерес в экологии микроорганизмов. Общий количественный учёт остаётся важным способом изучения микроорганизмов в природных средах [23].

Бактерии являются самыми многочисленными колонистами филлосферы. Численность популяций бактерий филлосферы варьирует от 10^6 до 10^7 клеток/см² (до 10^8 клеток/г) субстрата и определяется доступностью влаги и питательных веществ, источником которых служат экссудаты растения [4, 24]. Бактерии, ассоциированные с высшими растениями, способны стимулировать их рост и развитие за счет синтеза необходимых для растения фитогормонов и витаминов, фиксации молекулярного азота, а также призваны подавлять развитие бактериальных и грибных заболеваний [1].

Численность бактерий на листьях исследуемых растений в начале вегетации варьировала от 0,5 до 3,5 млрд клеток/г; на стеблях – от 0,8 до 4,2 млрд клеток/г. На листьях и стеблях численность бактериальных клеток достигала максимальных значений сразу на трёх растениях: подбеле, осоке и пушице. Далее в порядке убывания (численность бактерий в 2 раза меньше, чем у первых трёх растений) следовали багульник и пушица (рис. 1). Следует отметить, что с живыми растениями, метаболитами которых питаются бактерии, либо с начальными этапами деструкции растительных остатков наиболее тесно связан класс протеобактерий, представленный α -, β - и γ -подклассами. Гидролиз мертвых растительных остатков осуществляется группой бактерий, относящихся к ветви грамположительных прокариот. Все они обладают, в отличие от класса протеобактерий, гидролазами, благодаря которым осуществляется деструкция сложных растительных полимеров [25].

Корни растений служат для поглощения элементов минерального питания и воды, необходимых для роста растений. Кроме того, они выделяют широкий спектр органических соединений, поступающих в ризосферу растений, где осуществляется активная микробная деятельность. Дополнительным источником питания для ризосферных микроорганизмов является муцигель – углеводный полимер, включающий целлюлозу и пектиновые вещества [25]. На корнях исследуемых растений средние показатели численности бактерий, рассчитанные для всех растений, оказались в 2 раза выше, чем на листьях и стеблях. На корнях багульника выявляли максимальную численность бактериальных клеток – $7,5 \pm 0,2$ млрд клеток/г. Далее в поряд-

ке убывания следовали осока и пушица (с численностью 4 млрд клеток/г), шейхерия (3 млрд клеток/г), подбел (2 млрд клеток/г) и росянка (1 млрд клеток/г). Таким образом, численность бактерий на корнях растений в начале вегетации различалась в 2–7 раз.

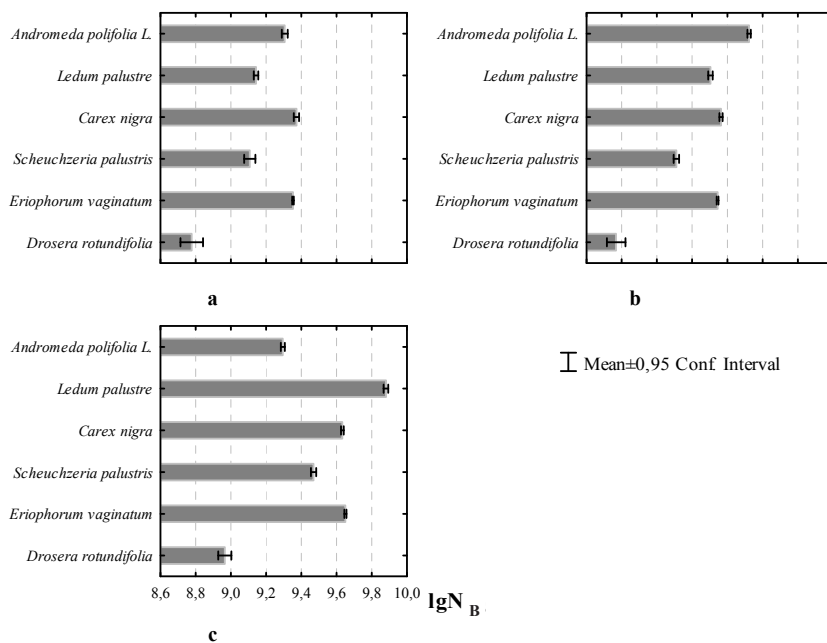


Рис. 1. Численность бактериальных клеток (N_B) на вегетативных органах растений верховых болот: *a* – листья; *b* – стебли; *c* – корни. N_B – клеток г^{-1}
[Fig. 1. Number of bacterial cells (N_B) on vegetative organs of raised bog plants: *a* - Leaves; *b* - Stems; *c* - Roots. On the X-axis – N_B , cells g^{-1} ; on the Y-axis - Plant species]

Филлосфера считается средой обитания, которую активно заселяют быстроспорирующие виды грибов и дрожжи [4]. Основные функции эпифитных дрожжей, развивающихся на живых частях растений, – «подбирание» прижизненных выделений растений (эккрисотрофия) и «запуск» сукцессий при разложении растительных остатков [26]. При исследовании образцов люминесцентно-микроскопическим методом трудно отличить грибные споры от дрожжеподобных клеток, поэтому здесь и далее речь будет идти об их суммарном показателе. Численность спор и дрожжеподобных клеток в филлосфере исследуемых растений варьировала от 3 до 24 млн спор/г субстрата. Листья и стебли анализируемых растений характеризовались близкими абсолютными значениями этого показателя обилия. Одинаковыми для листьев и стеблей оказались ряды растений, выстроенные в порядке убывания численности спор и дрожжеподобных клеток. Максимальную числен-

ность спор грибов и дрожжеподобных клеток обнаруживали на подбеле и пушице. Далее в порядке убывания численности следовали осока, росянка и шейхерия. Листья и стебли багульника характеризовались минимальной численностью, которая составила 4–5 млн спор/г субстрата (рис. 2).

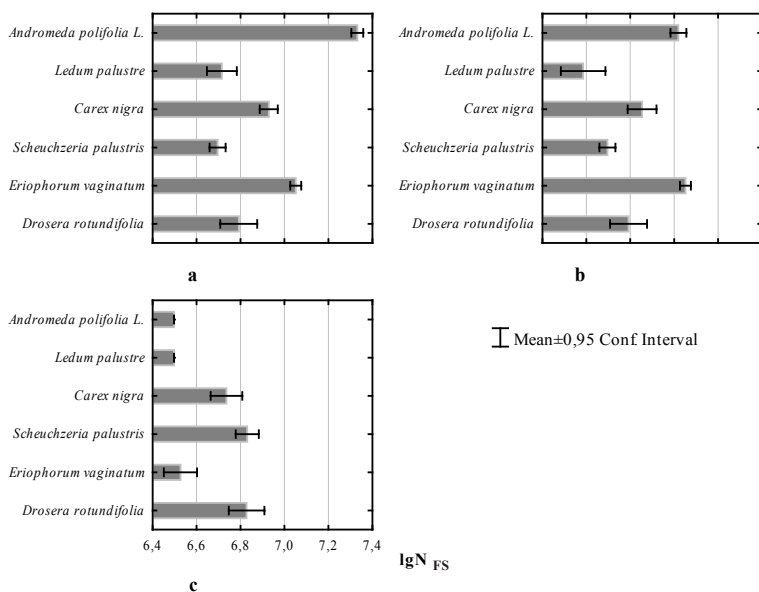


Рис. 2. Численность грибных спор и дрожжеподобных клеток (N_{FS}) на вегетативных органах растений верховых болот: *a* – листья; *b* – стебли; *c* – корни. N_{FS} – спор g^{-1} [Fig. 2 Number of fungal spores and yeast-like cells (N_{FS}) on vegetative organs of raised bog plants: *a* - Leaves; *b* - Stems; *c* - Roots. On the X-axis - N_{FS} , spor g^{-1} ; on the Y-axis - Plant species]

Анализ видового состава эпифитных дрожжей болотных растений показал, что доминирующие виды на сосудистых растениях и на сфагновых мхах оказались одинаковыми. В среднем около 50% выделенных из растений видов приходилось на *Rhodotorula mucilaginosa* и *Cryptococcus magnus*. Отличия в дрожжевом сообществе между сосудистыми растениями и сфагновыми мхами проявляются в основном на уровне минорных компонентов, обилие каждого из которых редко превышает 5% [16].

Численность спор и дрожжеподобных клеток на корнях растений оказалась ниже, чем на листьях и стеблях (см. рис. 2), что закономерно, так как на корнях растений и в почве под ними главная роль в деструкции растительных полимеров принадлежит мицелиальным грибам с активной гидролитической активностью, а дрожжевые грибы функционируют как микрофлора рассеяния за счет роста на вторичных продуктах метаболизма мицелиальных грибов [9, 16]. Исследуемые растения по этому показателю обилия можно разделить на две группы. В первую группу попадают кустар-

нички, на корнях которых выявляли минимальные значения численности спор и дрожжеподобных клеток (не более 3 млн спор/г субстрата). Во вторую группу вошли представители травянистых растений, на корнях которых численность спор и дрожжеподобных клеток в 2 раза превосходила таковую в первой группе.

Филлосфера является транзитной нишей и для грибного мицелия. Его передвижение, как и передвижение бактерий, спор грибов и дрожжеподобных клеток в филлосфере, осуществляется переносом микроорганизмов влагой, ветром и насекомыми. Длина грибного мицелия в филлосфере исследуемых растений в начале вегетации варьировала на листьях от 36 до 424 м/г; на стеблях – от 36 до 566 м/г. Для листьев и стеблей максимальные показатели грибного мицелия выявляли на подбеле и осоке, далее в порядке убывания следовали багульник, шейхцерия, росянка и пушица. Грибной мицелий обнаруживали в листовом опаде подбела и осоки, его длина в 2–3 раза превосходила таковую на живых листьях. В работе Н.В. Филипповой [17] приведены описание видового состава микромицетных сообществ и оценка обилия видов в растительном опаде 12 растений верховых болот. Образец опада каждого растения (около 100 г) изучали в лаборатории под лупой при увеличении 8–50 раз. Самый богатый видовой состав грибов отмечен на подбеле обыкновенном (39 видов). Большая часть видов представлена сапротрофами, из них 5 видов характеризуются в качестве факультативных паразитов, один вид паразитирует на живых растениях. Количество выделенных видов из опада багульника – 31, пушицы, шейхцерии и осоки – 15–18, росянки – 9. Таким образом, подбел характеризуется не только высокой плотностью грибного мицелия, но и высоким видовым разнообразием. Росянка – растение, для которого выявлены низкие показатели обилия и видового разнообразия.

Корни болотных растений имеют свои особенности, обусловленные специфичностью среды, в которой они существуют. В связи с избыточным увлажнением и анаэробными условиями большей части профиля торфяника корневые системы болотных растений расположены в поверхностных слоях и имеют преимущественно горизонтальное протяжение. С дефицитом кислорода связано развитие в корнях и корневищах болотных растений (особенно трав) системы воздушных ходов, полостей, в которые путем диффузии воздух поступает из надземных частей, что создаёт благоприятные условия для развития грибного мицелия в этих микролокусах. Длина грибного мицелия на корнях исследуемых растений варьировала от 63 до 396 м/г и для большинства из анализируемых растений характеризовалась значениями одного порядка, кроме осоки, на которой она достигала 396 м/г, что в 4 раза выше, чем на остальных растениях (рис. 3).

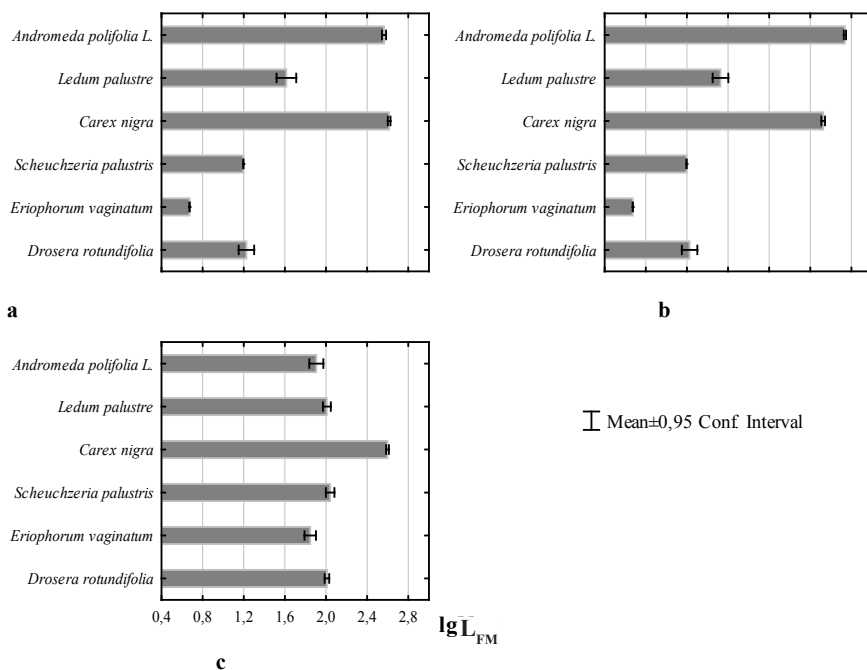


Рис. 3. Длина грибного мицелия (L_{FM}) на вегетативных органах растений верховых болот: а – листья; б – стебли; в – корни. L_{FM} – $m \times g^{-1}$

[Fig. 3. Length of fungal mycelium (L_{FM}) on vegetative organs of raised bog plants: a - Leaves; b - Stems; c - Roots. On the X-axis - L_{FM} , $m \times g^{-1}$; on the Y-axis - Plant species]

Полученные данные по численности микроорганизмов проанализировали с помощью факторного дисперсионного анализа (табл. 1). Рассматривали влияние на численность бактерий и грибов двух факторов: первый фактор – это вид растения (подбел, багульник, осока, шейхцерия, пушица и росянка), второй фактор – вегетативный орган растения (листья, стебли, корни).

Двухфакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимое ($p < 0,001$) влияние на численность микроорганизмов как вида, так и органа растения (см. табл. 1). Степень влияния факторов на показатели обилия грибного мицелия и спор грибов оказалась не равнозначной. Длину грибного мицелия в большей степени определял вид растения. Плотность грибного мицелия на исследуемых растениях различалась в 2–7 раз. Максимальные показатели обилия грибного мицелия выявлены для осоки и подбела, минимальные – для шейхцерии и росянки. Численность спор и дрожжеподобных клеток в большей степени зависела от органа растения. Показатели обилия этой группы на стеблях и листьях в 2 раза превосходили таковые на корнях растений.

Численность бактерий в равной степени зависела от вида и органа растения (см. табл. 1). Багульник, осока и пушица – растения с высокой плот-

ностью бактериального заселения; росянка – с низкой. При сравнении численности бактерий на разных органах исследуемых растений показано, что на корнях растений она в среднем в 2 раза выше, чем на листьях и стеблях.

Таблица 1 [Table 1]

**Влияние факторов на численность различных групп
микроорганизмов в образцах растений верховых болот
(по результатам двухфакторного дисперсионного анализа)
[Impact of various factors on the number of microbial groups in the sam-
ples of raised bog plants (based on two-factor variance analysis)]**

Варьирование по градациям факторов* [Variation by gradation of factors*]	Число степеней свободы [Degrees of freedom number]	Дисперсия [Dispersion]	Критерий Фишера [Fisher criterion]	Уровень значимости [Significance level]
Грибной мицелий [Fungal mycelium]				
1	5	30,02	3154,20	<0,001
2	2	4,23	1080,10	
12	10	9,69	495,50	
Остаточное [Residual]	90	0,17		
Споры грибов и дрожжеподобные клетки [Fungal spores and yeast-like cells]				
1	5	1,32	86,60	<0,001
2	2	1,33	216,82	
12	10	2,23	73,43	
Остаточное [Residual]	90	0,27		
Бактерии [Bacteria]				
1	5	5,26	1877,60	<0,001
2	2	1,89	1689,83	
12	10	1,42	254,13	
Остаточное [Residual]	90	0,05		

Примечание [Note]: 1 – вид растения [Plant species] (*Andromeda polifolia* L., *Ledum palustre* L., *Carex nigra* (L.) Reichenbach, *Scheuchzeria palustris* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Drosera rotundifolia* L.); 2 – вегетативный орган растения (листья, стебли, корни) [Vegetative plant organ (leaves, stems, roots)]; 12 – совместное влияние первого и второго факторов [Combined effect of the first and the second factors].

Эпифитные микроорганизмы являются эккрисотрофами, т.е. используют в качестве источника питания растительные эксудаты. Из этого следует, что количество микроорганизмов в филлоплане определяется растением-хозяином. Микробная биомасса в филлосфере исследуемых растений варьировала от 0,10 до 1,6 мг/г субстрата. Листья и стебли большинства растений характеризовались близкими значениями микробной биомассы (табл. 2). Максимальные значения микробной биомассы выявляли в филлосфере подбела – представителя древесных растений и в филлосфере осоки – представителя травянистых растений. В филлосфере росянки и шейхцерии значения микробной биомассы оказались на порядок ниже, чем в филлосфере подбела и осоки, и составили 0,10 мг/г субстрата. Багульник и пушица занимали промежуточное положение.

Диапазон значений микробной биомассы на корнях анализируемых растений – от 0,2 до 1,1 мг/г субстрата (см. табл. 2). Корни большинства из исследуемых растений имели значения микробной биомассы одного порядка и различались не более чем в 2 раза, за исключением осоки, на корнях которой биомасса микроорганизмов в 3–5 раз превышала таковую на остальных растениях. Следует отметить, что микробная биомасса на корнях растений в целом превосходила таковую на листьях и стеблях (см. табл. 2).

Ассоциативная микрофлора растения благодаря переносу её влагой, ветром, насекомыми попадает в почву, пополняя собственно почвенную микробную группировку. Почва под растениями оказалась субстратом, в котором доли микробной биомассы достигают максимальных значений для всех анализируемых растений (см. табл. 2).

Таблица 2 [Table 2]

**Микробная биомасса (мг×г⁻¹) на вегетативных органах растений
верховых болот и в почве под растениями**

[Microbial biomass (mg×g⁻¹) on vegetative organs of raised bog plants and in the soil beneath them]

Растение [Plant]	Вегетативный орган растения [Plant vegetative organ]			Почва под растениями [Soil beneath plants]
	Листья [Leaves]	Стебли [Stems]	Корни [Roots]	
<i>Andromeda polifolia</i> L.	0,69±0,04	1,57±0,02	0,26±0,02	2,04±0,02
<i>Ledum palustre</i> L.	0,17±0,02	0,16±0,02	0,39±0,03	1,53±0,04
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	1,16±0,05	0,94±0,06	1,12±0,05	2,41±0,04
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	0,10±0,02	0,10±0,02	0,37±0,02	0,60±0,02
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	0,13±0,02	0,13±0,02	0,21±0,04	2,40±0,02
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	0,10±0,02	0,10±0,03	0,33±0,02	1,16±0,03

Примечание. Данные представлены в виде средних значений с доверительными интервалами.

[Note. The data are presented as mean values with confidence intervals].

В филлосфере растений в структуре микробной биомассы доминировала грибная составляющая (64–96% от суммарной микробной биомассы) (рис. 4). На долю бактериальной составляющей приходилось 4–36%. Для филлосферы исследуемых растений отличительной особенностью структуры микробной биомассы является высокая доля грибных спор и дрожжеподобных клеток. Так, в филлосфере шейхцерии, пушицы и росянки она достигала 37–60%. Высокий процент этой группы скорее всего достигается за счёт дрожжеподобных клеток, активных колонизаторов филлосферы. Однако в филлосфере таких растений, как осока и подбел, грибной компонент представлен преимущественно мицелием, а не спорами (рис. 4).

На корнях большинства из проанализированных растений в структуре микробной биомассы доминирует грибной компонент, представленный мицелием. Доля спор грибов не превышает 16%, а в среднем составляет 8%. Только на корнях багульника и пушицы грибная составляющая сопоставима с бактериальной (см. рис. 4).

Анализируемые растения можно разделить на две группы, резко различающиеся по структуре микробной биомассы. К первой группе следует отнести подбел и осоку, на вегетативных органах которых в структуре микробной биомассы преобладает грибной мицелий. Во вторую группу попадают растения (пушица и шейхцерия), на вегетативных органах которых высока доля спор грибов и бактерий. Остальные растения занимают промежуточное положение между этими двумя группами.

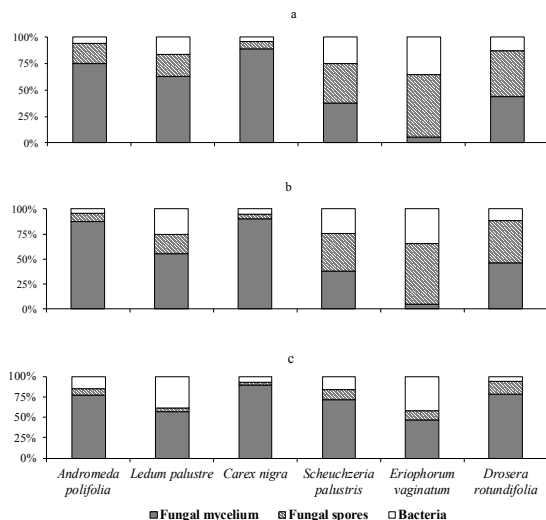


Рис. 4. Структура микробной биомассы на вегетативных органах растений верховых болот: *a* – листья; *b* – стебли; *c* – корни

[Fig. 4. Microbial biomass structure on vegetative organs of raised bog plants: *a* - Leaves; *b* - Stems; *c* - Roots. On the X-axis - Plant species; on the Y-axis - Relative number of groups]

В почве под анализируемыми растениями в структуре микробной биомассы доминирует мицелий, его доля в суммарной микробной биомассе достигает максимальных величин – 92%; на долю бактерий приходится в среднем 5%, спор грибов – 3%.

Сравнительный анализ травянистых растений верховых болот показал, что осока оказалась растением, на вегетативных органах которого зафиксированы максимальные показатели обилия большинства из анализируемых нами групп микроорганизмов. Известно, что наличие особой ткани (аэренхимы), свойственной осокам, способствует поступлению кислорода из неё, что приводит к более интенсивному окислению метана [27, 28]. Дополнительный приток кислорода при дефиците его уже в верхней толще верхового торфяника, как показали наши исследования, благоприятно сказывается и для других членов микробного сообщества.

Подбел и багульник, представители кустарничков, отличались показателями обилия микроорганизмов в филлосфере и корневой зоне. Максималь-

ные показатели обилия грибов и бактерий выявляли для подбела в филлосфере, для багульника – в корневой зоне. Подбел, в отличие от багульника, не имеет физиологической особенности, заключающейся в повышенной выработке эфирных масел на поверхностях листьев и стеблей, что благоприятно сказывается на численности микроорганизмов в его филлосфере. Багульник, в отличие от подбела, характеризуется хорошо выраженной эндомикоризой. Она улучшает водно-минеральное питание и тем самым создаёт благоприятные условия для развития микроорганизмов, что сказывается на их численности в корневой зоне.

Низкие показатели обилия микроорганизмов, выявленные для росянки, могут быть связаны с обнаружением в листьях и корнях этого растения соединения класса нафтохинонов – плюмбагина, который обладает антимутагенным и антиоксидантным действием на дрожжи, грибы и отдельные группы бактерий [29]. Кроме того, выявлена обратная зависимость между численностью эпифитных микроорганизмов растения и его антимикробной активностью. Высокофитонцидные растения (лук, тополь, рябинник) характеризовались низкой численностью эпифитов, малофитонцидные растения, такие как борщевик, смородина, малина, – высокой [30]. Низкие значения микробной биомассы на росянке, очевидно, обусловлены избирательностью действия антимикробных веществ на отдельные группы микроорганизмов.

Для функционирования любой экосистемы, определяемой взаимоотношениями автотрофного продуцента – растения – с микробными сообществами – редуцентами, необходимы все экологические группировки микроорганизмов, так как устойчивое сообщество должно быть полифункциональным. На поверхности сосудистых растений микроорганизмы существуют в основном как копитотрофы, т.е. за счет потребления легкодоступных соединений углерода. Набор этих легкодоступных соединений у сосудистых растений верховых болот и у мхов различен. У мхов он смещён сторону органических кислот, значительная часть которых представлена рядом ароматических соединений [16]. Остатки болотных растений, попадая в сфагновую дернину, начинают разлагаться с различной скоростью. Разложение растительного вещества в болотных экосистемах определяется видом растения, фракцией и химическим составом самого растения. Скорость деструкции уменьшается в ряду: зеленые листья трав и кустарничков (50–86%), корни осок и разнотравья (30–40%), ветошь и опавшие листья трав и кустарничков (20–40%), корни кустарничков (20–40%), сфагновые мхи (7–15% потери массы за год) [31]. Бактерии гидролитического комплекса и дрожжи принимают активное участие в разложении растительного опада на начальных стадиях. На дальнейших этапах сукцессии главная роль принадлежит мицелиальным грибам с высокой гидролитической активностью, а другие микроорганизмы функционируют как микрофлора рассеяния за счет роста на вторичных продуктах метаболизма грибов [32].

Заключение

На исследуемых растениях в начале вегетации люминесцентно-микроскопическим методом удалось обнаружить грибы, дрожжеподобные клетки, бактерии. Грибы представлены как мицелием, так и спорами. Численность микроорганизмов, как показал двухфакторный дисперсионный анализ, определялась видом растения и его вегетативным органом. Максимальные показатели обилия большинства учитываемых групп микроорганизмов выявлены для осоки, минимальные – для росянки. Микробная биомасса на вегетативных органах растений верховых болот варьировала от 0,10 до 2 мг/г. На листьях и стеблях в структуре микробной биомассы оказались высокими доли бактерий, спор грибов и дрожжеподобных клеток, на корнях растений доминировал грибной мицелий. Почва под исследуемыми растениями оказалась субстратом, в котором насыщенность микробными группировками выше на вегетативных органах растения.

Литература

1. Щербаков А.В., Брагина А.В., Кузьмина В.Ю., Берг К., Мунтян А.Н., Макарова Н.М., Мальфанова Н.В., Кардинале М., Берг Г., Чеботарь В.К., Тихонович И.А. Эндوفитные бактерии сфагновых мхов как перспективные объекты сельскохозяйственной микробиологии // Микробиология. 2013. Т. 82, № 3. С. 312–322.
2. Тец В.В. Пангеном // Цитология. 2003. Т. 45, № 5. С. 526–531.
3. Saito A., Ikeda S., Ezura H., Minamisawa K. Microbial community analysis of the phytosphere using culture-independent methodologies // Microbes and Environments. 2007. Vol. 22, № 2. PP. 93–105.
4. Andrews J.H., Harris R.F. The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces // Annu. Rev. Phytopathol. 2000. № 38. PP. 145–180.
5. Stadler B., Michalzik B., Mueller T. Linking aphid ecology with nutrient fluxes in a coniferous forest // Ecology. 1998. № 79. PP. 1514–1525.
6. Papen H., Gessler A., Zumbusch E., Rennenberg H. Chemolithoautotrophic nitrifiers in the phyllosphere of a spruce ecosystem receiving high atmospheric nitrogen input // Curr. Microbiol. 2002. № 44. PP. 56–60.
7. Freiberg E. Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphere in a Costa Rican premontane rain forest // Oecologia (Berlin). 1998. № 117. PP. 9–18.
8. Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. Микробиологические основы оценки торфяника как профильного почвенного тела // Вестник ТГПУ. Сер. Биол. науки. 2008. № 4 (78). С. 46–53.
9. Головченко А.В., Кураков А.В., Семёнова Т.А., Звягинцев Д.Г. Обилие, разнообразие, жизнеспособность и факторная экология грибов в торфяниках // Почвоведение. 2013. № 1. С. 80–97.
10. Панкратов Т.А., Белова С.Э., Дедыш С.Н. Оценка филогенетического разнообразия прокариотных микроорганизмов в сфагновых болотах с использованием метода FISH // Микробиология. 2005. Т. 74, № 6. С. 831–837.
11. Качалкин А.В., Глушакова А.М., Юрков А.М., Чернов И.Ю. Особенности дрожжевых группировок в филлосфере сфагновых мхов // Микробиология. 2008. Т. 77, № 4. С. 533–541.

12. Ефимов В.Н. Торфяные почвы и их плодородие. Л. : Агропромиздат, 1986. 269 с.
13. Albino U., Saridakis D.P., Ferreira M.C., Hungria M., Vinuesa P., Andrade G. High diversity of diazotrophic bacteria associated with the carnivorous plant *Drosera villosa* var. *villosa* growing in oligotrophic habitats in Brazil // Plant Soil. 2006. Vol. 287. PP. 199–207.
14. Stępniewska Z., Goraj W., Kuźniar A., Łopacka N., Małysz M. Enrichment culture and identification of endophytic methanotrophs isolated from peatland plants // Folia Microbiol. 2017. Vol. 62. PP. 381–391.
15. Dake XU, Xiuying XIA, Na XU, Lijia AN. Isolation and identification of a novel endophytic bacterial strain with antifungal activity from the wild blueberry *Vaccinium uliginosum* // Annals of Microbiology. 2007. Vol. 57, № 4. PP. 673–676.
16. Качалкин А.В., Глушакова А.М., Чернов И.Ю. Специфичность эпифитных дрожжевых сообществ торфяно-болотных почв // Доклады по экологическому почвоведению. 2009. Т. 2, № 12. С. 20–36.
17. Филиппова Н.В. К изучению сообществ грибов верховых болот таежной зоны Западной Сибири: 2. Микромицеты на опаде болотных растений // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49, № 3. С. 164–172.
18. Thormann M.N., Bayley S.E., Currah R.S. Microcosm tests of the effects of temperature and microbial species number on the decomposition of *Carex aquatilis* and *Sphagnum fuscum* litter from southern boreal peatlands // Can. J. Microbiol. 2004. Vol. 50. PP. 793–802.
19. Wainwright M. Origin of fungal colonies on dilution and soil plates determining using nonanoic acid // Trans. Brit. Soc. 1989. Vol. 79, № 1. PP. 178–179.
20. Методы почвенной биохимии и микробиологии / под ред. Д.Г. Звягинцева. М. : Изд-во Московского университета, 1991. 304 с.
21. Кожевин П.А., Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г. Динамика развития различных микроорганизмов в почве // Микробиология. 1979. Т. 48, № 4. С. 490–494.
22. Полянская Л.М., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г. Микробная биомасса в почвах // Доклады Академии наук. 1995. Т. 344, № 6. С. 846–848.
23. Saito A., Ikeda S., Ezura H., Minamisawa K. Microbial Community Analysis of the Phytosphere Using Culture-Independent Methodologies // Microbes and Environments. 2007. Vol. 22, № 2. PP. 93–105.
24. Beattie G.A., Lindow S.E. The secret life of foliar bacterial pathogens on leaves // Annu. Rev. Phytopathol. 2005. № 33. PP. 145–172.
25. Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. Растения как центры формирования бактериальных сообществ // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54, № 2. С. 183–200.
26. Бабьева И.П., Чернов И.Ю. Биология дрожжей. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 102–104.
27. Мигловец М.Н., Загирова С.В., Михайлов О.А. Эмиссия метана в растительных сообществах мезоолиготрофного болота средней тайги // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 1. С. 93–98.
28. Saarnio S., Wittenmayer L., Merbach W. Rhizospheric exudation of *Eriophorum vaginatum* L. – potential link to methanogenesis // Plant and Soil. 2004. № 267. PP. 343–355.
29. Kumar S., Gautam S., Sharma A. Antimutagenic and antioxidant properties of plumbagin and other naphthoquinones // Mutation Research / Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis. 2013. Vol. 755, № 1. PP. 30–41.
30. Вернер А.Р. О связи между фитонцидной активностью и эпифитной микрофлорой растений // Фитонциды в народном хозяйстве. Киев : Наукова думка, 1964. С. 56–58.
31. Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Паршина Е.К. Бюджет химических элементов в болотных экосистемах средней тайги Западной Сибири // Динамика окружающей среды и глобальное изменение климата. 2010. Т. 1, № 1. С. 85–95.
32. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г., Инишева Л.И., Кураков А.В., Смагин А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Семенова Т.А., Степанов А.Л., Глушакова А.М.,

Початкова Т.Н., Кухаренко О.С., Качалкин А.В., Поздняков Л.А., Богданова О.Ю. Функционирование микробных комплексов верховых торфяников – анализ причин медленной деструкции торфа. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.

Поступила в редакцию 11.01.2018 г.; повторно 25.04.2018 г.;
принята 15.08.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.

Авторский коллектив:

Головченко Алла Владимировна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории почвенной микробиологии кафедры биологии почв факультета почвоведения Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова» (Россия, 119991, г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1).

E-mail: golovchenko.alla@gmail.com

Харлак Ангелина Леонидовна – бакалавр 4-го курса факультета почвоведения Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова» (Россия, 119991, г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы, 1).

E-mail: angelina.harlak@yandex.ru

Глухова Тамара Владимировна – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории лесного болотоведения и мелиорации Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института лесоведения Российской академии наук (Россия, 143030, Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское, ул. Советская, 21).

E-mail: glutam@mail.ru

For citation: Golovchenko AV, Harlak AL, Gluhova TV. Assessment of the microbial pool of raised bog plants. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:25-43. doi: 10.17223/19988591/43/2. In Russian, English Summary

Alla V. Golovchenko¹, Angelina L. Harlak¹, Tamara V. Gluhova²

¹ *MV Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

² *Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow oblast, Russian Federation*

Assessment of the microbial pool of raised bog plants

Microbial communities of raised bogs were mainly examined in Sphagnum moss and peaty layers. Such choice is understandable and can be explained by the fact that Sphagnum moss plays an essential role in raised bogs' peat accumulating. Raised bogs are rich in unique prostrate shrubs and herbaceous plants that are more adapted to survival in oligotrophic conditions. These plant species have their own specificities and decomposition rate that differs from Sphagnum. The major aim of this work was to assess raised bogs' prostrate shrubs and herbaceous plants' microbial pool.

In spring 2016, we took six samples of bog plants in a pine forest: two prostrate shrub species, namely *Andromeda polifolia* L., *Ledum palustre* L. and four herbaceous plants: *Scheuchzeria palustris* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Carex nigra* (L.) Reichard and *Drosera rotundifolia* L. These plant samples (10 units of each plant) were taken at four sites spread at a distance from 50 to 100 meters. We analyzed vegetative organs, such as leaves, stems and roots. An average sample was prepared for each vegetative organ of all analyzed species. A weight sample of 10 grams was taken from the average sample and put into a 100-ml flask with sterile water. Samples were processed in ultrasonic disperser 'Bandelin Sonopuls HD 2017' (Germany) for 2 minutes at a 50% power and then diluted 10 times. The resultant suspension was put on a microscope

slide by a micropipette (0.01 ml for accounting of bacterial cells; 0.02 ml for accounting of fungal mycelium length and the number of fungal spores and yeast-like cells) and was distributed evenly on the area of 4 m². 12 specimens were prepared for each sample. Specimens were then dried at room temperature and then fixed by light heating on a gas-burner flame. In order to conduct bacteria quantitative calculation, microscope slides were stained by acridine orange solution (1:10000; exposure time was 3 minutes). Calcofluor white was used to calculate fungal spores and mycelium (1:10000; exposure time was 10 minutes). Stained specimens were examined using 'LYUMAM-IZ' (Russia) luminescent microscope (optical filters ZHS-19, ZHS-18, × 90 L lens, × 4 or × 5 eyepieces). 20 microscope fields of view were analyzed in order to calculate the number of bacterial cells on each specimen, and 50 were analyzed to make an account of fungal spores and mycelia.

Fungi, bacteria and yeast-like cells were detected in examined plants. We found both fungal spores and fungal mycelium. Plant species as well as its vegetative part determined microbial population density (See Table 1). The fungal mycelium length on examined plants' leaves and stems varied from 56 to 566 m/g, the number of spores and yeast-like cells varied from 3 to 24 million spores per gram, the bacterial number varied from 0.5 to 4 billion cells per gram (See Fig. 1-3). The fungal mycelium length and bacterial number on plant roots exceeded the same indicators on leaves and stems. On the contrary, fungal spores and the number of yeast-like cells on plant roots was lower than their number on leaves and stems. We established that *Carex* has the biggest quantity among the majority of microorganism groups and *Drosera* has the smallest one. Microbial biomass on vegetative parts of raised bog plants varied from 0.10 to 2 mg/g. Microbial biomass calculation on leaves and stems of the majority of examined plants gave close values. The biomass of the examined plant roots did not exceed a factor of two. This biomass calculation proved true for all plant species except for *Carex*. The microbial biomass of *Carex* roots was three to five times more than root biomass of other plant species (See Table 2). Bacteria, fungal spores and yeast-like cells proportion in the microbial biomass structure on leaves and stems was quite high (up to 96%), the fungal mycelium dominated in microbial biomass structure on plant roots (See Fig. 4).

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-04-00452-a).

The paper contains 4 Figures, 2 Tables and 32 References.

Key words: raised bogs; plants; microorganisms; bacteria; micromycetes; number; biomass.

References

1. Shcherbakova AV, Bragina AV, Kuzmina EYu, Berg Ch, Muntyan AN, Makarova NM, Makarova NM, Malfanova NV, Cardinale M, Berg G, Chebotar VK, Tikhonovich IA. Endophytic bacteria of *Sphagnum* mosses as promising objects of agricultural microbiology. *Microbiology*. 2013;82(3):306-315. doi: [10.1134/S0026261713030107](https://doi.org/10.1134/S0026261713030107)
2. Tets VV. Pangenom. *Tsitologiya*. 2003;45(5):526-531. In Russian
3. Saito A, Ikeda S, Ezura H, Minamisawa K. Microbial community analysis of the phytosphere using culture-independent methodologies. *Microbes and Environments*. 2007;22(2):93-105. doi: <https://doi.org/10.1264/jsme2.22.93>
4. Andrews JH, Harris RF. The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2000;38:145-180. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.38.1.145>
5. Stadler B, Michalzik B, Mueller T. Linking aphid ecology with nutrient fluxes in a coniferous forest. *Ecology*. 1998;79:1514-1525. doi: [10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1514:LAEWNF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1514:LAEWNF]2.0.CO;2)

6. Papen H, Gessler A, Zumbusch E, Rennenberg H. Chemolithoautotrophic nitrifiers in the phyllosphere of a spruce ecosystem receiving high atmospheric nitrogen input. *Current microbiology*. 2002;44:56-60. doi: [10.1007/s00284-001-0074-9](https://doi.org/10.1007/s00284-001-0074-9)
7. Freiberg E. Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphere in a Costa Rican premontane rain forest. *Oecologia*. 1998;117:9-18. doi: [10.1007/s004420050625](https://doi.org/10.1007/s004420050625)
8. Golovchenko AV, Dobrovol'skaya TG, Zvyagintsev DG. Mikrobiologicheskie osnovy otsenki torfyanika kak profil'nogo pochvennogo tela [Microbiological basis for evaluating peat bog as a profile soil body]. *Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2008;4(78):46-53. In Russian
9. Golovchenko AV, Kurakov AV, Semenova TA. Abundance, diversity, viability, and factorial ecology of fungi in peatbogs. *Eurasian Soil Science*. 2013;46(1):74-90. doi: [10.1134/S1064229313010031](https://doi.org/10.1134/S1064229313010031)
10. Pankratov TA, Belova SE, Dedysh SN. Evaluation of the phylogenetic diversity of prokaryotic microorganisms in sphagnum peat bogs by means of fluorescence *in situ* hybridization (FISH). *Microbiology*. 2005;74(6):722-728. doi: [10.1007/s11021-005-0130-8](https://doi.org/10.1007/s11021-005-0130-8)
11. Kachalkin AV, Glushakova AM, Yurkov AM, Chernov IYu. Characterization of yeast groupings in the phyllosphere of *Sphagnum* mosses. *Microbiology*. 2008;77(4):474-481. doi: [10.1134/S0026261708040140](https://doi.org/10.1134/S0026261708040140)
12. Efimov VN. Torfyanye pochvy i ikh plodorodie [Peat soils and their fertility]. Leningrad: Agropromizdat, Leningradskoe otделение Publ.; 1986. 269 p. In Russian
13. Albino U, Saridakis DP, Ferreira MC, Hungria M, Vinuesa P, Andrade G. High diversity of diazotrophic bacteria associated with the carnivorous plant *Drosera villosa* var. *villosa* growing in oligotrophic habitats in Brazil. *Plant and Soil*. 2006;287:199-207. doi: [10.1007/s11104-006-9066-7](https://doi.org/10.1007/s11104-006-9066-7)
14. Stępniewska Z, Goraj W, Kuźniar A, Łopacka N, Małysz M. Enrichment culture and identification of endophytic methanotrophs isolated from peatland plants. *Folia Microbiologica*. 2017;62:381-391. doi: [10.1007/s12223-017-0508-9](https://doi.org/10.1007/s12223-017-0508-9)
15. Dake XU, Xiuying XIA, Na XU, Lijia AN. Isolation and identification of a novel endophytic bacterial strain with antifungal activity from the wild blueberry *Vaccinium uliginosum*. *Annals of Microbiology*. 2007;57(4):673-676. doi: [10.1007/BF03175372](https://doi.org/10.1007/BF03175372)
16. Kachalkin AV, Glushakova AM, Chernov IYU. Specificchnost' ehpfiftnykh drozhzhevyyh soobshchestv torfyano-bolotnykh pochv [Specificity of epiphytic yeast communities of peat-bog soils]. *Doklady po ehkologicheskomu pochvovedeniyu = Interactive Ecological Soil Science Reports*. 2009;2(12):20-36. In Russian
17. Filippova NV. On the communities of fungi of raised bogs in taiga belt of West Siberia. II. Microfungi on plant litter. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2015;49(3):164-172. In Russian
18. Thormann MN, Bayley SE, Currah RS. Microcosm tests of the effects of temperature and microbial species number on the decomposition of *Carex aquatilis* and *Sphagnum fuscum* litter from southern boreal peatlands. *Canadian Journal of Microbiology*. 2004;50:793-802. doi: [10.1139/w04-064](https://doi.org/10.1139/w04-064)
19. Wainwright M. Origin of fungal colonies on dilution and soil plates determining using nonanoic acid. *Transaction of the British Mycological Society*. 1989;79(1):178-179.
20. *Metody pochvennoy biokhimii i mikrobiologii* [Methods of soil biochemistry and microbiology]. Zvyagintsev DG, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1991. 304 p. In Russian
21. Kozhevina PA, Polyanskaya LM, Zvyagintsev DG. Dinamika razvitiya razlichnykh mikroorganizmov v pochve [Dynamics of different microorganisms' development in soil]. *Microbiology*. 1979;48(4):490-494. In Russian
22. Polyanskaya LM, Golovchenko AV, Zvyaginets DG. Mikrobnaya biomassa v pochvakh [Microbial biomass in soils]. *Doklady Akademii nauk = Doklady Biological Sciences*. 1995;344(6):846-848. In Russian

23. Saito A, Ikeda S, Ezura H, Minamisawa K. Microbial community analysis of the phytosphere using culture-independent methodologies. *Microbes and Environments*. 2007;22(2):93-105. doi: [10.1264/jsme2.22.93](https://doi.org/10.1264/jsme2.22.93)
24. Beattie GA, Lindow SE. The secret life of foliar bacterial pathogens on leaves. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2005;33:145-172. doi: [10.1146/annurev.py.33.090195.001045](https://doi.org/10.1146/annurev.py.33.090195.001045)
25. Zvyagintsev DG, Dobrovol'skaya TG, Lysak LV. Rasteniya kak tsentry formirovaniya bakterial'nykh soobshchestv [Plants as centers for forming bacterial communities]. *Zhurnal obshchey biologii*. 1993;54(2):183-200. In Russian
26. Bab'eva IP, Chernov IYu. Biologiya drozhzhey [Yeast biology]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2004. 239 p. In Russian
27. Miglovec MN, Zagirova CB, Mikhailov OA. Methane emission in plant communities of meso-oligotrophic peatland of middle taiga. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya = Theoretical and Applied Ecology*. 2014;1:93-98. In Russian
28. Saarnio S, Wittenmayer L, Merbach W. Rhizospheric exudation of *Eriophorum vaginatum* L. - potential link to methanogenesis. *Plant and Soil*. 2004;267:343-355. doi: [10.1007/s11104-005-0140-3](https://doi.org/10.1007/s11104-005-0140-3)
29. Kumar S, Gautam S, Sharma A. Antimutagenic and antioxidant properties of plumbagin and other naphthoquinones. *Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*. 2013;755(1):30-41.
30. Verner AR. O svyazi mezhdu fitontsidnoy aktivnost'yu i epifitnoy mikrofloroy rasteniy. Fitontsidy v narodnom khozyaystve [On the relationship between phytoncidal activity and epiphytic microflora of plants. Phytoncides in the national economy]. Kiev: Naukova Dumka Publ.; 1964. pp. 56-58. In Russian
31. Kosykh N P, Mirnycheva-Tokareva NP, Parshina EK. Budget chemical elements in bog ecosystems middle taiga Western Siberia. *Dinamika okruzhayushchey sredy i global'noe izmenenie klimata = Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2010;1(1):85-95. In Russian, English Summary
32. Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Zvyagintsev DG, Inisheva LI, Kurakov AV, Smagin AV, Zenova GM, Lysak LV, Semenova TA, Stepanov AL, Glushakova AM, Pochatkova TN, Kuharenko OS, Kachalkin AV, Pozdnyakov LA, Bogdanova OYu. Funktsionirovanie mikrobnnykh kompleksov verkhovykh torfyanikov – analiz prichin medlennoy destruktсии torfa [Functioning of microbial complexes of raised peat bogs: Analyzing the reasons for slow peat destruction]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2013. 128 p. In Russian

*Received 11 January 2018; Revised 25 April 2018;
Accepted 15 August 2018; Published 12 October 2018*

Author info:

Golovchenko Alla V. Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Soil Microbiology, Faculty of Soil Science, Federal State Budget Educational Institution of Higher Education MV Lomonosov Moscow State University, 1-12, GSP-1, Leninskie Gory, 119991 Moscow, Russian Federation.

E-mail: golovchenko.alla@gmail.com

Harlak Angelina L. Bachelor, Faculty of Soil Science, Federal State Budget Educational Institution of Higher Education MV Lomonosov Moscow State University, 1-12, GSP-1, Leninskie Gory, 119991 Moscow, Russian Federation.

E-mail: angelina.harlak@yandex.ru

Gluhova Tamara V. Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Forest Mire Research and Land Improvement, Federal State Budget Science Institution Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, 21 Sovetskaya Str., 143030 v. Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, Russian Federation.

E-mail: glutam@mail.ru

БОТАНИКА

УДК 582.594.2(470.13)
doi: 10.17223/19988591/43/3

И.А. Кириллова, Д.В. Кириллов, Д.М. Шадрин

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

Морфологический и молекулярно-генетический подходы к изучению рода *Dactylorhiza* в Республике Коми

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований Уральского отделения Российской академии наук на 2018 год, проект № АААА-А17-117121270031-2 (18-4-4-23) «Генетическое разнообразие редких видов Европейского северо-востока России: инвентаризация и прогноз устойчивости к глобальным изменениям климата» и частично гранта РФФИ № 16-44-110167 p_a

Представлены результаты изучения видов рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski на территории Республики Коми. На основании анализа маркерных последовательностей ДНК (ITS1-5.8S-ITS2) и 19 морфометрических признаков 480 растений изучено 16 ценопопуляций видов рода в регионе. Совместное использование морфологического и молекулярно-генетического подходов позволило подтвердить произрастание на территории Республики Коми 4 видов: *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *D. maculata* (L.) Soó, *D. incarnata* (L.) Soó s. l. (включая *D. cruenta* (O. F. Muell) Soó) и *D. traunsteineri* (Saut.) Soó. *D. cruenta*, по-видимому, стоит рассматривать как подвид (или разновидность) *D. incarnata*. Приведены морфологические признаки, позволяющие разделить виды внутри рода, ими стали ширина губы и шпорца, длина прицветника, ширина нижних листьев. Получены новые молекулярно-филогенетические данные для этих видов. Вопрос о наличии *D. baltica* (Klinge) Orlova на территории региона остается открытым и требует дополнительных исследований.

Ключевые слова: *Orchidaceae*; морфометрия; систематика; *Dactylorhiza fuchsii*; *D. maculata*; *D. incarnata*; *D. baltica*; *D. traunsteineri*; ITS.

Введение

Род *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (пальчатокоренник), несмотря на высокую изученность, до сих пор остается одним из самых сложных в таксономическом отношении [1]. Это связано с относительной молодостью видов этого рода, способностью к гибридизации, высокой амплитудой изменчивости признаков. Ботаники выделяют в нем от 12 до 75 видов, в зависимости от объема их понимания [2]. Большинство видов рода принадлежит к *Dactylorhiza incarnata/maculata*, полиплоидному комплексу, который состоит из

трех больших групп: *D. incarnata* s. l., *D. maculata* s. l. и аллотетраплоидов – гибридов между двумя первыми группами [3–6].

В последнее время вышло большое количество работ, посвященных исследованию рода *Dactylorhiza* молекулярно-филогенетическими и морфологическими методами [7–11], в основном на зарубежном материале. Несколько статей, опубликованных в 2000-х гг. [12–14], осветили проблемы, характерные для российских представителей этого рода. Ими стали отношения внутри комплекса *D. maculata* s. l., таксономический статус аллотетраплоидов (группа *D. traunsteineri* s. l., *D. baltica*) и видов группы *D. incarnata* s. l. Выходят отдельные статьи по систематике рода *Dactylorhiza* в России [15–18 и др.], они охватывают в основном центральный и северо-западный округа европейской части, а также некоторые регионы Сибири. На Европейском Северо-Востоке такие работы не проводились. К сожалению, объем выборки пальчатокоренников для огромной территории России остается низким [16]. Поэтому любые исследования систематики этого сложного рода здесь актуальны. Кроме того, виды рода *Dactylorhiza* включены в списки охраняемых растений во всем мире и важной задачей становится правильная их идентификация, особенно в связи с переизданием региональных Красных книг и составлением списков редких и охраняемых таксонов.

Цель работы – уточнение таксономического состава рода *Dactylorhiza* на территории Республики Коми на основании результатов морфолого-популяционного и молекулярно-генетического исследований.

Материалы и методика исследования

Основная трудность при определении ряда видов рода *Dactylorhiza* заключается в перекрывании признаков у особей разных таксонов из-за большого размаха изменчивости. Поэтому важно рассматривать признаки не отдельных растений, а их естественных групп – ценопопуляций. Это позволит более точно выявить характерные признаки и избежать ошибок отнесения отдельных уклоняющихся особей к тому или иному таксону. Сравнение признаков, присущих всей ценопопуляции, выявление групп сходных и близких ценопопуляций дает возможность более точно определить границы и ранг отдельных таксонов. Конечно, этот подход не является универсально принятым, и у него есть свои ограничения. Таким образом, одна из задач работы – уточнение таксономического состава рода *Dactylorhiza* на основе данных морфолого-популяционного изучения, выделение характерных признаков отдельных видов.

Исследования проведены в 2015–2016 гг. на территории Республики Коми. Обследовано 16 ценопопуляций видов рода *Dactylorhiza* (табл. 1). В каждой ценопопуляции случайным образом отобрано по 30 генеративных растений (в общей сложности 480 особей). У всех растений измерено по 19–22 морфометрических признака (табл. 2, рис. 1). Учитывали признаки

Таблица 1 [Table 1]

Местонахождения изученных ценопопуляций видов рода *Dactylorhiza* в Республике Коми
[Locations of the studied *Dactylorhiza* cenoportulations (CP) in the Komi Republic]

№ ЦП [No CP]	Вид [Species]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]	№ образца [No specimen]	Genbank ID
1	<i>Dactylorhiza maculata</i>	Окр. дер. Слудка [Vicinity of Sludka village]	N61°55'35,50" E50°13'14,49"	Кустарничково-разнотравно-сфагновое болото с осной [Dwarf shrub herb sphagnum mire with pine]	DmacIK0101	MH016576
2	<i>D. maculata</i>	Пойма р. Тылаю [Floodplain of the Tylayu river]	N61°33'55,08" E50°40'29,10"	Заболоченный еловый кустарничково-травяно-сфагново-зеленомошный лес [Overlogged spruce dwarf shrub herb sphagnum-green moss forest]	DmacIK0302	MH016577
3	<i>D. maculata</i>	Окр. дер. Коччойяг [Vicinity of Kochchoyag village]	N61°57'17,78" E50°43'51,25"	Сосняк разнотравно-кустарничково-сфагновый [Pine herb dwarf shrub sphagnum forest]	DmacIK0503 DmacIK0603	MH016578 MH016579
4	<i>D. maculata</i>	Пр. берег р. Шугор [Right bank of the Shugor river]	N64°13'22,90" E58°33'17,20"	Пушицево-сфагновое болото [Eriophorum sphagnum mire]	DmacIK0704 DmacIK0804	MH016580 MH016581
5	<i>D. fuchsii</i>	Пойма р. Сысола [Floodplain of the Sysola river]	N61°33'38,71" E50°38'27,13"	Сосново-еловый чернично-зеленомошный лес [Pine-spruce bilberry green moss forest]	DfucIK0905 DfucIK1005	MH016582 MH016583
6	<i>D. fuchsii</i>	Пойма р. Тылаю [Floodplain of the Tylayu river]	N61°34'28,34" E50°40'29,91"	Сосново-ивово-ольховый разнотравный лес [Pine willow alder herb forest]	DfucIK1106 DfucIK1206	MH016584 MH016585
7	<i>D. fuchsii</i>	Пойма р. Сысола [Floodplain of the Sysola river]	N61°33'17,30" E50°39'29,80"	Сосняк разнотравно-кустарничково-зеленомошный [Pine herb dwarf shrub green moss forest]	DfucIK1307 DfucIK1407	MH016586 MH016587

Продолжение табл. 1 [Table 1 (cont.)]

№ ЦП [No CP]	Вид [Species]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]	№ образца [No specimen]	Genbank ID
8	<i>D. fuchsii</i>	Пр. берег р. Шугор [Right bank of the Schugor river]	N64°14'25,10" E58°32'45,00"	Разнотравный бечевник [Herb towrath community]	DfucIK1608	MH016588
9	<i>D. fuchsii</i>	Пойма р. Вазелью [Floodplain of the Vazhel'yu river]	N61°39'01,25" E50°40'17,50"	Вахтово-осоково-гиново- сфагновое болото с елью [Menyanthes carex hyr- num-sphagnum mire]	DfucIK1709	MH016589
10	<i>D. maculata</i>	Пойма р. Емваль [Floodplain of the Emval river]	N61°47'34,20" E50°36'48,10"	Сосняк вахтово-сфаг- новый с березой [Pine menyanthes sphag- num mire with birch]	DmacIK1910 DmacIK2010	MH016590 MH016591
11	<i>D. baltica</i>	Пр. берег р. Шугор [Right bank of the Schugor river]	N64°14'59,90" E58°31'54,00"	Болото разнотравно-моховое кочечное [Herb hyrnum-sphagnum mire]	DbaltIK2111 DbaltIK2211	MH016592 MH016593
12	<i>D. baltica</i>	Пр. берег р. Шугор [Right bank of the Schugor river]	N64°14'26,50" E58°32'56,00"	Ключевое осоково-травя- но-гиново-сфагновое [Carex herb hyrnum-sphagnum mire]	DactIK2312	MH016594
13	<i>D. traunsteineri</i>	Пр. берег р. Шугор [Right bank of the Schugor river]	N64°11'22,00" E58°33'17,00"	Вахтово-гиново-сфаг- новое болото [Menyanthes hyrnum-sphagnum mire]	DtrauIK2513 DtrauIK2613	MH016595 MH016596
14	<i>D. traunsteineri</i>	Пойма р. Тылаю [Floodplain of the Tylyayu river]	N61°35'33,95" E50°37'28,07"	Вахтово-осоково-гиновое болото [Menyanthes carex hyrnum mire]	DtrauIK2714 DtrauIK2814	MH016597 MH016598
15	<i>D. incarnata</i>	Пр. берег р. Шугор [Right bank of the Schugor river]	N64°11'13,00" E58°32'45,30"	Разнотравно-гиновое болото [Herb-hyrnum mire]	DincaIK2915	MH016599
16	<i>D. cruenta</i>	Пойма р. Вазелью [Floodplain of the Vazhel'yu river]	N61°39'22,93" E50°39'57,23"	Вахтово-гиново-сфаг- новое болото [Menyanthes hyrnum-sphagnum mire]	DeruIK3116 DeruIK3216	MH016600 MH016601

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

№ ЦП [No CP]	Вид [Species]	Местонахождение [Location]	Географические координаты [Geographic coordinates]	Местообитание [Habitat]	№ образца [No specimen]	Genbank ID
17	<i>Coeloglossum viride</i>	Пойма р. Щугор [Floodplain of the Schugor river]	N64°11'38,14" E58°01'54,48"	Вахтово-гипново-сфагновое болото [Menyanthes hupium-sphagnum mire]	CvirIK3317	MH016602
18	<i>Gymnadenia conopsea</i>	Пойма р. Вазелью [Floodplain of the Vazhel'yu river]	N61°37'50,5" E50°40'49,8"	Еловый вахтово-осоково- гипново-сфагновый лес [Spruce menyanthes carex hupium-sphagnum mire]	GconIK3417	MH016603

вегетативной и генеративной сфер. При исследовании генеративной сферы с каждого растения для измерений брали по два цветка из центральной части соцветия, их фиксировали на картон, затем сканировали и проводили измерения в программе Gimp 2. В последующем данные усредняли и использовали как показатели размеров частей цветка для отдельного растения.

Таблица 2 [Table 2]

Используемые морфологические признаки
[List of morphological parameters]

ВР [PH]	Высота растения [Plant height]
ДС [LI]	Длина соцветия [Length of inflorescence]
ЧЛ [NL]	Число листьев [Number of leaves]
Д1Л [L1L]	Длина первого (нижнего) листа [Length of the first (lower) leaf]
Ш1Л [W1L]	Ширина первого (нижнего) листа [Width of the first (lower) leaf]
Д1Ш [L1W]	Расстояние до наибольшей ширины первого (нижнего) листа [Position of maximal lower leaf width]
Д2Л [L1L]	Длина второго снизу листа [Length of the second leaf]
Ш2Л [W2L]	Ширина второго листа [Width of the second leaf]
Д2Ш [L2W]	Расстояние до наибольшей ширины второго листа [Position of maximal second leaf width]
ЧЦ [NF]	Число цветков [Number of flowers]
ЧЦ/ДС [NF/LI]	Плотность соцветия [Inflorescence density]
ДГ [LL]	Длина губы [Length of labellum]
ДВЛ [LUP]	Длина верхнего лепестка наружного круга околоцветника [Length of the upper petal of the outer circle of the perianth]
ДНЛ [LLP]	Длина нижнего лепестка наружного круга околоцветника [Length of the lower petal of the outer circle of the perianth]
ДШп [LS]	Длина шпорца [Length of spur]
ШШп [WS]	Ширина шпорца [Width of spur]
ДБ [LLL]	Длина боковой доли губы [Length of lateral lobe of the labellum]
ДО [LBS]	Длина от основания губы до выемки губы [Length from the base of labellum entrance to base of sinus]
ШБ [WLL]	Ширина боковой доли губы [Width of lateral lobe of the labellum]
ШГ [WL]	Ширина губы [Width of labellum]
ДПр [LB]	Длина прицветника [Length of bract]
ДЗ [LO]	Длина завязи [Length of ovary]
ДД=ДГ-ДО [LCL=LL-LBS]	Длина средней доли губы [Length of central lobe of the labellum]
ИГ=2×ДГ/ (ДО+ДБ) [IL=2×LL/ (LBS+LLL)]	Индекс формы губы [Labellum shape index]

Данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакетов MICROSOFT EXCEL 2010 (Microsoft, США), StatSoft STATISTICA 6.0 (США) и среды R (вер.3.4.2) (The R foundation). В тексте и таблицах приведены среднее арифметическое $\pm$ стандартное отклонение, а также границы минимального и максимального значения. Проверку на нор-

мальность распределения выборок значений морфометрических параметров проводили с помощью W-теста Шапиро–Уилка. Поскольку в результате проверки у некоторых выборок выявлены отклонения от нормального распределения, для их сравнения использовали две группы методов: параметрические (t-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (U-критерий Манна–Уитни для данных с отклонениями от нормального распределения). Наряду с одномерной статистикой применяли многомерные статистические методы – дискриминантный и кластерный анализы. Кластеризацию осуществляли на основании полученных в дискриминантном анализе квадратов расстояния Махаланобиса.

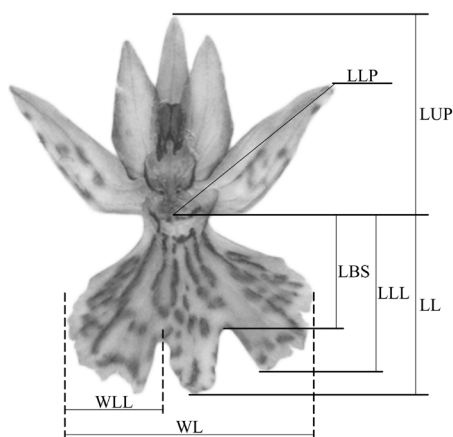


Рис. 1. Морфометрические признаки цветка видов рода *Dactylorhiza*.

Обозначения даны в табл. 2

[**Fig. 1.** Morphological characteristics of the flower of *Dactylorhiza* species.

Symbols are the same as in Table 2]

Второй задачей стали попытка выделения естественных групп видов в пределах рода на основании анализа маркерных последовательностей ДНК, а именно последовательностей ITS1-5.8S-ITS2, и соотнесение выделенных групп с результатами таксономического анализа. ДНК из исследуемых образцов (26 образцов видов рода *Dactylorhiza* (по 1–2 с каждой ценопопуляции), а также по одному образцу *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. и *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.) выделена с помощью набора «DNeasy Plant Mini Kit» (Qiagen, Германия) согласно инструкциям производителя. Выделенную ДНК хранили при температуре -20°C . Амплификацию фрагмента проводили в реакционной смеси объемом 50 мкл, содержащей 10 мкл ScreenMix («Евроген», Россия), 10 мкл каждого праймера (0,3 мкМ) («Евроген», Россия), 18 мкл воды без нуклеаз («Ambion», США) и 2,0 мкл геномной ДНК (10 нг).

Для амплификации фрагмента ITS1-5.8S-ITS2 использовали праймеры ITS5 5'-ggaagtaaaagtcgtaacaagg-3' и ITS-4 5'-tcctccgcttattgatgc-3', для фрагмента matK – KIM 3F 5'-cgtacagtacttttgtgtttacgag-3' и KIM 1R 5'-accagtcctatctggaatcttggttc-3'. Для амплификации фрагментов использовали следующий температурный профиль полимеразной цепной реакции (ПЦР): предварительная денатурация – 5 мин при 95°C; 35 циклов: денатурация – 30 с при 94°C, отжиг – 30 с при 55°C (ITS1-5.8S-ITS2) и 49°C (matK), элонгация – 40 с при 72°C; и финальная элонгация – 2 мин при 72°C.

ПЦР-продукты разделяли методом электрофореза в 1,3%-ном агарозном геле в трис-ацетатном буферном растворе, окрашивали бромистым этидием, для визуализации применяли трансиллюминатор UVT-1 (Биоком, Москва). В качестве маркера длины фрагментов ДНК использовали 100 bp Ladder DNA marker (100 bp–3000 bp) (Thermo Scientific, EC). Для очистки полученного продукта применяли набор QI Aquick Gel Extraction Kit (Qiagen, Германия). Секвенирование проводили с использованием набора реагентов Ready Reaction Mix (Life Technology) на приборе ABI PRISM 310 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, США) в Центре коллективного пользования «Молекулярная биология» Института биологии Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар).

Нуклеотидные последовательности выравнивали с помощью алгоритма ClustalW и редактировали вручную в программном пакете Mega 7.0 (MEGA software development team, США). Филогенетические деревья с расчетом бутстреп-поддержек узлов ветвления (1 000 репликаций) с применением методов ближайшего соседа (NJ), максимальной экономии (MP), максимального правдоподобия (ML) и UPGMA построены в том же пакете программ.

Результаты исследования и обсуждение

Кластерный анализ, проведенный для всех изученных ценопопуляций видов рода *Dactylorhiza* с использованием всех морфометрических признаков, показал деление на две большие группы (рис. 2): верхнюю (соответствующую группе *D. maculata* s. l.) и нижнюю, разделившуюся на две группы, соответствующие *D. incarnata* s. l. (ЦП 15, 16) и аллотетраплоидам (ЦП 11–14). Наибольший вклад в разделение ценопопуляций внесли такие признаки, как длина прицветника, ширина шпорца, губы и второго снизу листа (по первой дискриминантной оси), а также ширина нижнего листа (по второй) и число цветков (по третьей). Эти признаки можно рассматривать в качестве диагностических при разделении видов данного рода. Ниже более подробно рассмотрим структуру отдельных групп видов.

Группа таксонов *D. maculata* s. l. (в широком понимании объема этого вида) является наиболее сложной в роде *Dactylorhiza*. До сих пор нет единого мнения о числе и статусе таксонов, входящих в эту группу [9, 16]. Сейчас большинство исследователей принимают четыре вида – три диплоидных (*D. fuchsii* (Druce) Soó, *D. saccifera* (Brongn.) Diklic., *D. foliosa* (Sol. ex Lowe)

Soó) и один тетраплоидный (*D. maculata* (L.) Soó). У нас произрастают два вида этой группы – *D. fuchsii* и *D. maculata*. Морфометрические признаки *D. fuchsii* и *D. maculata* варьируют очень широко. Разные авторы предлагали для них свои отличительные признаки, например: степень рассеченности губы цветка и относительная длина средней доли губы, ширина и пятнистость листьев и т.д.

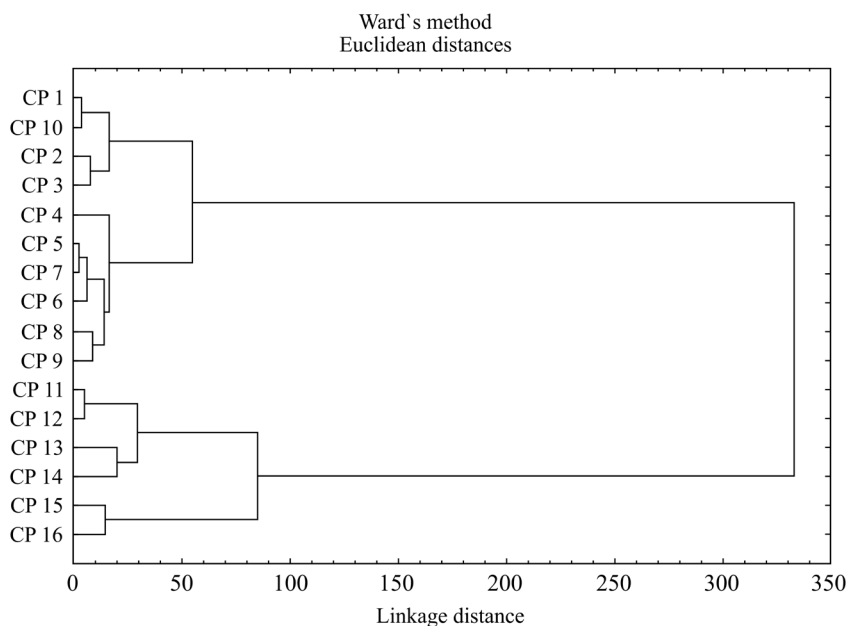


Рис. 2. Распределение ценопопуляций видов рода *Dactylorhiza* при проведении кластерного анализа

[Fig. 2. Distribution of cenopopulations (CP) of *Dactylorhiza* species during cluster analysis]

Для анализа группы *D. maculata* s. l. мы более подробно изучили 10 ценопопуляций (ЦП 1–10), которые выделились в отдельный кластер (см. рис. 2). Он в свою очередь состоит из двух групп. Ценопопуляции, образующие верхнюю группу (ЦП 1–3, 10, а также ЦП 4), мы отнесли к *D. maculata* s. str., нижнюю (ЦП 5–9) – к *D. fuchsii*. Сравнение средних показателей значений признаков этих групп приведено в табл. 3. Несмотря на довольно сильное перекрытие, растения достоверно отличаются практически по всем параметрам, кроме высоты растений и числа цветков. Растения *D. maculata* характеризуются более длинным и расставленным соцветием, более длинными, но узкими листьями и более крупными цветками и шпорцами, а также расположением наибольшей ширины нижних листьев (у *D. maculata* наибольшая ширина листа у середины и ниже, у *D. fuchsii* – выше).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Морфометрические признаки видов рода *Dactylorhiza* в Республике Коми
[Morphometric parameters of *Dactylorhiza* species in the Komi Republic]

Признак [Parameter]	<i>Dactylorhiza maculata</i> s. l.		<i>p</i>	Аллотетраплоиды [Allotetraploid]		<i>p</i>	<i>Dactylorhiza incarnata</i> s. l.		<i>p</i>
	<i>D. maculata</i>	<i>D. fuchsii</i>		<i>D. baltica</i>	<i>D. traun- steineri</i>		<i>D. incarnata</i>	<i>D. cruenta</i>	
ВР, см [PH, cm]	37,3±6,57 (21,0– 51,5)	36,5±7,11 (21,0– 57,5)	–	31,7±5,70 (21,0–46,0)	24,7±3,16 (18,0–32,0)	**	26,3±4,78 (13,0–35,0)	35,7±6,42 (24,0– 49,5)	**
ДС, см [LI, cm]	6,4±1,93 (2,8–12,0)	5,6±1,61 (2,5– 12,0)	**	7,0±1,47 (3,0–11,0)	5,9±1,38 (2,5–9,8)	**	5,2±1,0 (3,2–7,8)	5,6±1,47 (3,5–9,7)	–
ЧЛ, шт. [NL, pcs.]	2,4±0,53 (2–4)	2,6±0,54 (2–4)	**	3,2±0,66 (2–5)	3,0±0,41 (2–4)	–	3,0±0,37 (2–4)	3,2±0,38 (3–4)	–
Д1Л, см [L1L, cm]	9,7±2,81 (3,8–16,5)	7,9±2,05 (3,2– 14,0)	**	7,8±1,79 (4,6–13,0)	7,7±1,71 (4,4–12,0)	–	7,8±1,63 (4,6–12,0)	10,6±2,53 (6,8– 18,0)	**
Ш1Л, см [W1L, cm]	1,4±0,36 (0,7–2,5)	2,0±0,44 (1,0–3,1)	**	2,2±0,52 (1,4–3,6)	1,4±0,25 (0,9–2,0)	**	1,7±0,31 (1,3–2,4)	1,7±0,39 (1,2–3,2)	–
Д1Ш, см [L1W, cm]	5,3±2,06 (1,5–12,0)	4,8±1,57 (1,5–10)	*	2,9±1,02 (1,0–6,5)	2,3±0,67 (1,0–4,0)	**			
Д2Л, см [L2L, cm]	10,9±2,64 (4,0–18,0)	9,9±1,98 (5,5– 16,0)	**	9,5±1,64 (5,9–14,8)	9,3±1,22 (7,0–13,0)	–	9,5±1,75 (5,3–13,0)	13,0±1,89 (10,0– 17,5)	**
Ш2Л, см [W2L, cm]	1,2±0,35 (0,5–2,2)	1,6±0,45 (0,7–2,9)	**	2,3±0,55 (1,0–3,6)	1,4±0,29 (0,8–2,1)	**	1,9±0,37 (1,2–2,8)	1,9±0,33 (1,3–2,7)	–
Д2Ш, см [L2W, cm]	4,8±1,97 (1,0–12,0)	5,4±1,58 (2,0– 11,0)	**	3,1±0,14 (1,5–6,5)	2,3±0,56 (1,5–3,5)	**			
ЧЦ, шт. [NF, pcs.]	17,5±5,82 (7–40)	19,1±6,92 (7–50)	–	15,3±3,90 (9–27)	15,1±4,12 (8–26)	–	19,0±4,64 (10–31)	23,2±7,09 (11–42)	**
ЧЦ/ДС [NF/LI]	2,8±0,70 (1,3–4,8)	3,5±1,05 (1,5–7,1)	**	2,2±0,43 (1,3–3,1)	2,7±1,14 (1,3–9,6)	*	3,6±0,60 (2,7–5,3)	4,2±0,95 (2,2–6,0)	*
Д1Ш/Д1Л [L1W/L1L]	0,5±0,10 (0,3–0,8)	0,6±0,09 (0,4–0,8)	**	0,4±0,08 (0,2–0,6)	0,3±0,06 (0,2–0,5)	**			
Д2Ш/Д2Л [L2W/L2L]	0,4±0,11 (0,1–0,7)	0,5±0,09 (0,3–0,7)	**	0,3±0,08 (0,2–0,5)	0,3±0,05 (0,2–0,4)	**			
ДГ, мм [LL, mm]	9,1±0,91 (6,9–11,4)	8,5±0,81 (6,9– 11,2)	**	9,5±0,89 (7,3–11,2)	8,7±0,98 (7,1–11,0)	**	6,8±0,36 (6,4–7,4)	7,0±0,49 (5,7–8,1)	–
ДВЛ, мм [LUP, mm]	9,5±0,95 (7,0–11,6)	8,8±0,76 (7,3– 11,2)	**	10,3±1,12 (7,9–13,3)	9,5±0,77 (7,9–11,3)	**	7,5±0,43 (6,9–8,1)	8,1±0,47 (7,3–9,5)	*
ДНЛ, мм [LLP, mm]	10,1±0,95 (7,0–12,3)	9,3±0,79 (7,6– 11,3)	**	10,9±1,08 (8,5–13,5)	10,0±0,89 (8,1–11,8)	**	7,9±0,45 (7,4–8,8)	8,6±0,55 (7,5– 10,2)	*
ДШп, мм [LS, mm]	7,0±1,09 (4,4–10,0)	6,0±0,88 (3,2–8,7)	**	7,7±0,87 (5,6–9,6)	6,9±1,06 (4,6–9,1)	**	4,5±0,58 (3,8–5,3)	6,6±0,66 (5,0–7,7)	**
ШШп, мм [WS, mm]	2,0±0,34 (1,3–2,8)	1,8±0,28 (1,2–2,8)	**	2,9±0,45 (2,0–4,0)	2,9±0,32 (2,2–3,6)	–	2,5±0,26 (2,1–2,8)	2,5±0,33 (1,7–3,2)	–

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Признак [Parameter]	<i>Dactylorhiza maculata</i> s. l.		<i>p</i>	Аллотетраплоиды [Allotetraploid]		<i>p</i>	<i>Dactylorhiza incarnata</i> s. l.		<i>p</i>
	<i>D. maculata</i>	<i>D. fuchsii</i>		<i>D. baltica</i>	<i>D. traun- steineri</i>		<i>D. incarnata</i>	<i>D. cruenta</i>	
ДБ, мм [LLL, mm]	8,0±0,99 (5,4–10,3)	7,1±0,91 (2,8– 10,4)	**	7,5±0,94 (5,3–9,3)	7,3±0,78 (5,5–8,9)	–	5,4±0,26 (5,0–5,7)	5,6±0,47 (4,3–6,3)	–
ДО, мм [LBS, mm]	6,3±1,10 (3,7–8,7)	5,2±0,79 (3,4–7,8)	**	7,0±0,86 (5,1–8,6)	6,7±0,80 (5,1–8,3)	–			
ШБ, мм [WLL, mm]	4,0±0,55 (2,8–5,3)	3,7±0,61 (1,8–5,9)	**	3,5±0,63 (2,3–4,9)	3,3±0,42 (2,5–4,2)	–			
ШГ, мм [WL, mm]	11,1±1,29 (8,3–14,6)	10,7±1,41 (7,5– 15,1)	**	10,3±1,42 (7,5–13,7)	9,6±0,91 (7,4–11,4)	**	6,7±0,43 (6,2–7,3)	7,2±0,59 (6,0–8,3)	*
ДПр, мм [LB, mm]	12,8±1,76 (8,9–17,6)	11,7±1,86 (7,3– 16,9)	**	16,4±2,09 (12,0–22,0)	18,7±2,49 (13,2–25,0)	**	18,3±1,55 (16,0–20,6)	20,2±2,60 (15,1– 29,1)	–
ДЗ, мм [LO, mm]	9,7±1,51 (6,9–16,1)	8,2±1,12 (5,9– 11,9)	**	11,2±1,38 (8,0–14,9)	9,6±1,09 (7,4–12,3)	**	10,8±0,84 (9,9–12,1)	11,7±1,39 (8,6– 14,5)	–
ДД, мм [LCL, mm]	2,8±0,82 (1,0–4,5)	3,3±0,75 (1,4–5,1)	**	2,5±0,47 (1,3–3,6)	2,0±0,78 (0,3–3,9)	**			
ИГ [IL]	1,3±0,12 (1,1–1,7)	1,4±0,15 (1,1–2,3)	**	1,3±0,08 (1,2–1,6)	1,2±0,09 (1,0–1,4)	**			

Примечание. *статистическая значимость отличий при $p < 0,05$; ** статистическая значимость отличий при $p < 0,01$. Обозначения см. табл. 2.

[Note. *significant level $p < 0.05$; **significant level $p < 0.01$. For symbols see Table 2. Significant level $p < 0.05$; significant level $p < 0.01$. For symbols see Table 2].

Дискриминантный анализ, проведенный для ценопопуляций группы *D. maculata* s. l., выявил признаки, максимально отличающие два вида этой группы, ими стали ширина нижнего листа – по первой дискриминантной оси (0,92) и длина от основания губы до выемки губы – по второй оси (1,09). Признак «ширина нижнего листа» приводят в качестве диагностического и другие исследователи. Так, в Скандинавии [9] он составляет 0,6–2,3 см для *D. maculata* и 1,3–3,0 см для *D. fuchsii*; в Западной Европе [19] – 1,4–2,5 см и 1,3–3,8 см, на Британских островах [20] – менее 1,5 см и более 1,5 см соответственно. Наши данные (табл. 3) сопоставимы с данными, полученными из других частей ареала этих видов, наиболее близких к данным со Скандинавии. Второй признак «длина от основания губы до выемки губы» связан со степенью рассеченности губы цветка. В большинстве ключей фигурирует признак «индекс формы губы цветка», предложенный G. Heslop-Harrison [21]. В наших исследованиях также одним из основных отличительных признаков *D. fuchsii* стал более выраженный срединный зубчик губы и больший индекс формы губы (см. табл. 3).

Признак наличия пятен на листьях очень вариабелен, и у того и у другого вида в популяциях присутствовали экземпляры с пятнистыми листьями и

листьями без пятен, иногда популяции состояли только из пятнистых растений. Значимой разницы между видами по этому признаку не обнаружено. Лишь несколько отличается форма пятен, у *D. fuchsii* пятна на листьях чаще яркие и поперечно-вытянутые, у *D. maculata* – округлые.

Различаются виды по фитоценологической приуроченности. *D. maculata* в Республике Коми встречается в основном на осоково-сфагновых болотах и в заболоченных сосняках с кислыми почвами (рН=4,6–6,4) [22]. *D. fuchsii* характеризуется более широкой эколого-фитоценологической амплитудой – произрастает на лугах, по берегам рек, в лесах и на болотах, предпочитает более щелочные почвы [23].

***D. incarnata* s. l.** – полиморфный диплоидный комплекс, состоящий из различных таксонов, отличающихся по местообитаниям, окраске цветков и пятнистости листьев [10, 24–26]. Виды этой группы хорошо отличаются от других видов рода *Dactylorhiza*. На исследуемой территории для них характерна ромбовидная, чуть сжатая с боков губа цветка шириной менее 8 мм (см. табл. 3). Стебель полый, листья с максимальной шириной у основания, вверх направленные, достигающие соцветия. Соцветие плотное, прицветники длиннее цветков (15–30 мм длиной).

В данном комплексе выделяют два вида *D. incarnata* (L.) Soó и *D. cruenta* (O. F. Muell) Soó [27]. Однако последние молекулярные исследования [12 и др.] свидетельствуют о том, что *D. cruenta* следует рассматривать как форму *D. incarnata*. В качестве их основного отличительного признака в большинстве работ приводят пятнистость листьев. Кроме того, по мнению некоторых исследователей [24, 27] отличительной особенностью *D. cruenta* являются темная окраска цветков и более мелкие их размеры, а также более короткие и широкие листья. R. Bateman и I. Denholm [25] в качестве отличительных признаков *D. cruenta* приводят меньшую высоту растений, а также более короткие и узкие листья.

При проведении предварительного анализа (см. рис. 2) виды этой группы образовали отдельный кластер. Пятнистые растения (ЦП 16) мы отнесли к *D. cruenta*, не пятнистые (ЦП 15) – к *D. incarnata*. Сравнение средних показателей значений признаков этих видов показало, что они достоверно различаются по ряду параметров. Растения *D. cruenta* достоверно выше, с более длинными листьями и крупными цветками (см. табл. 3). Наши данные находятся в некотором противоречии с данными других исследователей. Возможно, это указывает на то, что *D. cruenta* – микротаксон, в различных частях ареала представляющий собой независимо возникающую гиперхромную форму. А выявленные морфологические отличия между ценопопуляциями могут отражать не таксономическое разнообразие, а различие между популяциями в пределах одного вида.

D. cruenta и *D. incarnata* встречаются в Республике Коми в основном на ключевых болотах. *D. incarnata*, кроме этого, отмечен нами на заболоченных бечевниках в долинах рек Илыч и Подчерем в предгорьях Северного Урала.

Аллотетраплоиды – это виды, имеющие гибридное происхождение от групп *D. incarnata* s. l. и *D. maculata* s. l. При первичном анализе (см. рис. 2) четыре ценопопуляции расположились между двумя этими группами. Ценопопуляции 13 и 14 мы отнесли к *D. traunsteineri* (Saut.) Soó. Это небольшие растения, в среднем 25 см высотой, с двулопастными корневищными клубнями, заканчивающимися длинными тонкими корневыми окончаниями. Листья, в числе 2–4, линейно-ланцетные, часто вдоль сложены, до 2 см шириной. Соцветие из крупных фиолетовых цветков, с длинными прицветниками. Шпорец широкий, более 2,2 мм шириной (см. табл. 3). В Республике Коми вид встречается на травяно-сфагновых, осоково-гипново-сфагновых и травяно-гипновых болотах.

Две ценопопуляции (ЦП 11 и 12) по внешнему облику оказались близки к *D. baltica* (Klinge) Orlova. В отличие от других аллотетраплоидов, имеющих в основном западноевропейское распространение, распространение этого вида ограничивается восточной частью Германии, Польшей, странами Балтии, южной частью Финляндии и Россией [13]. Этот вид несет промежуточные признаки между *D. fuchsii* и *D. incarnata*, что объясняется его происхождением. Довольно крупные растения, с широкими (более 1,5 см) островатыми продолговато-ланцетными листьями, с наибольшей шириной в нижней части листа, с яркими круглыми пятнами. Соцветие из 9–27 крупных цветков, длина средней доли губы $2,5 \pm 0,47$ (1,3–3,6) мм (см. табл. 3). А. Шипунов с соавт. [13] приводят в качестве диагностических признаков этого вида подобные признаки: широкую губу (7–13 мм) с длиной средней доли менее 4 мм и широкие (1,4–4,0 см) заостренные листья с круглыми пятнами.

Виды рода *Dactylorhiza* отличаются в регионе и по срокам цветения. Первыми в начале – середине июня зацветает *D. traunsteineri*, в конце июня начинают цвести *D. incarnata*, *D. cruenta*, *D. baltica*, в июле цветут *D. maculata* и *D. fuchsii*.

Результаты молекулярно-филогенетического исследования. В результате молекулярно-филогенетического анализа 28 образцов, проведенного на основании сравнения последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 рДНК (регистрационные номера в GenBank: MH016576–MH016603), построено филогенетическое древо (рис. 3). В качестве внешней группы выбран представитель сестринского рода *Gymnadenia* – *G. conopsea* (GconIK3417). Так как некоторые молекулярно-филогенетические исследования [28, 29] показали необходимость включения монотипного рода *Coeloglossum* Hartm. в род *Dactylorhiza* (*Dactylorhiza viridis* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon & M.W. Chase), в анализ также добавлен образец *C. viride* (CvirIK3317).

На филогенетическом древе видно, что в роде *Dactylorhiza* выделяется несколько групп: *D. incarnata* s. l. (группа 1), *D. baltica* (группа 2), а также большая неоднородная группа, включающая все остальные изученные образцы. *C. viride* встал между группой *D. incarnata* s. l., с одной стороны, и другими исследованными видами – с другой. Подобное положение

этого вида приведено и в работе R.M. Bateman et al. [29]. Внутри смешанной группы выделяется несколько подгрупп, две (3 и 4) включают образцы *D. traunsteineri*, подгруппа 5 объединяет виды группы *Dactylorhiza maculata* s. l. с бассейна р. Вычегда, подгруппа 6 – преимущественно образцы с бассейна р. Щугор.

Относительно видов группы *D. maculata* s. l. явного разделения на виды на основании сравнения ITS-последовательностей не произошло. Возможно, это связано с тем, что большинство представителей данной группы на севере европейской части России относятся к растениям, которые сочетают геномы *D. maculata* s. str. и *D. fuchsii* [12].

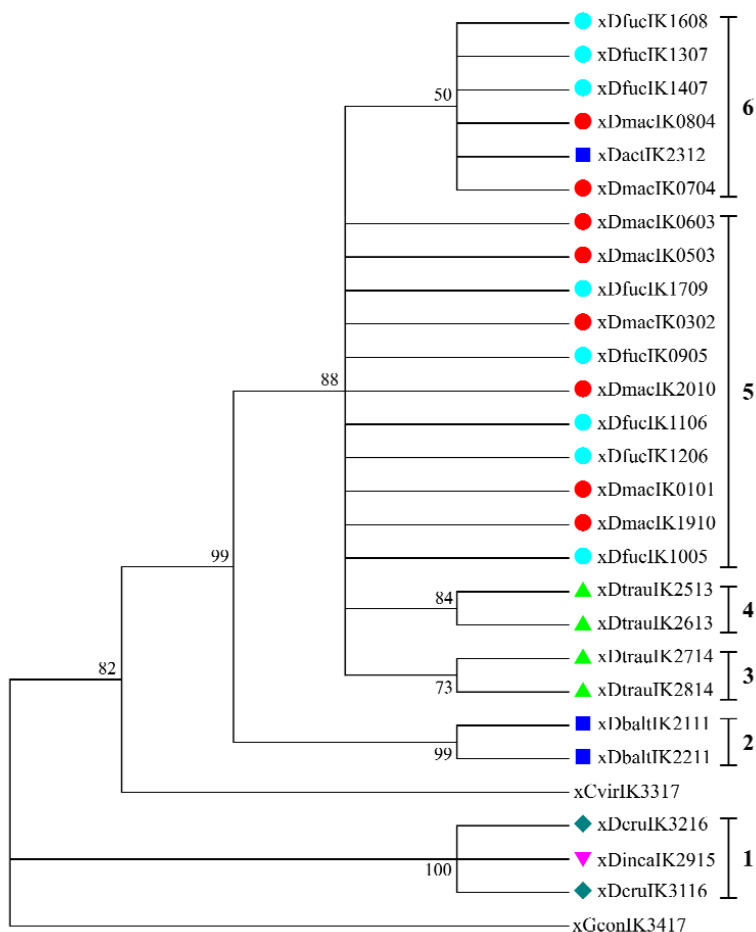


Рис. 3. Результаты молекулярно-филогенетического анализа (метод максимального правдоподобия, коэффициент бутстрепа 1 000)

[Fig. 3. Molecular phylogenetic analysis by the maximum likelihood method (the bootstrap consensus tree inferred from 1000 replicates)]

Особый интерес представляет *D. baltica*, сочетающая морфологические признаки *D. maculata* s. l. и *D. incarnata* s. l. Проведенный анализ ITS-последовательностей трех образцов, отнесенных нами к этому виду по морфологическим признакам, показал, что два из них (DbaltIK2111 и DbaltIK2211 из ЦП 11) образовали отдельный самостоятельный кластер (с высокой бутстреп поддержкой) (рис. 3). Для уточнения систематического положения данной ценопопуляции мы провели дополнительный анализ ее образцов (DbaltIK2111Mt и DbaltIK2211Mt) с использованием последовательностей гена *matK* [30], в сравнении с данными имеющимися в базе данных GenBank. Кладограмма, построенная на основании последовательностей гена *matK*, показала принадлежность ценопопуляции 11 к *D. baltica* (рис. 4). Данные по образцам данной ценопопуляции (фото, лист гербария, последовательности ITS и *matK*) загружены в систему BOLD (<http://www.boldsystems.org/>) под Sample ID: Dbalt2111Mt.

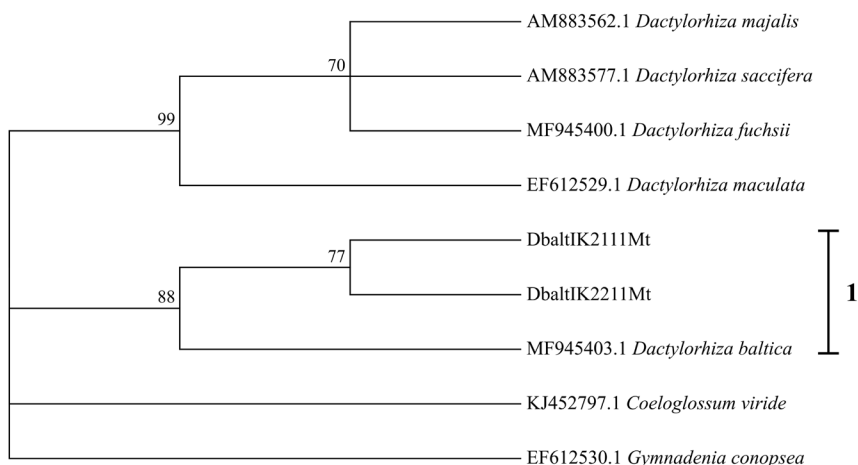


Рис. 4. Результаты молекулярно-филогенетического анализа (метод максимального правдоподобия, коэффициент бутстрепа 1 000)

[Fig. 4. Molecular phylogenetic analysis by the maximum likelihood method (the bootstrap consensus tree inferred from 1000 replicates)]

Заключение

Совместное использование данных морфологического и молекулярно-филогенетического анализов является основой более полного понимания филогенетических связей между видами и адекватной оценки объема и границ таксонов. Проведенные нами исследования позволили подтвердить произрастание на территории Республики Коми четырех видов рода *Dactylorhiza* – *Dactylorhiza fuchsii*, *D. maculata*, *D. incarnata* s. l. (включая

D. cruenta) и *D. traunsteineri*. Выявлены диагностические признаки для разделения этих видов: длина прицветника, ширина шпорца, губы и нижних листьев. Кроме того, хорошим диагностическим признаком для разделения *D. fuchsii* и *D. maculata* в регионе оказалась их фитоценотическая приуроченность. Вопрос о наличии *D. baltica* на территории региона остается открытым и требует дополнительных исследований.

Проведенный молекулярно-филогенетический анализ позволил нам еще ближе подойти к пониманию этого сложного рода на территории Республики Коми. На перспективу будет уместно проведение более глубокого исследования, на большем материале с анализом других маркерных последовательностей ДНК.

Литература

1. Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J., Yi-Bo L., Pridgeon A.M., Chase M.W. Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2003. Vol. 142. PP. 1–40. doi: [10.1046/j.1095-8339.2003.00157.x](https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00157.x)
2. Pedersen H.A. Species concept and guidelines for infraspecific taxonomic ranking in *Dactylorhiza* (Orchidaceae) // Nordic Journal of Botany. 1998. Vol. 18. PP. 289–310. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1998.tb01881.x>
3. Hedrén M. Genetic differentiation, polyploidization and hybridization in northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): evidence from allozyme markers // Plant Systematics and Evolution. 1996. Vol. 201. PP. 31–55. <https://doi.org/10.1007/BF00989050>
4. Hedrén M. Conservation priorities in *Dactylorhiza*, a taxonomically complex genus // Lindleyana. 2001. Vol. 16. PP. 17–25.
5. Hedrén M. Speciation patterns in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex (Orchidaceae): evidence from molecular markers // Journal Europäischer Orchideen. 2002. Vol. 34. PP. 707–731.
6. Hedrén M., Fay M.F., Chase M.W. Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae) // American Journal of Botany. 2001. Vol. 88. PP. 1868–1880. <https://doi.org/10.2307/3558363>
7. Pillon Y., Fay M.F., Shipunov A.B., Chase M.W. Species diversity versus phylogenetic diversity: a practical study in the taxonomically difficult genus *Dactylorhiza* (Orchidaceae) // Biological Conservation. 2006. Vol. 129. PP. 4–13. doi: [10.1016/j.biocon.2005.06.036](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.036)
8. Pillon Y., Fay M.F., Hedrén M., Bateman R.M., Devey D.S., Shipunov A.B., van der Bank M., Chase M.W. Evolution and temporal diversification of western European polyploid species complexes in *Dactylorhiza* (Orchidaceae) // Taxon. 2007. Vol. 56. PP. 1185–1208.
9. Ståhlberg D., Hedrén M. Systematics and phylogeography of the *Dactylorhiza maculata* complex (Orchidaceae) in Scandinavia: insights from cytological, morphological and molecular data // Plant Systematics and Evolution. 2008. Vol. 273. PP. 107–132. doi: [10.1007/s00606-008-0035-x](https://doi.org/10.1007/s00606-008-0035-x)
10. Hedrén M., Nordström S. Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: morphology, habitat preference and genetic differentiation // Annals of Botany. 2009. Vol. 104. PP. 527–542. doi: [10.1093/aob/mcp102](https://doi.org/10.1093/aob/mcp102)
11. Paun O., Bateman R.M., Fay M.F., Hedrén M., Civeyrel L., Chase M.W. Stable epigenetic effects impact adaptation in allopolyploid orchids (*Dactylorhiza*: Orchidaceae) // Molecular biology and evolution. 2010. Vol. 27, № 11. PP. 2465–2473. doi: [10.1093/molbev/msq150](https://doi.org/10.1093/molbev/msq150)

12. Shipunov A.B., Fay M.F., Pillon Y., Bateman R.M., Chase M.W. *Dactylorhiza* (Orchidaceae) in European Russia: combined molecular and morphological analysis // American Journal of Botany. 2004. Vol. 91. PP. 1419–1426. doi: [10.3732/ajb.91.9.1419](https://doi.org/10.3732/ajb.91.9.1419)
13. Shipunov A.B., Fay M.F., Chase M.W. Evolution of *Dactylorhiza baltica* (Orchidaceae) from European Russia: evidence from molecular markers and morphology // Botanical Journal of the Linnean Society. 2005. Vol. 147. PP. 257–274. doi: [10.1111/j.1095-8339.2005.00380.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2005.00380.x)
14. Shipunov A.B., Bateman R.M. Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (Orchidaceae) diversity in European Russia // Biological Journal of the Linnean Society. 2005. Vol. 85. PP. 1–12. doi: [10.1111/j.1095-8312.2005.00468.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00468.x)
15. Ефимов П.Г. Исследование генетического полиморфизма *Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsii* и *D. incarnata* (Orchidaceae) из Северо-Запада европейской части России методом ISSR // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 6. С. 751–761.
16. Shipunov A.B., Efimov P.G. «Northern tetraploids» clarified: a study of dactylorchids (*Dactylorhiza*, Orchidaceae) from North European Russia // Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology. 2015. Vol. 215. PP. 40–45. doi: [10.1016/j.flora.2015.07.005](https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.07.005)
17. Efimov P.G., Philippov E.G., Krivenko D.A. Allopolyploid speciation in Siberian *Dactylorhiza* (Orchidaceae, Orchidoideae) // Phytotaxa. 2016. Vol. 258, № 2. PP. 101–120. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.258.2.1>
18. Филиппов Е.Г., Андропова Е.В. Генетическая структура популяций и естественная гибридизация *Dactylorhiza salina* и *D. incarnata* (Orchidaceae) // Генетика. 2017. Т. 53, № 3. С. 310–323. doi: [10.7868/S0016675817030055](https://doi.org/10.7868/S0016675817030055)
19. Tyteca D., Gathoye J.L. Morphometric analyses of the *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó group in Western Europe // Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen. 2004. Vol. 21. PP. 4–35.
20. Bateman R.M., Denholm I. The Heath Spotted-orchid (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó) in the British Isles: a cautionary case study in delimitating infraspecific taxa and inferring their evolutionary relationships // Journal Europäischer Orchideen. 2003. Vol. 35. PP. 3–36.
21. Heslop-Harrison J. A comparison of some Swedish and British form of *Orchis maculata* L. s. l. // Svensk Botanisk Tidsskrift. 1951. Vol. 45. PP. 608–635.
22. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Пальчатокоренник пятнистый *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) в Республике Коми: структура ценопопуляций и репродуктивная биология // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2017. № 3(31). С. 5–14.
23. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Особенности биологии, воспроизведение и структура ценопопуляций *Dactylorhiza fuchsii* s.l. (Orchidaceae) на северном пределе распространения // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 2. С. 75–90.
24. Heslop-Harrison J. Some observation on *Dactylorchis incarnata* (L.) Vermln. in the British Isles // Proceedings of the Linnean Society. 1956. Vol. 166, № 12. PP. 51–82. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1956.tb00751.x>
25. Bateman R.M., Denholm I. A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 2. The diploid marsh-orchids // Watsonia. 1985. Vol. 15. PP. 321–355.
26. Hedrén M., Paun O., Sayers B. The polymorphic early marsh orchids, *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae), at Lough Gealain, Ireland // New Journal of Botany: Journal of the Botanical Society of Britain and Ireland. 2011. Vol. 1. PP. 16–23. <https://doi.org/10.1179/204234811X577817>
27. Аверьянов Л.В. Орхидные (Orchidaceae) Средней России // Turczaninowia. 2000. Т. 3, № 1. С. 30–53.
28. Pridgeon A.M., Bateman R.M., Cox A.V., Nappaman J.R., Chase M.W. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences: 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato // Lindleyana. 1997. Vol. 12. PP. 89–109.

29. Bateman R.M., Pridgeon A.M., Chase M.W. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Intrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto // *Lindleyana*. 1997. Vol. 12. PP. 113–141.
30. Kress W.J., Erickson D.L., Jones F.A., Swenson N.G., Perez R., Sanjur O., Bermingham E. DNA barcodes and a community phylogeny of tropical forest dynamics plot in Panama // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. Vol. 106, №. 44. PP. 18621–18626. doi: [10.1073/pnas.0909820106](https://doi.org/10.1073/pnas.0909820106) <https://doi.org/10.1073/pnas.0909820106>

*Поступила в редакцию 20.03.2018 г.; повторно 20.04.2018 г.;
принята 15.05.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.*

Авторский коллектив:

Кириллова Ирина Анатольевна – канд. биол. наук, н.с. отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, г. Сыктывкар, Россия, ул. Коммунистическая, 28).
E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Кириллов Дмитрий Валерьевич – канд. биол. наук, н.с. лаборатории компьютерных технологий и моделирования Института биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, г. Сыктывкар, Россия, ул. Коммунистическая, 28).
E-mail: kirdimka@mail.ru

Шадрин Дмитрий Михайлович – канд. биол. наук, н.с. ЦКП «Молекулярная биология» Института биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, г. Сыктывкар, Россия, ул. Коммунистическая, 28).
E-mail: shdimas@ya.ru

For citation: Kirillova IA, Kirillov DV, Shadrin DM. Molecular and morphological approaches to studying the *Dactylorhiza* genus in the Komi Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:44–65. doi: 10.17223/19988591/43/3. In Russian, English Summary

Irina A. Kirillova, Dmitriy V. Kirillov, Dmitriy M. Shadrin

*Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar, Russian Federation*

Molecular and morphological approaches to studying the *Dactylorhiza* genus in the Komi Republic

The genus *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski is well known as a taxonomically difficult group due to its youth, hybridization ability and high phenotypic plasticity. The aim of our research was to define taxonomical structure of this genus in the Komi Republic using molecular and morphological approaches.

The studies were carried out during 2015–2016. We investigated 16 coenopopulations (See Table 1). From each coenopopulation (CP), we collected 30 generative plants (totally 480 samples) and then measured 19–22 morphological features (See Table 2, Fig. 1). Also, DNA was extracted from 1–2 plant samples from each CP (totally 26 samples) using «DNeasy Plant Mini Kit» (Qiagen, Germany). Primers ITS5 5'-ggaagtaaaagtcgtaacaagg-3' and ITS-4 5'-tctccgcttattgatatgc-3' were used to amplify the fragment ITS1–5.8S–ITS2; primers KIM 3F 5'-cgtacagtactttgtgtttacag-3' and KIM 1R 5'-accagtcctatctggaatcttgggttc-3' were used to amplify the fragment matK. PCR products were separated by electrophoresis in 1.3% agarose gel in Tris acetate buffer solution, stained with bromide ethidium, and UVT-1 transilluminator was used for visualization (Biocom, Moscow). As a marker of the length of the DNA fragments used 100 bp Ladder DNA marker (100 bp–3000 bp) (Thermo Scientific, EU). To clean the

resulting product, a set of QI Aquick Gel Extraction Kit (Qiagen, Germany) was used. Sequencing was performed using kit reagents Ready Reaction Mix (Life Technology) on the instrument ABI PRISM 310 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA) in the Center for collective use "Molecular biology", Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Nucleotide sequences were aligned with the ClustalW algorithm and edited manually in the Mega 7.0 software package. Phylogenetic trees were built in the Mega 7.0.

Cluster analysis of all studied coenopopulations using all morphometric parameters revealed two large clusters (See Fig. 2): top cluster (the group of *Dactylorhiza maculata* s. l.) and bottom cluster, divided into two groups corresponding to the *D. incarnata* s. l. (CP 15 and 16) and allotetraploids (CP 11-14). The most important parameters were the length of bract, the width of spur and labellum, the width of lower leaves and the number of flowers. These parameters may be used as diagnostic for dividing the genus. The *D. maculata* group in the Republic of Komi is represented by two species *D. fuchsii* and *D. maculata*. Plants of *D. maculata* differ by a longer and spaced inflorescence, longer, but narrow leaves and larger flowers and spurs, as well as the location of the largest width of the lower leaves (*D. maculata* has the largest leaf width in the middle and below, but *D. fuchsii* - above) (See Table 3). The discriminant analysis carried out on the basis of the data obtained for coenopopulations of the *D. maculata* s. l. group, showed features that maximally distinguishes two species of this group, they were the width of the lower leaf and the length from the base of labellum entrance to base of sinus. In addition, these species differed by the phytocenotic features of the habitats. *D. maculata* in the Komi Republic occurs mainly in sedge-sphagnum bogs and in wetland pine forests with acidic soils (pH = 4.6-6.4), but *D. fuchsii* is characterized by a wider ecological and phytocenotic amplitude. It grows in meadows, river banks, forests and swamps, and prefers more alkaline soils. Species from the group *D. incarnata* s. l. differ from other species of the genus *Dactylorhiza*. In the study area, they are characterized by a diamond-shaped labellum, slightly compressed from the sides, with a width of less than 8 mm. The stem is hollow; the leaves are with maximum width at the base, upward directed and reaching inflorescence. The inflorescence is dense, with bracts longer than flowers (15-30 mm long). *D. incarnata* s. l. group is represented by two species, *D. incarnata* and *D. cruenta*. *D. cruenta* should be considered as a microtaxon that may constitute an independently occurring hyperchromic form in different parts of the area. Two coenopopulations (CP 13 and 14) were identified as *D. traunsteineri*. It is a small plant, with an average height of 25 cm, with bipinnate rhizomatous tubers, ending with long thin root tips. The number of leaves varies from 2 to 4, they are linear-lanceolate and often stacked along, the leaf width is up to 2 cm. The inflorescence is formed of large purple flowers with long bracts. The spur is wide; the width is more than 2.2 mm (See Table 3). Two coenopopulations (CP 11 and 12) in appearance were close to *D. baltica* species. These are quite large plants, with wide (more than 1.5 cm), acute oblong-lanceolate leaves, with the largest width at the bottom of the leaf, with bright rounded spots. The inflorescence consists of 9 to 27 large flowers; the length of the central lobe of the labellum is 2.5 ± 0.47 (1.3-3.6) mm. A phylogenetic tree (See Fig. 3) was created using molecular and phylogenetic analysis based on the comparison of rDNA sequences ITS1-5.8S-ITS2 (GenBank IDs: MH016576-MH016603). It is clear that the genus *Dactylorhiza* is divided in some groups: *D. incarnata* s. l. (group 1), *D. baltica* (group 2) and a third heterogeneous group that includes all other samples. Additional analysis of *D. baltica* (the species with the most difficult systematics) using the gene matK (See Fig. 4) confirmed its occurrence in the region. The molecular-phylogenetic analysis allowed us to come closer to the understanding of this intricate genus in the Komi Republic. In the near future, it would be appropriate to conduct a

more in-depth study, with inclusion of more samples and analysis of other DNA marker sequences.

The paper contains 4 Figures, 3 Tables and 30 References.

Key words: Orchidaceae; morphometry; systematics; *Dactylorhiza fuchsii*; *D. maculata*; *D. incarnata*; *D. baltica*; *D. traunsteineri*; ITS.

Funding: This work was supported by the Comprehensive Program of Basic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences for 2018, project No AAAA-A17-117121270031-2 (18-4-4-23) "Genetic diversity of rare species at the European Northeast of Russia: inventorying and forecast of their stability under climate change" and partly by the Russian Foundation for Basic Research grant No 16-44-110167 p_a.

References

1. Bateman RM, Hollingsworth PM, Preston J, Yi-Bo L, Pridgeon AM, Chase MW. Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2003;142:1-40. doi: [10.1046/j.1095-8339.2003.00157.x](https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00157.x)
2. Pedersen HA. Species concept and guidelines for infraspecific taxonomic ranking in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany*. 1998;18:289-310. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1998.tb01881.x>
3. Hedrén M. Genetic differentiation, polyploidization and hybridization in northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): evidence from allozyme markers. *Plant Systematics and Evolution*. 1996;201:31-55. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00989050>
4. Hedrén M. Conservation priorities in *Dactylorhiza*, a taxonomically complex genus. *Lindleyana*. 2001;16:17-25.
5. Hedrén M. Speciation patterns in the *Dactylorhiza incarnata/maculata* polyploid complex (Orchidaceae): Evidence from molecular markers. *Journal Europäischer Orchideen*. 2002;34:707-731.
6. Hedrén M, Fay MF, Chase MW. Amplified fragment length polymorphisms (AFLP) reveal details of polyploid evolution in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 2001;88:1868-1880. doi: <https://doi.org/10.2307/3558363>
7. Pillon Y, Fay MF, Shipunov AB, Chase MW. Species diversity versus phylogenetic diversity: A practical study in the taxonomically difficult genus *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Biological Conservation*. 2006;129:4-13. doi: [10.1016/j.biocon.2005.06.036](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.036)
8. Pillon Y, Fay MF, Hedrén M, Bateman RM, Devey DS, Shipunov AB, van der Bank M, Chase MW. Evolution and temporal diversification of western European polyploid species complexes in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Taxon*. 2007;56: 1185-1208.
9. Ståhlberg D, Hedrén M. Systematics and phylogeography of the *Dactylorhiza maculata* complex (Orchidaceae) in Scandinavia: Insights from cytological, morphological and molecular data. *Plant Systematics and Evolution*. 2008;273:107-132. doi: [10.1007/s00606-008-0035-x](https://doi.org/10.1007/s00606-008-0035-x)
10. Hedrén M, Nordström S. Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: Morphology, habitat preference and genetic differentiation. *Annals of Botany*. 2009;104:527-542. doi: [10.1093/aob/mcp102](https://doi.org/10.1093/aob/mcp102)
11. Paun O, Bateman RM, Fay MF, Hedrén M, Civeyrel L, Chase MW. Stable epigenetic effects impact adaptation in allopolyploid orchids (*Dactylorhiza*: Orchidaceae). *Molecular Biology and Evolution*. 2010;27(11):2465-2473. doi: [10.1093/molbev/msq150](https://doi.org/10.1093/molbev/msq150)
12. Shipunov AB, Fay MF, Pillon Y, Bateman RM, Chase MW. *Dactylorhiza* (Orchidaceae) in European Russia: Combined molecular and morphological analysis. *American Journal of Botany*. 2004;91:1419-1426. doi: [10.3732/ajb.91.9.1419](https://doi.org/10.3732/ajb.91.9.1419)

13. Shipunov AB, Fay MF, Chase MW. Evolution of *Dactylorhiza baltica* (Orchidaceae) from European Russia: Evidence from molecular markers and morphology. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2005;147:257-274. doi: [10.1111/j.1095-8339.2005.00380.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2005.00380.x)
14. Shipunov AB, Bateman RM. Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (Orchidaceae) diversity in European Russia. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2005;85:1-12. doi: [10.1111/j.1095-8312.2005.00468.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00468.x)
15. Efimov PG. The study of ISSR polymorphism of *Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsii* and *D. incarnata* (Orchidaceae) from the North-West European Russia. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 2012;97(6):751-761. In Russian
16. Shipunov AB, Efimov PG. «Northern tetraploids» clarified: a study of dactylorchids (*Dactylorhiza*, Orchidaceae) from North European Russia. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology*. 2015;215:40-45. doi: [10.1016/j.flora.2015.07.005](https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.07.005)
17. Efimov PG, Philippov EG, Krivenko DA. Allopolyploid speciation in Siberian *Dactylorhiza* (Orchidaceae, Orchidoideae). *Phytotaxa*. 2016;258(2):101-120. doi: <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.258.2.1>
18. Filippov EG, Andronova EV, Kazlova VM. Genetic structure of the populations of *Dactylorhiza ochroleuca* and *D. incarnata* (Orchidaceae) in the area of their joint growth in Russia and Belarus. *Russian Journal of Genetics*. 2017;53(6):661-671. doi: [10.1134/S1022795417050039](https://doi.org/10.1134/S1022795417050039)
19. Tyteca D, Gathoye JL. Morphometric analyses of the *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó group in Western Europe. *Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen*. 2004;21:4-35.
20. Bateman RM, Denholm I. The Heath Spotted-orchid (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó) in the British Isles: A cautionary case study in delimitating infraspecific taxa and inferring their evolutionary relationships. *Journal Europäischer Orchideen*. 2003;35:3-36.
21. Heslop-Harrison J. A comparison of some Swedish and British form of *Orchis maculata* L. s. l. *Svensk Botanisker Tidsskrift*. 1951;45:608-635.
22. Kirillova IA, Kirillov DV. *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) in the Komi Republic: coenopopulation structure and reproductive biology. *Izvestiya Komi nauchnogo centra Ural'skogo otdeleniya Rossiyskoy akademii nauk* = *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2017;3(31):5-14. In Russian
23. Kirillova IA, Kirillov DV. The biological features, reproduction, and population structure of *Dactylorhiza fuchsii* s. l. (Orchidaceae) on the northern border of its range. *Botanicheskiy zhurnal* = *Botanical Journal*. 2013;98(2):75-90. In Russian
24. Heslop-Harrison J. Some observation on *Dactylorhiza incarnata* (L.) Vermln. in the British Isles. *Proceedings of the Linnean Society*. 1956;166(12):51-82. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1956.tb00751.x>
25. Bateman RM, Denholm I. A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 2. The diploid marsh-orchids. *Watsonia*. 1985;15:321-355.
26. Hedrén M, Paun O, Sayers B. The polymorphic early marsh orchids, *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae), at Lough Gealain, Ireland. *New Journal of Botany: Journal of the Botanical Society of Britain and Ireland*. 2011;1:16-23. doi: <https://doi.org/10.1179/204234811X577817>
27. Averyanov LV. Orchids (Orchidaceae) of the Middle Russia. *Turczaninowia*. 2000;3(1):30-53. In Russian
28. Pridgeon AM, Bateman RM, Cox AV, Hapeman JR, Chase MW. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences: 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis sensu lato*. *Lindleyana*. 1997;12:89-109.
29. Bateman RM, Pridgeon AM, Chase MW. Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Intrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis sensu stricto*. *Lindleyana*. 1997;12:113-141.

30. Kress WJ, Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Perez R, Sanjur O, Bermingham E. DNA barcodes and a community phylogeny of tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009;106(44):18621-18626. doi: [10.1073/pnas.0909820106](https://doi.org/10.1073/pnas.0909820106) <https://doi.org/10.1073/pnas.0909820106>

*Received 20 March 2018; Revised 20 April 2018;
Accepted 15 May 2018; Published 12 October 2018*

Authors info:

Kirillova Irina A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Geobotany and Comparative Floristics, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation. E-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Kirillov Dmitriy V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Group of Computer Technologies and Models, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation. E-mail: kirdimka@mail.ru

Shadrin Dmitriy M., Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Molecular Biology Core Facility, Institute of Biology of the Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation. E-mail: shdimas@ya.ru

УДК 581.524.34: 631.618 (571.17)

doi: 10.17223/19988591/43/4

А.Н. Куприянов¹, С.С. Казьмина¹, А.А. Зверев²

¹Кузбасский ботанический сад ФИЦ УУХ СО РАН, г. Кемерово, Россия

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Изменение флористического состава растительных сообществ Караканского хребта вблизи угольных разрезов

В районе интенсивной угледобычи на юге Сибири изучалось влияние антропогенного (низовые пожары, сенокошение, рекреация, сбор ягод) и техногенного воздействия (образование большого количества угольной пыли и выпадение солей тяжелых металлов) на флористический состав и структуру растительных сообществ Караканского хребта. Результаты многолетнего исследования показали, что антропогенное воздействие вызывает увеличение коэффициента вариации показателей видового состава. После длительного сенокошения во флористическом составе с высоким классом постоянства присутствуют сорно-луговые и сорные растения, которые заменяют виды послелесных лугов. В результате сбора ягод и рекреации поселяются виды, более характерные для суходольных лугов. Сильные низовые пожары приводят к формированию растительного покрова с более низкими классами постоянства видов. Для выявления степени антропогенного и техногенного воздействия эффективным оказался кластерный анализ с использованием бинарного коэффициента Чекановского как по полному видовому составу, так и по спискам таксонов с высокими классами встречаемости. Для наглядного представления различий между мониторинговыми полигонами с разной степенью техногенной нагрузки составлены сравнительные графические схемы, а также проведена ординация растительных сообществ с использованием показателя активности видов.

Ключевые слова: флористический состав; активность видов; антропогенные и техногенные факторы; угольные разрезы.

Введение

Техногенные и антропогенные факторы оказывают значительное влияние на растительный покров [1]. Катастрофические изменения ландшафтов в Кузбассе связаны с недропользованием [2, 3]. Кемеровская область относится к наиболее развитым горнопромышленным регионам России. Здесь сосредоточены большие запасы каменного угля – его добыча в регионе в 2016 г. составила 227,4 млн т, а к 2020 г. она достигнет 250 млн т в год [4]. Добыча угля ведется преимущественно открытым способом, что негативно

влияет на окружающие экосистемы [1]. В частности, происходит загрязнение атмосферы тяжелыми металлами и угольной пылью [5, 6], которые накапливаются в почве и в растениях [7]. Тяжелые металлы, попавшие в почву, негативно воздействуют на основные микробные процессы и снижают количество и активность почвенных микроорганизмов, что в свою очередь ингибирует физиологический метаболизм растений, снижая их продуктивность и вызывая морфологические нарушения [8–10]. При антропогенном и техногенном воздействии изменяются пространственное расположение, численность, взаимоотношение видов в растительных сообществах [11]. Чаще всего изучение нарушений структуры и флористического состава растительных сообществ изучается, когда они приобретают характер катастрофических с элизией естественно произрастающих видов. Поэтому чрезвычайно интересно проследить начальные этапы изменения растительного покрова возле угольных разрезов, сравнительно недавно вступивших в эксплуатацию.

Цель исследований – выявление влияния антропогенного и техногенного воздействия на растительные сообщества вблизи интенсивно развивающихся угольных разрезов.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – растительные сообщества Караканского хребта. Караканский хребет расположен в Кузнецкой котловине и представляет собой небольшое, практически прямолинейное поднятие около 40 км длиной и 1–1,5 км шириной. Максимальная высота хребта 468 м над у. м., а над окружающей котловиной он возвышается на 150–200 м [12]. Со стороны юго-западного макросклона с 2005 г. ведется добыча угля открытым способом. Здесь уже работают и планируется к эксплуатации 15 угольных разрезов, которые могут оказать заметное воздействие на растительный покров (рис. 1).

Изучение растительного покрова и уровня техногенного загрязнения проведено полустационарным методом в течение четырех лет (2012–2015 гг.) на юго-западном, северо-восточном склонах Караканского хребта и в контроле – в окрестностях пос. Каралда.

Растительный покров Караканского хребта хорошо изучен [12, 13]. Здесь помимо своеобразных растительных сообществ в компактном виде представлены все основные типы растительности, характерные для Кузнецкой котловины. Латинские названия растений даны в соответствии с «Флорой Сибири» [14].

На северо-восточном склоне Караканского хребта, в месте проведения исследования, растительность представлена послелесными лугами с элементами лесного высокотравья. Травостой густой, с доминированием лесных видов – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuch, *Heracleum dissectum* Ledeb., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Crepis sibirica* L. Во втором и третьем ярусах весьма обильны *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Corydalis bracteata*

(Steph.) Pers., *Erythronium sibiricum* (Fisch. & C.A. Mey.) Krylov. По флористическому составу эти луга весьма сходны с влажными (гигромезофитными) лесами, недавно описанными с территории Караканского хребта в качестве ассоциации (*Campanulo trachelium* – *Betuletum pendulae* Lashchinsky et Makunina, 2011), но отличаются полным отсутствием древесного яруса. Местами встречаются почти одновидовые заросли *Pteridium aquilinum*, видимо, послепожарного происхождения [12, 13].

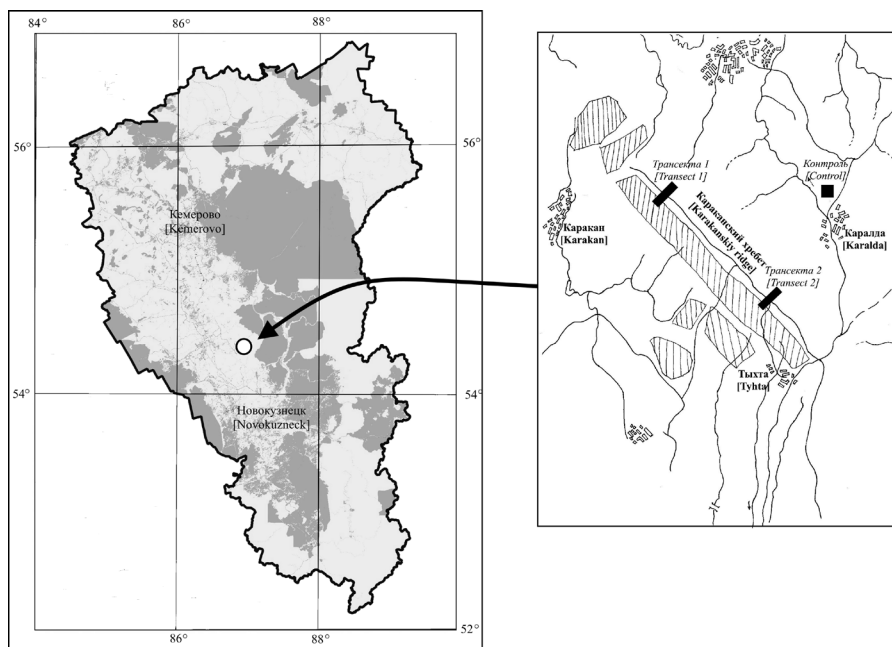


Рис. 1. Схема расположения Караканского хребта на территории Кемеровской области с указанием размещения мониторинговых трансект и контрольного участка.

Заштрихованные полигоны обозначают действующие и проектируемые угольные разрезы

[Fig. 1. The location scheme of the Karakanskiy ridge in Kemerovo Region with the position of monitoring transects and control site.

Shading polygons identify existing and planned surface coal mines]

На юго-западном склоне выражена высотная поясность. В нижней части более 30% склона занимает кустарниковая (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Loudon, *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *Spiraea chamaedryfolia* L.) степь с участием лугово-степных видов (*Adonis vernalis* L., *Allium nutans* L., *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Galium verum* L., *Fragaria viridis* Duch., *Stipa pennata* L.). В средней полосе склона сформирована луговая и настоящая ковыльная степь. Травостой относительно равномерный, довольно разреженный (не более 60%), высотой до 30 см.

Доминируют дерновинные злаки, прежде всего ковыли (*Stipa pennata*, *S. capillata* L., *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv.), а также тонконог (*Koeleria cristata* (L.) Pers.) и степные осоки – стоповидная (*Carex pediformis* C.A. Mey.) и приземистая (*Carex supina* Willd. ex Wahlenb.). Из разнотравья обычны *Scabiosa ochroleuca* L., *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *Artemisia commutata* Besser, *Dianthus versicolor*, *Astragalus ceratoides* M. Bieb., *Gypsophila patrinii* Ser. В привершинной части склона на каменистых выходах произрастают петрофильные горно-степные виды – *Alyssum obovatum* (C.A. Mey.) Turcz., *Sedum hybridum* L., *Onosma simplicissima* L., *Allium rubens* Schrad. ex Willd. [12].

В качестве контроля выделены аналогичные растительные сообщества, не подверженные антропогенному и техногенному воздействию, находящиеся со стороны северо-восточного склона в 12 км от Караканского хребта в окрестностях пос. Каралда. Растительность здесь представляет собой разнотравно-злаковые лесные луга. Травостой довольно густой, высотой до 1 м и более. Доминируют лесные злаки – *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel. Широко представлены виды лесного разнотравья и высокотравья – *Angelica sylvestris* L., *Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm., *Crepis sibirica* L., *Euphorbia lutescens* Ledeb. В то же время в травостое присутствуют (хотя и необильны) некоторые виды, более характерные для суходольных лугов: *Astragalus danicus* Retz., *Centaurea scabiosa* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Vicia cracca* L., *Galium verum*. Отмечено также присутствие немногих гемерофильных видов, нередко являющихся «луговыми сорняками»: *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Pilosella lydiae* (Schischk. & Steinb.) Tupitzina, *Cirsium setosum* (Willd.) Bess.

Мониторинговые площади (МП, на рисунках и в таблицах используется англоязычный вариант МР от «monitoring platform») расположены в пределах двух трансект – в северной и южной части хребта. Расстояние между ними 12 км. Мониторинговые площади расположены в привершинной и в нижней трети склона в сравнительно однородных контурах растительности. МП имеют одинаковый размер, который составляет 5 400 м² – 90 м поперек и 60 м вдоль склона. Границы мониторинговых площадей обозначены точками координат с помощью GPS. В пределах МП ежегодно выбирались учетные площадки – 100 м² так, чтобы границы их не соприкасались, внутри которых, методом конверта, закладывалось по 5 пробных площадок 1 м² (проб) (рис. 2). Поскольку наблюдения проводились четыре года, то повторность увеличивалась до 20. Многолетние наблюдения в некоторой степени сглаживали годовые флуктуации изучаемых параметров.

На каждой пробной площадке изучались видовой состав и проективное покрытие видов. Описания пробных площадок организованы в интегрированной ботанической информационной системе IBIS v.7.2. [15]. Ежегодно при описании мониторинговой площади отмечался характер антропогенного воздействия.

Техногенное загрязнение оценивалось регулярно с 2010 г. Анализировалось содержание тяжелых металлов и пылевидных частиц в снеговых пробах вокруг Караканского хребта [6]. Показано, что уровень техногенного загрязнения (содержание высокотоксичных твердых частиц, а также тяжелых металлов) наиболее высокий на юго-западном склоне, примыкающем к угольным разрезам, и уменьшается на северо-восточном склоне [16].

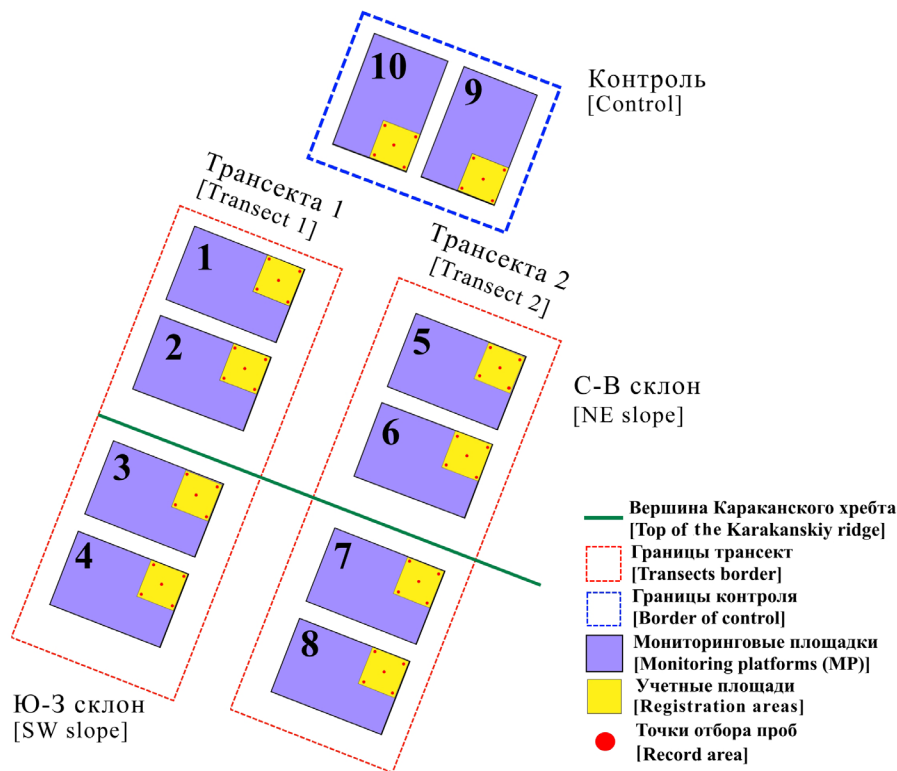


Рис. 2. Схема расположения мониторинговых площадок
[Fig. 2. Location scheme of monitoring platforms]

Техногенное загрязнение связано как с постоянно увеличивающейся пылевой нагрузкой, так и с высоким валовым содержанием тяжелых металлов. Если на юго-западном склоне Караканского хребта выпадает $228 \pm 11,4$ мг/дм³ взвешенных частиц, основную часть которых составляют угольные частицы, то на восточном склоне — $89,9 \pm 13,5$ мг/дм³, а в контроле $41,2 \pm 6,24$ мг/дм³. Анализ качества взвесей в снеговых пробах на МП 1, МП 5 – МП 8 показал, что их состав менее опасен для здоровья людей, в то время как на МП 2 – МП 4 взвеси представлены мелкой фракцией, опасной для здоровья человека [6, 16]. Валовое содержание тяжелых металлов (Pb, Cd, Cu, Zn, Mn, Ni, Co, Fe, Cr, Hg, As) наименьшее в контроле (за исключением Pb), наибольшее – на юго-западном склоне [17].

Фактором, оказывающим основное воздействие на растительный покров изучаемой территории, были и остаются низовые пожары. На юго-западном склоне палы отмечались с середины марта по апрель после схода снежного покрова практически ежегодно. На северо-восточном склоне низовые пожары отмечались в мае. Наблюдения с 2008 г. показывают, что пожаров не зарегистрировано в 2010, 2013, 2015 гг., в остальные годы наблюдались интенсивные и слабые низовые пожары.

К антропогенным факторам воздействия на растительность Караканского хребта можно отнести периодическое сенокошение, рекреацию и сбор ягод. Сенокосные участки на территории нашего исследования отмечены только в основании юго-западного склона на второй трансекте (МП 5), сенокошение там не отмечалось с 2010 г. Сбор ягод и слабая рекреация отмечались на всей территории, но более интенсивно – в нижней трети юго-западного склона на второй трансекте. Характер антропогенного и техногенного воздействия для каждой мониторинговой площадки представлен в табл. 1.

Таблица 1 [Table 1]

**Характер антропогенного и техногенного
воздействия на мониторинговых полигонах**
[The type of anthropogenic and industry-related impacts on monitoring sites]

Мониторин- говые площа- ди [Monitoring platforms]	Характер фитоценоза [Type of phytocoenosis]	Антропогенное воздействие [Anthropogenic impact]	Техногенное влияние [Technogenic influence]
MP 1	Послесельные луга с элементами лесного высокотравья [Post-forest meadows with elements of forest tall grass]	Слабые низовые пожары [Weak ground fires]	Не отмечено [Not registered]
MP 2	Послесельные луга с элементами лесного высокотравья [Post-forest meadows with elements of forest tall grass]	Слабые низовые пожары [Weak ground fires]	Не отмечено [Not registered]
MP 3	Луговая и настоящая ковыльная степь [Meadow and true feather grass steppe]	Сильные ежегодные низовые пожары [Strong annual ground fires]	Выпадение пыли и тяжелых металлов от угольных разрезов [Deposition of dust and heavy metals from surface coal mines]
MP 4	Луговая степь [Meadow steppe]	Сильные ежегодные низовые пожары [Strong annual ground fires]	Выпадение пыли и тяжелых металлов от угольных разрезов [Deposition of dust and heavy metals from surface coal mines]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Мониторинговые площадки [Monitoring platforms]	Характер фитоценоза [Type of phytocoenosis]	Антропогенное воздействие [Anthropogenic impact]	Техногенное влияние [Technogenic influence]
MP 5	Послесельные луга с элементами лесного высокотравья [Post-forest meadows with elements of forest tall grass]	Многолетнее сенокосение [Long-term mowing]	Не отмечено [Not registered]
MP 6	Послесельные луга с элементами лесного высокотравья [Post-forest meadows with elements of forest tall grass]	Слабые низовые пожары [Weak ground fires]	Не отмечено [Not registered]
MP 7	Луговая и настоящая ковыльная степь [Meadow and true feather grass steppe]	Сильные ежегодные низовые пожары [Strong annual ground fires]	Выпадение пыли и тяжелых металлов от угольных разрезов [Deposition of dust and heavy metals from surface coal mines]
MP 8	Луговая степь [Meadow steppe]	Сбор ягод, нерегулярная рекреация [Berry picking, irregular recreation]	Выпадение пыли и тяжелых металлов от угольных разрезов (наиболее близко расположенная МП к угольному разрезу) [Deposition of dust and heavy metals from surface coal mines (MP is closest to the coal mine)]
MP 9	Лесные луга с элементами лесного высокотравья [Forest meadows with elements of forest tall grass]	Периодическое сенокосение [Irregular mowing]	Не отмечено [Not registered]
MP 10	Лесные луга с элементами лесного высокотравья [Forest meadows with elements of forest tall grass]	Не отмечено [Not registered]	Не отмечено [Not registered]

Для анализа использованы данные видового состава и проективного покрытия, выполненные на пробных площадках в течение 4 лет исследования. Нами проанализированы следующие параметры: видовой состав, постоянство видов, активность видов.

Для сравнения видового состава на мониторинговых площадях применен коэффициент Чекановского / Дайса / Серенсена [18–20], далее – индекс Дайса. При выполнении иерархического кластерного анализа и построении дендрограммы сходства МП по флористическому составу использован метод связывания UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic

mean), при котором расстояние между кластерами вычисляется как среднее арифметическое всех парных расстояний наборами видов, зарегистрированных на МП. Анализ и построение дендрограмм проведены в программе PAST [21]. Выделены классы постоянства (КП) в описаниях: всего выделено 5 КП с шагом в 20%: I – до 20%; II – до 40%; III – до 60%; IV – до 80%; V – до 100% [3].

Активность вида – это комплексный показатель, который показывает меру жизненного преуспевания вида на данной территории, одно из выражений «веса вида» в данной флоре [22]. Чтобы подтвердить существующие (либо выявить новые) структуры и тренды в растительном покрове Караканского хребта, а также проследить вариабельность данных на примере параметра активности видов, использовали метод непрямой ординации.

Расчет активности видов выполнен в системе IBIS по формуле (1):

$$Act = \sqrt{\frac{C \times 100\%}{N} \times \frac{\sum_{i=1}^N A_i}{N}} = 10 \times \sqrt{\frac{C \times A_{\Sigma}}{N}} \%, \quad (1)$$

где Act – расчетная активность таксона для мониторинговой площади в процентах (0÷100%); N – число учетных площадок (элементарных метровых проб); C – постоянство таксона – абсолютное число учетных площадок, где зарегистрирован таксон; A_i – проективное покрытие таксона на i -й учетной площадке; A_{Σ} – сумма проективных покрытий таксона на всех учетных площадках.

Для анализа активности видов использован вариант факторного анализа – метод непрямой ординации DCA (detrended correspondence analysis) – бестрендовый анализ соответствий [23, 24]. Получаемые оси ординации не всегда несут в себе ясную биологическую нагрузку, поэтому задачей интерпретации является нахождение таких экологических факторов, которые будут максимально коррелировать с осями [25].

Результаты исследования и обсуждение

На мониторинговых площадках за годы наблюдений зафиксировано 236 видов сосудистых растений, относящихся к 42 семействам и 141 роду, что составляет 44,4% от флоры всего Караканского хребта [12]. Наибольшее число видов содержится в следующих семействах: Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Rosaceae, Ranunculaceae. Спектр ведущих семейств и родов соответствует таковому всей флоры Караканского хребта. Лишь семейство Brassicaceae содержит значительно меньшее число видов (табл. 2).

Флористическое богатство на мониторинговых площадях изменяется в пределах от 25 (МП 6, 2015 г.) до 52 видов (МП 8, 2013 г.). Среднее число видов на МП $39,95 \pm 7,15$. На юго-западном склоне в среднем встречается 43 вида на МП, а на северо-восточном склоне – 37 видов на МП, в контроле – 39 видов на МП. Наиболее выровненные результаты по годам отмечены

в контроле (МП 10) – $41,5 \pm 0,9$, в варианте с наименьшим антропогенным и техногенным воздействием. Наиболее разнородные результаты наблюдаются в верхней части юго-западного склона (МП 3) – $42,5 \pm 5,3$, что связано как с сильным антропогенным воздействием (весенние, осенние палы), так и с высокой техногенной нагрузкой [16]. Колебания численности видов по годам имеют флуктуационный характер и в большинстве случаев не выходят за рамки доверительного интервала.

Таблица 2 [Table 2]

Ведущие семейства и роды
[Leading families and genera]

Семейство [Family]	Число видов / % от общего числа (ранг в семейственно-видовом спектре) [Number of species / percent of total species number (rank in family-species structure)]		Число родов / % от общего числа (ранг в семейственно-родовом спектре) [Number of genera / percent of total genera number (rank in family-genera structure)]	
	Мониторинговые полигоны [All monitoring platforms]	Флора Караканского хребта [Flora of the Karakanskiy ridge] [12]	Мониторинговые полигоны [All monitoring platforms]	Флора Караканского хребта [Flora of the Karakanskiy ridge] [12]
Asteraceae	43/18,2 (1)	80/15,0 (1)	29/20,5 (1)	42/15,2 (1)
Poaceae	25/10,5 (2)	49/9,2 (2)	12/8,4 (2)	24/8,7 (2)
Fabaceae	22/9,3 (3)	36/6,8 (4)	9/6,4 (4–6)	11/4,0 (9)
Rosaceae	20/8,5 (4)	37/6,9 (3)	10/7,1 (3)	14/5,1 (6)
Ranunculaceae	14/5,9 (5)	27/5,1 (6)	9/6,4 (4–6)	13/4,7 (7)
Caryophyllaceae	11/4,7 (6–7)	29/5,5 (5)	6/4,3 (8–9)	16/5,8 (4)
Scrophulariaceae	11/4,7 (6–7)	14/2,6 (11–12)	6/4,3 (8–9)	8/2,9 (11)
Apiaceae	9/3,8 (8–10)	19/3,6 (8)	9/6,4 (4–6)	15/5,4 (5)
Liliaceae	9/3,8 (8–10)	16/3,0 (9)	2/1,4 (10–11)	10/3,6 (10)
Lamiaceae	9/3,8 (8–10)	15/2,8 (10)	8/5,7 (7)	12/4,3 (8)
Violaceae	8/3,4 (11–12)	8/1,3 (16–17)	1/0,7 (12)	1/0,4 (12)
Brassicaceae	8/3,4 (11–12)	27/5,1 (7)	2/1,4 (10–11)	18/6,5 (3)
Остальные [Other]	47/20,0	175/32,9	38/ 27,0	92/33,3
Всего [Total]	236/100	531/100	141/100	276/100

Наибольшие коэффициенты вариации отмечены для МП юго-западного склона (МП 3, 4, 7) и достигают 25,9% (табл. 3). Различие числа видов по годам в пределах одной МП связано с тем, что пробные площади закладывались на разных участках в пределах МП и могут отражать неравномерность растительного покрова. С другой стороны, эти участки подвержены частым низовым пожарам, что может вызывать частичное и полное исчезновение видов [26]. В пределах контроля (МП 10), на территории которого не обнаружено следов антропогенного вмешательства, коэффициент вариации минимален и составляет 4,1%.

Таблица 3 [Table 3]

Число видов на МП по годам и их избранные дескриптивные параметры
[The number of species in the MPs by years and its selected descriptive parameters]

	МП 1	МП 2	МП 3	МП 4	МП 5	МП 6	МП 7	МП 8	МП 9	МП 10
2012	40	31	26	27	33	34	32	51	31	30
2013	47	37	48	47	39	37	49	52	40	42
2014	44	39	50	43	41	32	36	50	40	42
2015	44	39	46	40	34	25	50	44	34	43
$\bar{X}$	43,8	36,5	42,5	39,3	36,8	32,0	41,8	49,3	36,3	41,5
Σ	2,9	3,8	11,1	8,7	3,9	5,1	9,1	3,6	4,5	1,7
V	6,5	9,1	25,9	22,2	10,4	18,1	22,6	7,3	12,5	4,1
m_M	1,4	1,9	5,3	4,8	2,2	2,5	4,6	1,9	2,9	0,9

Примечание. $\bar{X}$ – среднее арифметическое числа видов на МП за 4 года; σ – стандартное отклонение, V – коэффициент вариации; m_M – ошибка среднего арифметического.

[Note. $\bar{X}$ - Mean number of species in MP over 4 years; σ - Standard Deviation, V - Coefficient of variation; m_M - Standard error of the mean].

На дендрограмме меры сходства флористического состава, построенной с применением индекса Дайса, видно, что видовой состав фитоценозов представлен тремя кластерами (рис. 3). В первый кластер объединены МП контроля и северо-восточного склона (за исключением МП 5). Следует отметить, что индекс Дайса выше 0,7 (высокая степень сходства) отмечен для обеих контрольных площадок. Во второй кластер вошли МП юго-западного склона, индекс Дайса которых находится в пределах 0,58–0,62 (средняя степень сходства). Мониторинговая площадка 5 обладает малой степенью сходства флористического состава со всеми остальными МП (индекс Дайса – 0,28). Она расположена в нижней трети северо-восточного склона (вторая трансекта). Особенностью этой территории является длительный период сенокошения, которое осуществлялось до 2010 г., что в значительной степени повлияло на ее флористический состав. Внутри I и II кластеров МП объединяются попарно, что является следствием сходства флористического состава: пара МП 9 и 10 – это контрольные участки (разнотравно-злаковые лесные луга); пара МП 1 и 2 – это участки трансекты 1 северо-восточного склона (послесельные луга); МП 4 и 8 расположены в нижней трети юго-западного склона (луговые и настоящие ковыльные степи); МП 3 и 7 – участки привершинной части юго-западного склона (мелкодерновинные петрофитные степи). Полученные закономерности в распределении мониторинговых площадей на дендрограмме согласуются с выделенными Н.Н. Лашинским [12] градиентами в растительном покрове Караканского хребта: различия растительности двух склонов, смена растительности в пределах склона от подножия хребта к вершине.

В пределах МП видовой состав характеризуется наличием типичных видов, встречающихся с высоким постоянством. Техногенные и антропогенные факторы влияют на постоянство видового состава. Виды с высоким классом постоянства для каждой мониторинговой площадки представлены в табл. 4.

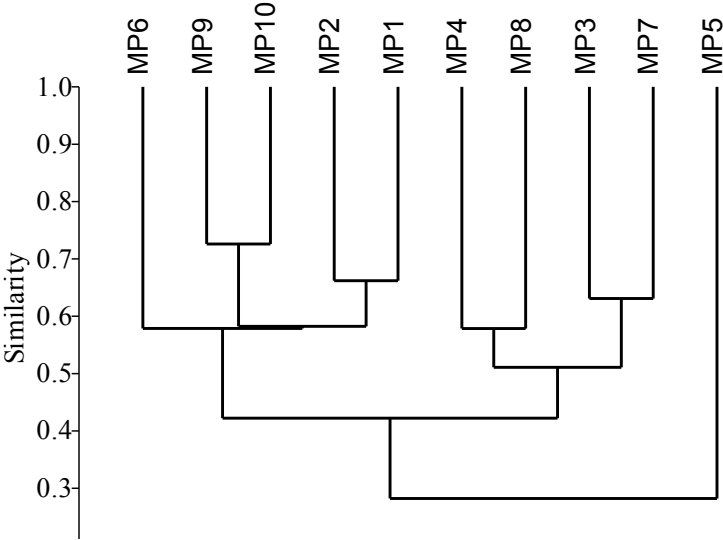


Рис. 3. Дендрограмма сходства 10 МП по флористическому составу
[Fig. 3. Dendrogram of the similarity of 10 MPs by floristic composition]

Таблица 4 [Table 4]

Список видов с высоким классом постоянства
[List of species with a high class of constancy]

MP 1	КП [CC]	MP 5	КП [CC]
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	V	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	V
<i>Galium boreale</i> L.	V	<i>Poa angustifolia</i> L.	V
<i>Trollius asiaticus</i> L.	V	<i>Dactylis glomerata</i> L.	V
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	V	<i>Festuca pratensis</i> Huds.	V
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	IV	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	V
<i>Inula salicina</i> L.	IV	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	V
<i>Rubus saxatilis</i> L.	IV	<i>Plantago media</i> L.	V
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	IV	<i>Phleum pratense</i> L.	IV
		<i>Prunella vulgaris</i> L.	IV
		<i>Stellaria graminea</i> L.	IV
		<i>Achillea asiatica</i> Serg.	IV
		<i>Trifolium pratense</i> L.	IV
		<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	IV
		<i>Rhinanthus vernalis</i> (N. Zing.) Schischk. et Serg.	IV
		<i>Galium mollugo</i> L.	IV
MP 2		MP 6	
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	V	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	V

Окончание табл. 4 [Table 4 (end)]

MP 2	KП [CC]	MP 6	KП [CC]
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	V	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	V
<i>Galium boreale</i> L.	V	<i>Galium boreale</i> L.	IV
<i>Inula salicina</i> L.	V	<i>Rubus saxatilis</i> L.	IV
<i>Trollius asiaticus</i> L.	V	<i>Thalictrum minus</i> L.	IV
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	V		
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	IV		
<i>Dactylis glomerata</i> L.	IV		
<i>Crepis sibirica</i> L.	IV		
MP 3		MP 7	
<i>Peucedanum morisonii</i> Bess. ex Spreng.	IV	<i>Galium verum</i> L.	IV
<i>Stipa pennata</i> L.	IV	<i>Poa angustifolia</i> L.	IV
<i>Allium nutans</i> L.	IV	<i>Stipa pennata</i> L.	IV
<i>Phlomoides tuberosa</i> L.	IV	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	IV
		<i>Carex supina</i> Willd. ex Wahlenb.	IV
MP 4		MP 8	
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	V	<i>Fragaria viridis</i> Duch.	V
<i>Phlomoides tuberosa</i> L.	V	<i>Lathyrus tuberosus</i> L.	IV
<i>Vicia nervata</i> Sipl.	IV	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	IV
<i>Galium verum</i> L.	IV	<i>Dactylis glomerata</i> L.	IV
		<i>Vicia unijuga</i> A. Br.	IV
MP 9		MP 10	
<i>Galium boreale</i> L.	V	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	V
<i>Phlomoides tuberosa</i> L.	V	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	V
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.	V	<i>Trollius asiaticus</i> L.	V
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	V	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	V
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess.	V	<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess.	V
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	IV	<i>Dactylis glomerata</i> L.	IV
<i>Inula salicina</i> L.	IV	<i>Bistorta major</i> S.F. Gray	IV
<i>Peucedanum morisonii</i> Bess. ex Spreng.	IV	<i>Galium boreale</i> L.	IV
		<i>Pulmonaria mollis</i> Wulf. ex Hornem.	IV
		<i>Geranium pseudosibiricum</i> J. Mayer	IV

Примечание. КП – класс постоянства, I – 1–20%, II – 20–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, II – 81–100%.

[Note. CC - Constancy Class, I - 1-20%, II - 21-40%, III - 41-60%, IV - 61-80%, II - 81-100%].

На юго-западном склоне с хорошо выраженной поясностью растительности [12] в верхней части склона видов с КП V не обнаружено. Возможно, это объясняется ежегодными пожарами. Общим видом на МП 3 и МП 7 с IV классом КП 4 является *Stipa pennata*, а из разнотравья встречаются *Peu-*

cedanum morisonii, *Allium nutans*, *Phlomoides tuberosa*, *Galium verum*, *Poa angustifolia*, *Pulsatilla patens*, *Carex supina*. В нижней трети склона (МП 4 и 8) с высокими КП отмечены *Brachypodium pinnatum*, *Fragaria viridis*, *Phlomoides tuberosa*. Появление на МП 8 *Calamagrostis epigeios*, *Dactylis glomerata* с КП IV свидетельствует о намечающемся изменении флористического состава, связанного с антропогенным фактором (здесь отмечен сбор ягод земляники). Наибольшее число видов (11) с высокими КП наблюдается на МП 5. Состав видов на МП 5 совершенно отличается от такового на МП 1 и МП 2, расположенных на восточном склоне в сходных условиях. На МП 1 и МП 2 преобладают виды, характерные для послелесных лугов [12]. На МП 5 с высоким КП встречаются сорные или полусорные виды – *Pimpinella saxifraga*, *Poa angustifolia*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Veronica chamaedrys*, *Taraxacum officinale*, *Plantago media*. Это является результатом длительного сенокосения, которое прекратилось в 2010 г., но за 4 года мониторинговых исследований видовой состав не приблизился к исходному варианту. На МП 9 также зарегистрировано сенокосение, но менее интенсивное и продолжительное, чем на МП 5, здесь в V КП вошли виды, более характерные для суходольных лугов: *Galium boreale*, *Phlomoides tuberosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Sanguisorba officinalis*, *Cirsium setosum*.

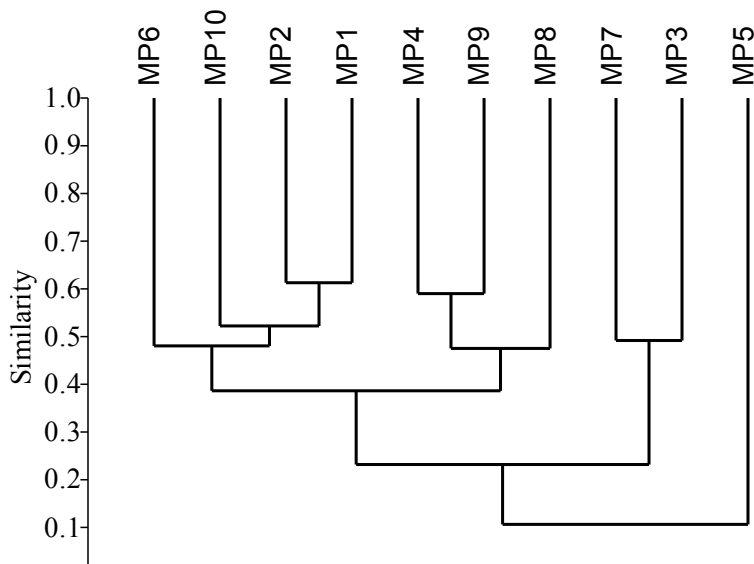


Рис. 4. Дендрограмма сходства 10 МП по видам с высоким классом постоянства
[Fig. 4. Dendrogram of the similarity of 10 MPs by species with high constancy class]

На рис. 4 представлена дендрограмма сходства видового состава МП без учета видов с низкой встречаемостью (КП I – менее 20%). Дендрограмма отражает те же тенденции, что и весь комплекс видов (см. рис. 3). МП 5

также образует монокластер, отличный от остальных, и это наглядно показывает влияние антропогенного фактора на видовой состав растительных сообществ. Второй кластер объединяет площадки с разной степенью антропогенного и техногенного влияния. В подкластер с индексом Дайса около 0,5 объединяются МП 4 (сильные ежегодные низовые палы, выпадение пыли и тяжелых металлов от прилегающих угольных разрезов) и МП 9 (периодическое сенокошение), к ним примыкает МП 8 (сбор ягод, рекреация, выпадение пыли и тяжелых металлов от прилегающих угольных разрезов). В третий кластер попали МП 6, 10, 2, 1 – это площадки с наименьшей антропогенной и техногенной нагрузкой (слабые низовые пожары). В последний кластер входят МП 3 и МП 7, которые объединяют особые экологические условия юго-западного склона привершинной части хребта и частые пожары.

Для наглядного сравнения распределения мониторинговых площадок на кластеры по постоянным видам и полному флористическому составу нами составлены графические схемы (рис. 5, *a* и *b*). Из схем следует, что наиболее близкие по флористическому составу и комплексу постоянных видов оказались МП 3 и МП 7, а также МП 1 и МП 2, которые в обоих случаях объединяются в парные кластеры с индексом Дайса 0,42–0,70. МП 4 по флористическому составу сходна с МП 8, а по комплексу постоянных видов – с контрольной МП 9. МП 6 в обоих случаях не входит в парные кластеры, но наиболее сходна с площадками северо-восточного склона и контролем. МП 5 по всем показателям выделяется в монокластер с очень низким индексом сходства (0,06–0,28) с остальными МП.

Вариабельность данных по активности видов примерно одинакова в контроле (МП 9 и МП 10). Вместе с МП 1, МП 2 и МП 6 (все они представлены послелесными лугами) они образуют довольно компактную группу как по годам, так и по вариантам. Активность видов на МП 5 и МП 8 в значительной степени отличается от других вариантов, так и по годам. На МП 5 эти различия связаны с интенсивным сенокошением в предыдущие года, а на МП 8, возможно, стало проявляться влияние угольного разреза, поскольку эта мониторинговая площадка расположена в непосредственной близости от борта угольного разреза. Большие различия в активности и вариабельности видов отмечены на МП 3 и МП 7. Эти территории находятся под постоянным воздействием низовых пожаров, после которых некоторые виды могут пребывать в периоде покоя и не отмечаться на МП, что и сказывается на результатах анализа (рис. 6).

Определение количественных соотношений между видами в растительных сообществах, особенно при воздействии антропогенных факторов, позволяет судить о их нарушенности. По данным В.Г. Кобечинской [27], после сенокошения увеличивается степень мозаичности и неоднородности флористического состава лугов. По данным В.Н. Егоровой [28], в результате интенсивного антропогенного пресса флора пойменного ландшафта р. Оки сильно сократилась, а многие сохранившиеся виды функционируют при критической численности.

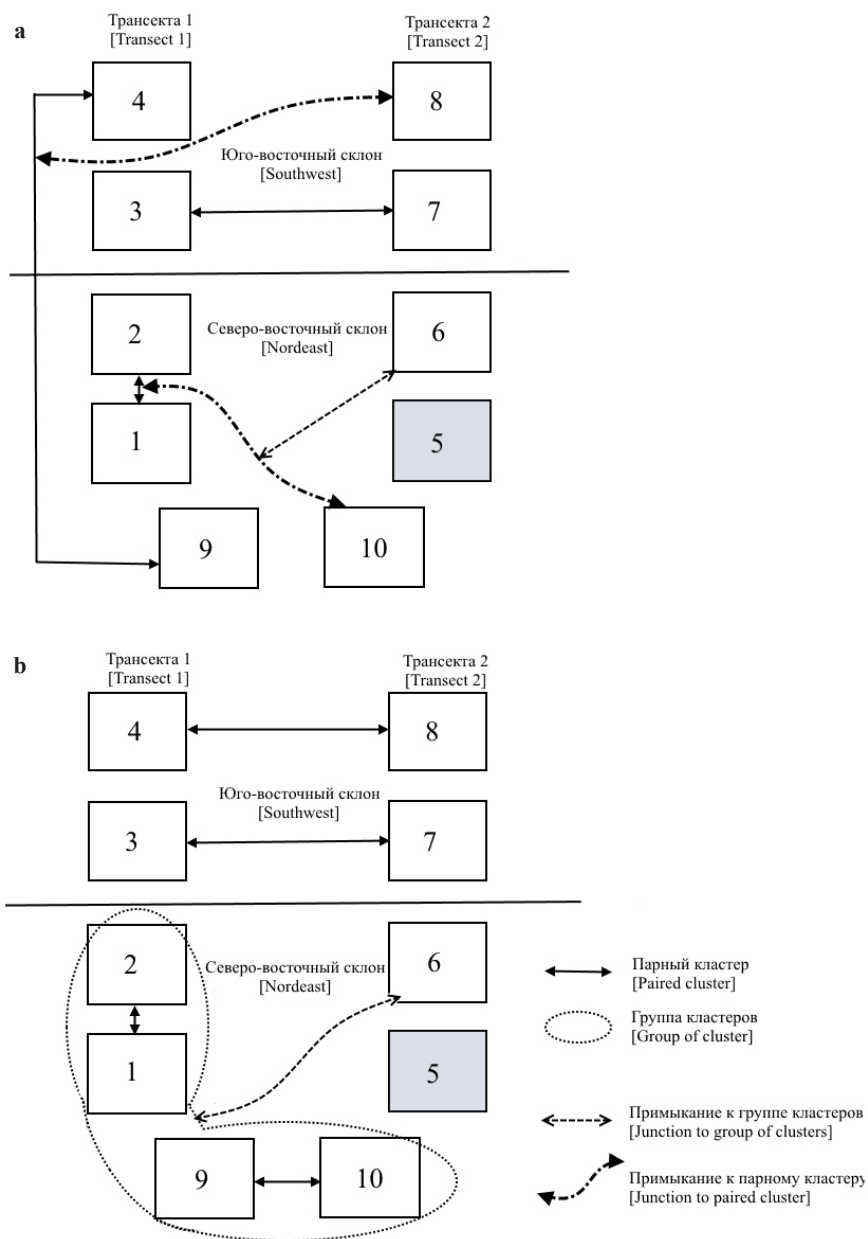


Рис. 5. Схема объединения МП: *a* – по видам с высоким классом постоянства; *b* – по полному флористическому составу
 [Fig. 5. MPs' joining scheme: *a* - for species with high constancy class; *b* - for full floristic composition]

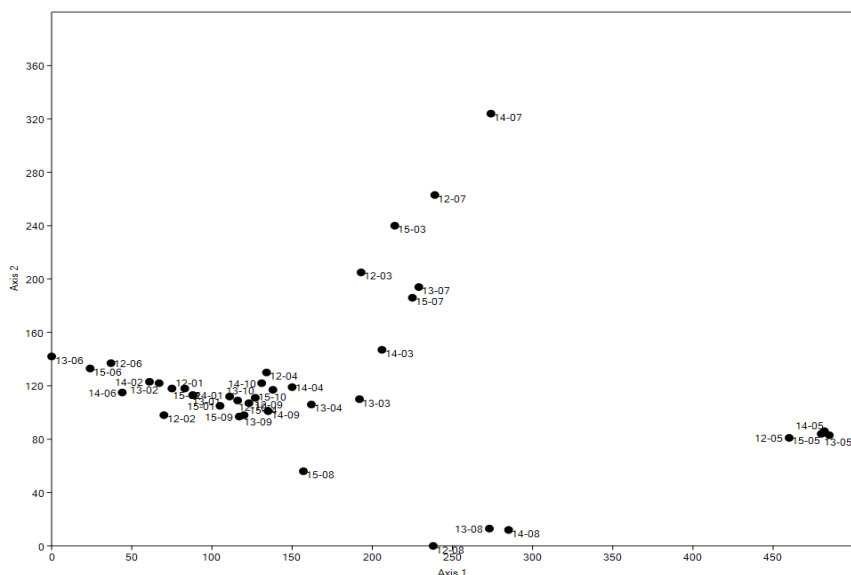


Рис. 6. DCA-ордограмма растительных сообществ по признаку активности видов (этикетки точек на ордограмме включают год и номер МП)
[Fig. 6. DCA ordination diagram of plant communities on the basis of activity values (point labels on the diagram include the year and the number of MP)]

В наших исследованиях на мониторинговой площади, в прошлом постоянно использовавшейся как сенокос (МП 5), наблюдается изменение растительного покрова, проявляющееся в кардинальном различии комплекса постоянных и активных видов с аналогичными участками на том же склоне хребта. Также на площадке отмечается значительная доля сорно-луговых видов с высоким КП. При периодическом сенокосении (как на МП 9) не происходит кардинального изменения структуры растительного покрова, а проявляется в увеличении постоянства некоторых «послесенокосных» видов.

Пожары являются как антропогенным, так и природным фактором, формирующим структуру растительных сообществ [29]. Низовые пожары имеют большое влияние на флористический состав растительных сообществ [30, 31]. В степных экосистемах пожары часто рассматривают как обязательный фактор формирования степей [32, 33]. Наши исследования выявили, что на степных участках в привершинной части хребта юго-западного склона отсутствуют виды с пятым классом постоянства, а также состав активных видов, очень вариабельный по годам, что может свидетельствовать о последствиях часто повторяющихся низовых пожаров. Возможно, что при длительном их воздействии растительный покров в значительной мере адаптируется к пирогенному фактору и будет более устойчив.

В степных и лесостепных сообществах при техногенном загрязнении происходит увеличение доли видов вторичных сукцессий, наряду с общим снижением запасов биомассы растительности отмечается снижение роли

злаков и увеличение доли рудералов и растений-концентраторов в составе разнотравья [34]. Наши исследования не позволяют говорить о существенном изменении флористического состава под влиянием высокого загрязнения снега тяжелыми металлами и пылевидными частицами. Возможно, это связано с тем, что «возраст» техногенного влияния на растительный покров незначителен (около 10 лет с момента образования первого угольного разреза возле Караканского хребта) и порог накопления тяжелых металлов и пылевых частиц не превысил уровень самоочищения экосистемы.

Выводы

На растительный покров Караканского хребта оказывают влияние как антропогенные факторы (сенокошение, рекреация, сбор ягод), так и техногенные (загрязнение тяжелыми металлами и пылевидными частицами). Низовые пожары, постоянно наблюдаемые на изучаемой территории, имеют как природный, так и антропогенный характер.

Исследования выявили, что флористические показатели степных участков (МП 3, 7), в значительной степени отличаются от остальных МП, и связано это с экологическими факторами, особенностью видового состава и положением на юго-западном склоне хребта.

Особое положение занимают растительные сообщества МП 5, которые должны быть генетически связаны с луговыми сообществами северо-восточного склона, но под влиянием длительного сенокошения в значительной степени изменились флористический состав и активность видов. Даже нерегулярное сенокошение (МП 9) заметно отражается на составе постоянных видов.

Сбор ягод и связанное с ним частичное вытаптывание травостоя (МП 8) также изменяет структуру растительного покрова. Несмотря на то, что это временный фактор, видовой состав и активность видов заметно отличается от сходных площадок.

В результате постоянных низовых пожаров сформировались устойчивые растительные сообщества. Группировка из мониторинговых площадок 1, 2, 4, 6, 10 характеризуется сравнительно небольшими отличиями по флористическому составу, постоянству и активности видов и незначительными изменениями в структуре растительных сообществ.

Литература

1. Stojiljkovic E., Grozdanovic M., Marjanovic D. Impact of the underground coal mining on the environment // *Acta Montanistica Slovaca*. 2014. № 19. PP. 6–14.
2. Куприянов А.Н., Манаков Ю.А., Баранник Л.П. Восстановление экосистем на отвалах горнодобывающей промышленности Кузбасса. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2010. 160 с.
3. Манаков Ю.А., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н. Формирование растительного покрова в техногенных ландшафтах Кузбасса. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2011. 163 с.

4. Копытов А.И., Манаков Ю.А., Куприянов А.Н. Развитие угледобычи и проблемы сохранения экосистем в Кузбассе // Уголь. 2017. № 3. С. 72–77. doi: [10.18796/0041-5790-2017-3-72-77](https://doi.org/10.18796/0041-5790-2017-3-72-77)
5. Roy D., Gautam S., Singh P., Singh G., Kanti Das B., Kumar Patra A. Carbonaceous species and physicochemical characteristics of PM in coal mine fire area a case study // Air Quality, Atmosphere & Health. 2016. № 9. PP. 429–437. doi: [10.1007/s11869-015-0355-2](https://doi.org/10.1007/s11869-015-0355-2)
6. Голохваст К.С., Куприянов А.Н., Манаков Ю.А., Агошков А.И. Экологическая характеристика атмосферных взвесей угольных объектов: от места добычи до сжигания // Горный журнал. 2017. № 4. С. 87–90. doi: [10.17580/gzh.2017.04.18](https://doi.org/10.17580/gzh.2017.04.18)
7. Singh Dr. Jiwan & Kalamdhad Ajay. Effects of heavy metals on soil, plants, human health and aquatic life // International Journal of Research in Chemistry and Environment. 2011. № 1. PP. 15–21.
8. Gupta S., Sharma S. Effect of heavy metal present in cement dust on soil and plants of Nokha (Bikaner) // Current World Environment. 2013. Vol. 8, № 2. PP. 299–303. doi: [10.12944/CWE.8.2.16](https://doi.org/10.12944/CWE.8.2.16)
9. Chibuike G.U., Obiora S.C. Heavy metal polluted soils: effect on plants and bioremediation methods // Applied and Environmental Soil Science. 2014. 12 p. Article ID 752708. doi: [10.1155/2014/752708](https://doi.org/10.1155/2014/752708)
10. Цандекова О.Л. Динамика накопления пигментов в листьях *Betula pendula* Roth. в условиях породного отвала угледобывающей промышленности // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2016. № 6. С. 60–64.
11. Ignatavicius G., Sinkevičius S., Lozyte A. Effects of grassland management on plant communities // Ekologija. 2013. Vol. 59, № 2. PP. 99–110. doi: [10.6001/ekologija.v59i2.2713](https://doi.org/10.6001/ekologija.v59i2.2713)
12. Лашинский Н.Н., Шереметова С.А., Макунина Н.И., Буко Т.Е., Писаренко О.Ю. Растительный мир Караканского хребта. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2011. 120 с.
13. Лашинский Н.Н. Хионофильное высокотравье Караканского хребта (Кемеровская область) // Растительный мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 75–79.
14. Флора Сибири : в 14 т. / под ред. И.М. Красноборова, Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой и др. Новосибирск : Наука, 1988–2003.
15. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
16. Голохваст К.С., Куприянов А.Н., Манаков Ю.А., Чекрызов И.Ю., Поселюжная А.В., Семенихин В.А. Редкоземельные минералы в атмосферных взвешах Караканского угольного разреза Кузбасса по данным загрязнения снежного покрова // Бюллетень физиологии и патологии дыхания. 2014. № 52. С. 91–96.
17. Голохваст К.С., Куприянов А.Н. Техногенное загрязнение территории // Экологический мониторинг в районах угледобычи. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2017. С. 25–58.
18. Czekanowski J. „Coefficient of racial likeness“ und „durchschnittliche Differenz“ // Anthropologischer Anzeiger. 1932. № 9. PP. 227–249.
19. Dice L.R. Measures of the amount of ecologic association between species // Ecology. 1945. Vol. 26, № 3. PP. 297–302.
20. Sørensen T. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Biologiske Skrifter / Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. 1948. Vol. 5, № 4. PP. 1–34.
21. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. PP. 1–9.
22. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Л. : Наука, 1968. 235 с.

23. Hill M.O. DECORANA - a FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Ithaca : Cornell University, 1979. 52 p.
24. Hill M.O., Gauch H.G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // *Vegetatio*. 1980. Vol. 42. PP. 47–58.
25. Новаковский А.Н. Методы ординации в современной геоботанике // *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН*. 2008. № 10. С. 2–8.
26. Малиновских А.А., Куприянов А.Н. Экологическая структура флоры гарей и этапы их зарастания в равнинных сосновых лесах Алтайского края // *Сибирский экологический журнал*. 2013. Т. 20, № 5. С. 653–660.
27. Кобечинская В.Г. Динамика горизонтальной структуры пойменной растительности на заповедных территориях Крыма // *Ученые записки Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского. Биология. Химия*. 2016. Т. 2(68), № 1. С. 63–78.
28. Егорова В.Н. Влияние эколого-антропогенных факторов на флористический состав пойменных лугов Оки (Московская обл.) // *Растительные ресурсы*. 1981. Т. 17, № 3. С. 257–263.
29. Фурьев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск : Наука, 1996. 251 с.
30. Малиновский А.А., Куприянов А.Н. Пирогенные сукцессии в равнинных сосновых лесах южной части Западной Сибири. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2015. 208 с.
31. Султангазина Г.Ж., Куприянов А.Н. Пирогенные сукцессии в сосновых лесах Кокчетавской возвышенности после пожаров. Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2017. 174 с.
32. Опарин М.Л., Опарина О.С. Влияние палов на динамику степной растительности // *Поволжский экологический журнал*. 2003. № 2. С. 158–171.
33. Скользнев Л.Н., Недосекина Т.В. Влияние пожара 2010 года на состояние редких видов растений в урочище Морозова гора // *Редкие виды грибов, растений и животных Липецкой области: Информационный сборник материалов*. Воронеж : Научная книга, 2011. Вып. 4. С. 144–150.
34. Опекунова М.Г., Опекунов А.Ю., Папян Э.Э., Сомов В.В. Использование биоиндикационных свойств растительности при оценке трансформации ландшафтов в районе разработки Сибайского медноколчеданного месторождения (Южный Урал) // *Сибирский экологический журнал*. 2017. № 3. С. 350–366. doi: [10.15372/SEJ20170312](https://doi.org/10.15372/SEJ20170312)

*Поступила в редакцию 28.02.2018 г.; повторно 10.08.2018 г.;
принята 23.08.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.*

Авторский коллектив:

Куприянов Андрей Николаевич – д-р биол. наук, профессор, зав. отд. «Кузбасский ботанический сад» Федерального исследовательского центра угля и углехимии СО РАН (Россия, 650065, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10).

E-mail: kupr-42@yandex.ru

Казьмина Светлана Сергеевна – старший инженер-технолог лаборатории экологической оценки и управления биоразнообразием, Институт экологии человека Федерального исследовательского центра угля и углехимии СО РАН (Россия, 650065, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10).

E-mail: svetlana.kemgu@mail.ru

Зверев Андрей Анатальевич – канд. биол. наук, доцент каф. ботаники, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Россия, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36).

E-mail: ibiss@rambler.ru

For citation: Kupriyanov AN, Kazmina SS, Zverev AA. Change in the vegetation of the Karakanskiy ridge near surface coal mines. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:66–88. doi: [10.17223/19988591/43/4](https://doi.org/10.17223/19988591/43/4). In Russian, English Summary

Andrew N. Kupriyanov¹, Svetlana S. Kazmina¹, Andrei A. Zverev²

¹ Kuzbass Botanical Garden, Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Kemerovo, Russian Federation

² Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

Change in the vegetation of the Karakanskiy ridge near surface coal mines

We investigated changes in the structure of plant communities (floristic composition and species activity) under the influence of anthropogenic and technogenic factors. The studies were conducted in close proximity to rapidly developing surface coal mines and areas of intensive agriculture (Karakanskiy ridge, Kemerovo Region, Russia). The Karakanskiy ridge is located submeridionally and cuts the Kuznetsk Basin into the eastern and western parts (See Fig. 1). On the west side, at present, 15 opencast coal mines are being built. Technogenic factors that can affect vegetation include high contamination of the territory with coal dust and heavy metals. Anthropogenic influence is associated with mowing grass, recreation, and berry picking. The research was carried out in 2012-2015 on monitoring platforms (MP) of two transects located across the ridge with different levels of anthropogenic and technogenic impact (See Fig. 2, Table 1). Similar plant communities, not subject to anthropogenic and technogenic effects, were taken as control sites.

We investigated the species richness of the MP, the partial cover, the number of genetes and ramets for each species (See Table 3). The relevés of elementary one sq. meter study plots were pooled in integrated botanical information system IBIS. The images of projections of the covers of plots were processed in the graphic editor Paint.NET. Microsoft Excel spreadsheet processor was used for partial covers calculation. For indirect ordination, detrended correspondence analysis (DCA, a variant of factor analysis) was used to analyze the activity of species, derived from their mean percentage cover and constancy over elementary plots in each MP. To compare the species composition in the monitoring sites, UPGMA-clustering using Czekanowski / Dice / Sørensen coefficient was applied to group joint floras of MPs. A total of 200 elementary plot relevés was analyzed.

As a total, we identified 236 species of vascular plants for ten MPs. The annual number of species on single MP is in the range of 25-52 plants per m². The difference in number of species by year has a fluctuation character and in most cases does not exceed confidence intervals. The biggest coefficients of variation were registered for the MPs of the southwestern slope (MPs 3, 4 and 7), where the strongest influence on phytocoenosis is caused by ground fires, as well as pollution from open-cut coal mines. The lowest coefficient of variation in the floral composition is scored in the areas with the minimal anthropogenic impact (control sites). Ruderal plants and meadow weeds (*Pimpinella saxifraga*, *Poa angustifolia*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Veronica chamaedrys*, *Taraxacum officinale*, *Plantago media*) are present in a floristic composition with a high constancy class after a long-term mowing (See Table 4). They replace species of post-forest meadows – *Brachypodium pinnatum*, *Galium boreale*, *Trollius asiaticus*, and *Hieracium umbellatum*. As a result of berrying and recreation, the species more characteristic for upland meadows (*Phlomis tuberosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Sanguisorba officinalis*, and *Cirsium setosum*) appear in plant communities. Strong ground fires lead to the formation of a vegetation with lower constancy classes species. The revealing of effect of the technogenic factor on species composition and species activity is not yet possible. The variability of species activity values is approximately the same in the control and in most MPs

located on the northeastern slope represented by the post-forest meadows. The plant communities located on the northeastern slope occupy a special position, which should be genetically associated with forest meadow communities, but under the influence of longstanding haymaking the changes in the floristic composition and activity of species have undergone significant transformation. Picking berries and partially trampling the grass stand also changes the structure and parameters of vegetation. Despite the fact that this is a temporary factor, the species composition and activity on such MPs differs markedly from similar sites.

The paper contains 6 Figures, 4 Tables and 34 References.

Key words: floristic composition; activity types; anthropogenic and technogenic factors; surface coal mine.

References

1. Stojiljkovic E, Grozdanovic M, Marjanovic D. Impact of the underground coal mining on the environment. *Acta Montanistica Slovaca*. 2014;19:6-14.
2. Kupriyanov AN, Manakov YA, Barannik LP. Vosstanovlenie ekosistem na otvalakh gornodobyvayushchey promyshlennosti Kuzbassa [Restoration of ecosystems on dumps of the mining industry of Kuzbass]. Novosibirsk: Academic Publishing House "Geo"; 2010. 160 p. In Russian
3. Manakov YA, Strel'nikova TO, Kupriyanov AN. Formirovanie rastitel'nogo pokrova v tekhnogennykh landshtafakh Kuzbassa [Formation of vegetation in man-made landscapes of Kuzbass]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2011. 163 p. In Russian
4. Kopytov AI, Manakov YA, Kupriyanov AN. Coal mining and issues of ecosystem preservation in Kuzbass. *Ugol' = Russian Coal Journal*. 2017;3:72-77. doi: [10.18796/0041-5790-2017-3-72-77](https://doi.org/10.18796/0041-5790-2017-3-72-77) In Russian
5. Roy D, Gautam S, Singh P, Singh G, Kanti Das B, Kumar Patra A. Carbonaceous species and physicochemical characteristics of PM in coal mine fire area a case study. *Air Quality, Atmosphere & Health*. 2016;9:429-437. doi: [10.1007/s11869-015-0355-2](https://doi.org/10.1007/s11869-015-0355-2)
6. Golokhvast KS, Kupriyanov AN, Manakov YA, Agoshkov AI. Environmental characteristic of air suspensions at coal production objects: from extraction to combustion. *Gornyi zhurnal*. 2017;4:87-90. In Russian, English Summary. doi: [10.17580/gzh.2017.04.18](https://doi.org/10.17580/gzh.2017.04.18)
7. Singh J, Kalamdhad AS. Effects of heavy metals on soil, plants, human health and aquatic life. *International Journal of Research in Chemistry and Environment*. 2011;1:15-21.
8. Gupta S, Sharma S. Effect of heavy metal present in cement dust on soil and plants of Nokha (Bikaner). *Current World Environment*. 2013;8(2):299-303. doi: [10.12944/CWE.8.2.16](https://doi.org/10.12944/CWE.8.2.16)
9. Chibuike GU, Obiora SC. Heavy metal polluted soils: effect on plants and bioremediation methods. *Applied and Environmental Soil Science*. 2014;2014:Article ID 752708:12 p. doi: [10.1155/2014/752708](https://doi.org/10.1155/2014/752708)
10. Tsandekova OL. The dynamics of pigment accumulation in leaves of *Betula pendula* Roth. in a mining rock dump. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2016;6:60-64. In Russian, English Summary
11. Ignatavicius G, Sinkevičius S, Lozyte A. Effects of grassland management on plant communities. *Ekologija*. 2013;59(2):99-110. doi: [10.6001/ekologija.v59i2.2713](https://doi.org/10.6001/ekologija.v59i2.2713)
12. Lashchinskiy NN, Sheremetova SA, Makunina NI, Buko TE, Pisarenko OYu. Rastitel'nyy mir Karakanskogo khrebtta [Plant life of the Karakanskiy Ridge]. Novosibirsk: Academic Publishing House "Geo"; 2011. 120 p. In Russian
13. Lashchinskiy NN. Chionophilous tall herbaceous vegetation of the Karakan Range. *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii = Plant Life of Asian Russia*. 2008;2:75-79. In Russian

14. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Krasnoborov IM, Malyshev LI, Peshkova GA et al., editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988-2003. Vol. 1-14. In Russian
15. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation: Textbook]. Tomsk: TML Press; 2007. 304 p. In Russian
16. Golokhvast KS, Kupriyanov AN, Manakov YuA, Chekryzhov IYu, Poselyuzhnaya AV, Semenikhin VA. Rare earth minerals in atmospheric suspensions of Karakanskiy coal cluster of Kuzbass by data of pollution of snow cover. *Bülleten' fiziologii i patologii dyhaniâ = Bulletin Physiology and Pathology of Respiration*. 2014;2:91-96. In Russian
17. Golokhvast KS, Kupriyanov AN. Tekhnogennoe zagryaznenie territorii [Technogenic contamination of the territory]. In: *Ekologicheskii monitoring v rayonakh ugledobychi* [Environmental monitoring in coal mining areas]. Kupriyanov AN, editor. Novosibirsk: Academic Publishing House "Geo"; 2017. pp. 25-58. In Russian
18. Czekanowski J. "Coefficient of racial likeness" und "durchschnittliche Differenz". *Anthropologischer Anzeiger*. 1932;9:227-249.
19. Dice LR. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*. 1945;26(3):297-302.
20. Sørensen T. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter / Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*. 1948;5(4):1-34.
21. Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001;4(1):1-9.
22. Yurtsev BA. Flora of Suntar-Khayata [Flora of the Suntar-Khayata Mountains]. Leningrad: Nauka Publ.; 1968. 235 p. In Russian
23. Hill MO. DECORANA - a FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Ithaca: Cornell University Publ.; 1979. 52 p.
24. Hill MO, Gauch HG. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*. 1980;42:47-58.
25. Novakovskiy AN. Ordination in the modern geobotany. *Vestnik Instituta Biologii Komi Nauchnogo Centra Ural'skogo Otdeleniya RAN = Vestnik of Institute of Biology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2008;10:2-8. In Russian
26. Malinovskikh AA, Kupriyanov AN. Ecological structure of burnt-wood flora and stages of their overgrowth in plain pine forests of Altai Krai. *Contemporary Problems of Ecology*. 2013;6(5):493-498. doi: [10.1134/S1995425513050107](https://doi.org/10.1134/S1995425513050107)
27. Kobechinskaya VG. Dynamics of horizontal structure floodplain vegetation in protected areas of Crimea. *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya = Scientific Notes of V.I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry*. 2016;2(1):63-78. In Russian, English Summary
28. Egorova VN. Vliyaniye ekologo-antropogennykh faktorov na floristicheskii sostav poymennykh lugov Oki (Moskovskaya obl.) [The influence of ecological and anthropogenic factors on the floristic composition of the floodplain meadows of the Oka river (Moscow Region)]. *Rastitelnye resursy*. 1981;17(3):257-263. In Russian
29. Furyaev VV. Rol' pozharov v protsesse lesoobrazovaniya [The role of fires in the process of forest formation]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1996. 251 p. In Russian
30. Malinovskikh AA, Kupriyanov AN. Pirogennyye suksessii v ravninnykh sosnovykh lesakh yuzhnoy chasti Zapadnoy Sibiri [Pyrogenic successions in the plain pine forests of the southern part of Western Siberia]. Novosibirsk: Siberian branch of the Russian Academy of Sciences Publ.; 2015. 208 p. In Russian
31. Sultangazina GZh, Kupriyanov AN. Pirogennyye suksessii v sosnovykh lesakh Kokchetavskoy vozvyshennosti posle pozharov [Pyrogenic successions in the pine forests of the Kokchetav Uplands after fires]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2017. 174 p. In Russian

32. Oparin ML, Oparina OS. Steppe vegetation dynamics under fir. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal* = *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2003;2:158-171. In Russian
33. Skol'zneva LN, Nedosekina TV. Vliyanie pozhara 2010 goda na sostoyanie redkikh vidov rasteniy v urochishche Morozova gora [Influence of the 2010 fire on the condition of rare plant species in the Morozova Gora]. In: *Redkie vidy gribov, rasteniy i zhivotnykh Lipetskoy oblasti: Informatsionnyy sbornik materialov* [Rare species of mushrooms, plants and animals of the Lipetsk region: Information collection of materials]. Voronezh: Nauchnaya kniga Publ.; 2011. Iss. 4. pp. 144-150. In Russian
34. Opekunova MG, Opekunov AYu, Papyan EE, Somov VV. Phytointindicational properties of the vegetation in landscape transformation studies on Sibay chalcopyrite deposits (Southern Urals). *Contemporary Problems of Ecology*. 2017;10(3):301-314. doi: [10.1134/S1995425517030076](https://doi.org/10.1134/S1995425517030076)

Received 28 February 2018; Revised 10 August 2018;

Accepted 23 August 2018; Published 12 October 2018

Author info:

Kupriyanov Andrew N, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department "Kuzbass Botanical Garden", Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry SB RAS, 10 Leningradsky Pr., Kemerovo 650065, Russian Federation.

E-mail: kupr-42@yandex.ru

Kazmina Svetlana S, Senior Engineer-Technologist, Laboratory of Ecological Assessment and Biodiversity Management, Institute of Human Ecology, Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry SB RAS, 10 Leningradsky Pr., Kemerovo 650065, Russian Federation.

E-mail: svetlana.kemgu@mail.ru

Zverev Andrei A, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Botany, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: ibiss@rambler.ru

УДК 581.9:581.52 (574.9)
doi: 10.17223/19988591/43/5

Н.Б. Леонова, И.Н. Горяинова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

**Эколого-ценотические позиции *Maianthemum bifolium* (L.)
F.W. Schmidt и *Linnaea borealis* L. на северной периферии ареала**

Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ 14-05-00961
и темы ГЗ № АААА-А16-116032810082-6 «Разнообразие, динамика
и мониторинг экосистем в условиях изменений окружающей среды»

Рассмотрены эколого-ценотические закономерности распространения двух таежных видов *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и *Linnaea borealis* L. в пределах подзоны северной тайги Европейской России на основе обработки геоботанических описаний из литературных источников и данных собственных исследований. Выявлена неоднородность в экологической и ценотической приуроченности видов на основе анализа показателей постоянства, экологической амплитуды, ценотической приуроченности в разных географических районах северной периферийной части их ареалов, что отражает комплексное воздействие климатических, геоморфологических и эдафических факторов. Максимальные показатели постоянства обоих видов отмечены в еловых и лиственничных лесах центральной части территории, минимальные – в сосновых лесах западного и восточного районов. Максимальные экологические амплитуды по фактору увлажнения наблюдаются на Двинско-Мезенской равнине, по фактору трофности – в Печорской низменности. В пределах подзоны максимальное число типов леса, осваиваемых обоими видами, отмечено для Двинско-Мезенской равнины и для Печорской низменности.

Ключевые слова: экологический ареал; ценотические связи; показатель постоянства; таежные виды растений.

Введение

Изучение структуры ареала видов растений имеет давние традиции в отечественной ботанической географии, начиная с классических трудов А.И. Толмачева по выявлению историко-биогеографических закономерностей формирования темнохвойной тайги на основе анализа ареалов основных лесообразующих пород и видов наземного покрова [1, 2]. Работы в этом направлении не утратили актуальности в современной ботанической географии и геоботанике: приуроченность бореальных видов наземного покрова к различным ландшафтам исследована с помощью картографических методов [3, 4]; изменчивость эколого-ценотической приуроченности видов растений в разных частях ареалов рассматривалась как отражение процессов их расселения [5, 6] либо как отклик на изменение факторов среды [7–11]; некоторые работы посвящены изучению эколого-ценотических позиций видов на

границе ареала [12]. В зарубежных обзорных работах по бореальным лесам [13, 14] отмечается значение данных по растениям наземного яруса для выявления структуры и динамики растительного покрова таежной зоны. При этом структура ареалов таежных видов остается малоизученной, а ввиду обширных территорий их ареалов прослеживается необходимость детальных ботанико-географических исследований с учетом варьирования эколого-ценотических связей. Можно предположить, что экологические амплитуды вида в разных частях ареала будут различаться [15, 16]. Это варьирование может быть обусловлено изменением физико-географических и биогеоценотических условий, что, в свою очередь, найдет отражение и в ценотической приуроченности этого вида, и в наполнении ареала.

Выбранные для анализа виды травяно-кустарничкового яруса таежных лесов широко распространены в лесах Европейской России и относятся к бореальной эколого-ценотической группе видов. Ареалы обоих видов – циркумбореальные, майник двулистный *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, травянистый многолетник, на территории Евразии распространен от лесотундры до лесостепи, в то время как линнея северная *Linnaea borealis* L., стелющийся вечнозеленый кустарничек, – от тундры до подтайги [2].

Проведенный авторами ранее анализ распространения *L. borealis* и *M. bifolium* на территории европейской тайги выявил основные закономерности его изменения в широтном направлении: оптимальные условия существования для *M. bifolium* и его ценотический оптимум связаны с южной тайгой и подтайгой, а для *L. borealis* – со средней и северной тайгой [17].

Следующий этап изучения распространения избранных таежных видов предпринят для подзоны северной тайги, являющейся периферийной частью ареалов обоих видов растений. Северная тайга в меньшей степени, чем другие подзоны, преобразована антропогенным воздействием [18], что дает возможность выявления естественных закономерностей развития растительного покрова. В то же время исследование распространения видов на периферии ареала представляет особый интерес, поскольку постоянство, ценотическая приуроченность вида более чутко реагируют на изменения экологических условий, чем в остальных частях ареала. Многие виды становятся более уязвимыми, могут занимать экотопы, не свойственные им в центральной части области распространения, как показано для неморальных видов на северной границе ареала в средней тайге [19].

Цель исследования – выявление эколого-ценотических закономерностей в распространении майника двулистного и линнеи северной в пределах северной тайги Европейской России в связи с изменением физико-географических условий по долготному градиенту.

Материалы и методики исследования

Выявление изменчивости эколого-ценотической приуроченности *L. borealis* и *M. bifolium* проведено по меридиональным секторам подзоны се-

верной тайги в следующих районах: Хибины, Беломорская многоозерная равнинно-сельговая низина, Двинско-Мезенская равнина, Тиманский кряж, Печорская низменность, Приполярный Урал. Названия районов даны в соответствии с физико-географическим районированием [20, 21] и соответствуют физико-географическим провинциям (рис. 1).

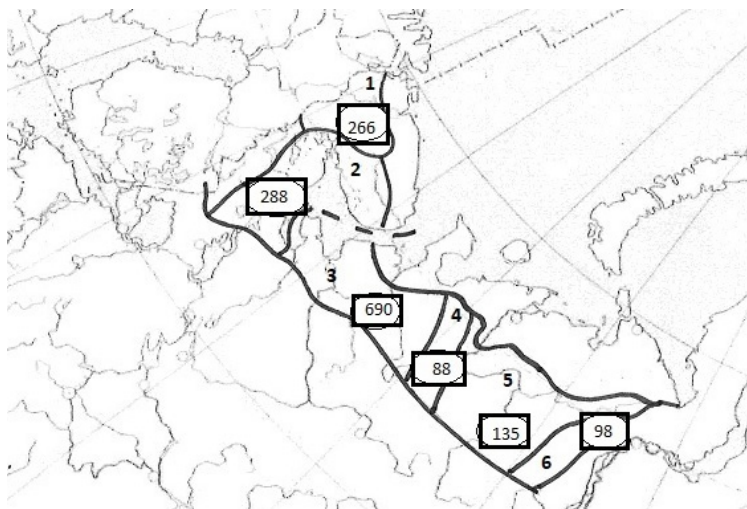


Рис. 1. Районы исследования в подзоне северной тайги и объем выборок геоботанических описаний: 1 – Хибины; 2 – Беломорская многоозерная равнинно-сельговая низина; 3 – Двинско-Мезенская равнина; 4 – Тиманский кряж; 5 – Печорская низменность; 6 – Приполярный Урал. [135] – число описаний
[Fig. 1. Study areas in the northern taiga subzone and the number of geobotanical relevés samples: 1 - Khibiny; 2 - Belomorskaya lake plain; 3 - Dvinsko-Mezenskaya plain; 4 - Timan Hills; 5 - Pechorskaya lowland; 6 - Subpolar Urals. [135] Number of descriptions]

Основные различия в физико-географических условиях равнинных районов (табл. 1) связаны с нарастанием континентальности климата, уменьшением теплообеспеченности, повышением суровости зим и сокращением вегетационного периода в восточном направлении. В районах Печорской низменности и Приполярного Урала развита островная мерзлота [21].

Эколого-ценотические позиции растений прослежены на основании анализа показателей их постоянства, экологической амплитуды и приуроченности к различным типам сообществ. Под постоянством понимается доля описаний с участием вида в выборке описаний растительных сообществ определенной территории, выраженная в процентном отношении. Для подсчета постоянства использованы данные научных публикаций разных лет по растительности европейской тайги, содержащих полные геоботанические описания (1 646 описаний из 49 источников). Также использованы геоботанические описания, составленные авторами в ходе полевых исследований в

Физико-географические условия районов исследования (по: [20,21])
[Natural conditions of study areas (according to: 20,21)]

Таблица 1 [Table 1]

Характеристики [Conditions]	Хибины [Khibiny]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]	Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezen-skaya plain]	Тиманский кряж [Timan hills]	Печорская низменность [Pechorskaya lowland]	Приполярный Урал [Subpolar Urals]
Высота, м н.у.м [Altitude, m a.s.l]	700–800	До 300	100–150	250–400	150–200	до 1000
Рельеф [Relief]	Низкогорья [Low mountains]	Равнинно-сельговый [Plain and selges]	Волнисто-пологая равнина [Gently sloping plain]	Возвышенность [Hills]	Равнина [plain]	Среднегорья [Middle mountains]
		Озерно-ледниковые, флювиогляциальные, моренные отложения [Limnic glacial, fluvio-glacial, moraine deposits]				
Подстилающие породы [Underlying rocks]	Граниты, гнейсы [Granites, gneisses]		Доломиты и известняки [Dolomite rocks]	Песчаники, сланцы, глины [Sandstones, slates, clays]	Кристаллические сланцы, гнейсы [Crystal shales, gneisses]	
	Пермские мергели [Perm malmsstones]					
Тип климата [Climate type]	Слабоконтинентальный [Weak continental]		Умеренно-континентальный [Moderate continental]			
Сумма активных температур [Sum of active temperatures], °C	600–800	800–1000	900	700	700	400–500
Среднемесячная температура января [Average January temperature], °C	–12	–12	–14	–16	–18	–20
Сумма осадков, год, мм [Precipitation, mm/year]	600	550	550	500	650	500–600

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Характеристики [Conditions]	Хибины [Khibiny]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]	Двинско- Мезенская равнина [Dvinsko-Mezen- skaya plain]	Тиманский кряж [Timan hills]	Печорская низменность [Pechorskaya lowland]	Приполярный Урал [Subpolar Urals]
ГТК [HTC]	1,9	1,5–1,7	1,7	1,8	1,9	2,0
Вегетационный период, дни [Vegetation period, days]	115	130–140	120–130	110	110	90–100

Таблица 2 [Table 2]

Показатели экологических шкал увлажнения (У) и богатства почв (БЗ) для сообществ с участием
Maianthemum bifolium и *Linnaea borealis* в районах северной тайги
[Values of moisture and nutrient status ecoscales for communities with *Linnaea borealis* and *Maianthemum bifolium* in regions of the northern taiga]

	Хибины [Khibiny]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]	Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezenskaya plain]	Тиманский кряж [Timan Hills]	Печорская низменность [Pechorskaya lowland]	Приполярный Урал [Subpolar Urals]
<i>Linnaea borealis</i>						
Число описаний [Number of releves]	29	21	25	14	31	13
Амплитуда, У [Moisture range]	68,5– 79,9	70,2–80,3	69,6–80,0	71,0–79,0	68,4–77,3	71,8–76,5
Среднее, У [Average moisture]	73,61	75,48	75,48	74,29	73,13	74,62
So	2,059	2,47	2,50	2,44	2,40	1,28
Амплитуда, БЗ [Nutrient status range]	4,1–7,0	4,8–7,8	4,7–7,6	4,0–7,5	4,5–9,0	4,8–7,9
Среднее, БЗ [Average nutrient status]	5,30	6,12	6,25	6,21	6,25	5,88
So	0,79	0,77	0,83	0,87	1,21	0,97

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

	Хибины [Knibiny]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]	Двинско-Мезенская равнина [Dvinsko-Mezenskaya plain]	Тиманский кряж [Timan Hills]	Печорская низменность [Pechorskaya lowland]	Приполярный Урал [Subpolar Urals]
<i>Maianthemum bifolium</i>						
Число описаний [Number of releves]	0	17	21	9	24	0
Амплитуда, У [Moisture range]		72,4–80,3	69,6–80,0	71,0–77,0	68,4–75,4	
Среднее, У [Average moisture]		75,57	74,50	74,06	71,83	
So		2,146	2,62	2,2	1,78	
Амплитуда БЗ [Nutrient status range]		4,8–8,4	5,1–7,6	6,0–8,0	5,3–9,0	
Среднее, У [Average nutrient status]		6,31	6,22	6,72	6,87	
So		0,824	0,73	0,71	1,05	

Мурманской области (Кандалакшский район) в 2014–2016 гг. (45 описаний). Размер выборки описаний по районам приведен на рис. 1.

Для определения экологического пространства, занимаемого видом, использованы экологические шкалы по факторам увлажнения и богатства почв. Экологические ареалы видов устанавливались в ходе стандартной обработки описаний по шкалам Л.Г. Раменского [22] с использованием программ MS Excel. Для расчетов использовано более 150 геоботанических описаний из публикаций по районам Хибин [23–27], Беломорской многоозерной низине [28–34], Двинско-Мезенской равнине [35–39], Тиманскому кряжу [40], Печорской низменности [41–43], Приполярному Уралу [44] (табл. 2). По полученным данным построены точечные экологические ареалы сообществ с участием *L. borealis* и *M. bifolium*. Подсчитаны средние значения ступеней увлажнения и богатства почв, стандартное отклонение и доверительные интервалы полученных значений при уровне статистической значимости $p < 0,05$.

Изменение экологических позиций *L. borealis* и *M. bifolium* прослежено по изменению их постоянства в экологических рядах сообществ по увлажнению и богатству почв, составленных на основе эдафотопической сетки П.С. Погребняка по геоботаническим материалам по бассейну Пинеги [45].

Для оценки фитоценотического ареала *L. borealis* и *M. bifolium* выявлена их связь с основными лесообразующими породами на основе показателей их постоянства в пределах лесных формаций по районам. Далее анализировался набор типов леса, в которых присутствуют рассматриваемые виды, их разнообразие в пределах разных районов. Для этого использованы крупные массивы геоботанических описаний из публикаций по Беломорской низине [46], Двинско-Мезенской равнине [45], Печорской низменности [43], Тиманскому кряжу [40] и описания авторов из Кандалакшского района. На их основании составлена таблица, отражающая присутствие *L. borealis* и *M. bifolium* в разных типах леса.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ всего пула собранных описаний лесных сообществ по регионам северной тайги в направлении запад–восток выявил, что постоянство *L. borealis* в целом заметно выше постоянства *M. bifolium* на протяжении всей подзоны (рис. 2). Обращает на себя внимание высокое постоянство *L. borealis* и отсутствие, или крайне редкая встречаемость *M. bifolium* в горных районах (Хибины, Приполярный Урал). Это можно объяснить суровостью климатических условий: здесь наблюдается наименьшая сумма активных температур, меньшая продолжительность вегетационного периода, повышенный ГТК, наличие островной многолетней мерзлоты на Приполярном Урале (см. табл. 1), что препятствует произрастанию *M. bifolium*, более требовательного к теплообеспеченности вида. Высокое постоянство обоих видов наблюдается в районе Двинско-Мезенской равнины. Большая часть

описаний в этой провинции относится к бассейну Пинеги, хорошо дренированной территории с неглубоким залеганием карбонатных пород. Для северной тайги это важное условие, влияющее на богатство почв. К западу и востоку постоянство обоих видов снижается, достигая минимальной величины в районе Печорской низменности, слабо дренированной с максимальной мощностью песчаных и суглинистых флювиогляциальных и моренных отложений, с суровыми климатическими условиями (см. табл. 1).

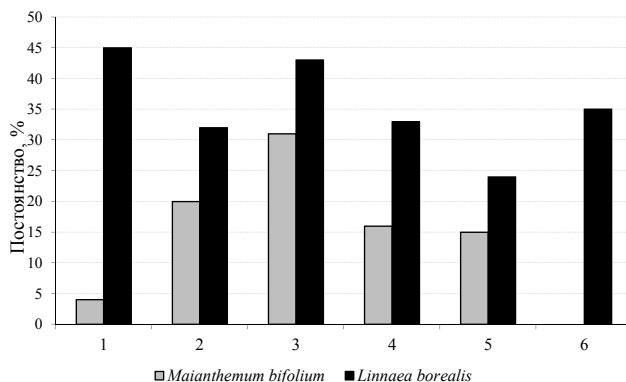


Рис. 2. Постоянство *Maianthemum bifolium* и *Linnaea borealis* в районах северной тайги: 1 – Хибины; 2 – Беломорская низина; 3 – Двинско-Мезенская равнина; 4 – Тиманский кряж; 5 – Печорская низменность; 6 – Приполярный Урал
[Fig. 2. Constancy indexes of *Linnaea borealis* and *Maianthemum bifolium* in regions of the northern taiga. On the X-axis - Northern taiga regions: 1 - Khibiny; 2 - Belomorskaya lake plain; 3 - Dvinsko-Mezenskaya plain; 4 - Timan Hills; 5 - Pechorskaya lowland; 6 - Subpolar Urals; on the Y-axis - Constancy indexes, %]

Экологические позиции видов в северной тайге. Экологические условия произрастания *L. borealis* и *M. bifolium*, оцененные с помощью экологических шкал Л.Г. Раменского, охватывают ступени свежелугового, влажнолугового, сыролугового увлажнения и ступени бедных и небогатых почв. Изменчивость амплитуд по факторам, средние значения и стандартное отклонение для выборок описаний приведены в табл. 2.

Положение *L. borealis* в сообществах на протяжении всей подзоны более стабильно и демонстрирует приуроченность большинства сообществ к сырым небогатым местообитаниям при сокращении спектра подходящих условий с запада на восток. Для *M. bifolium* условия произрастания смещаются от сырых небогатых на западе к влажным небогатым местообитаниям на востоке. Общая тенденция в экологических позициях двух видов проявляется в избегании переувлажненных местообитаний на востоке. Такие местообитания в северной тайге Печорской низменности и на Приполярном Урале могут быть связаны с островной мерзлотой, негативно сказывающейся на условиях произрастания видов. Максимальные диапазоны экологических шкал по фактору

увлажнения для обоих видов наблюдаются на Двинско-Мезенской равнине, по фактору трофности – в Печорской низменности (см. табл. 2).

Наглядное представление о различиях средних показателей экологических шкал в секторах средней тайги дают доверительные интервалы, построенные для уровня значимости $p < 0,05$ (рис. 3). Подтверждается смещение экологических позиций с более влажных и бедных на более сухие и богатые ступени при продвижении с запада на восток на равнинных территориях, особенно заметны различия для сообществ с участием *M. bifolium* (см. рис. 3, b).

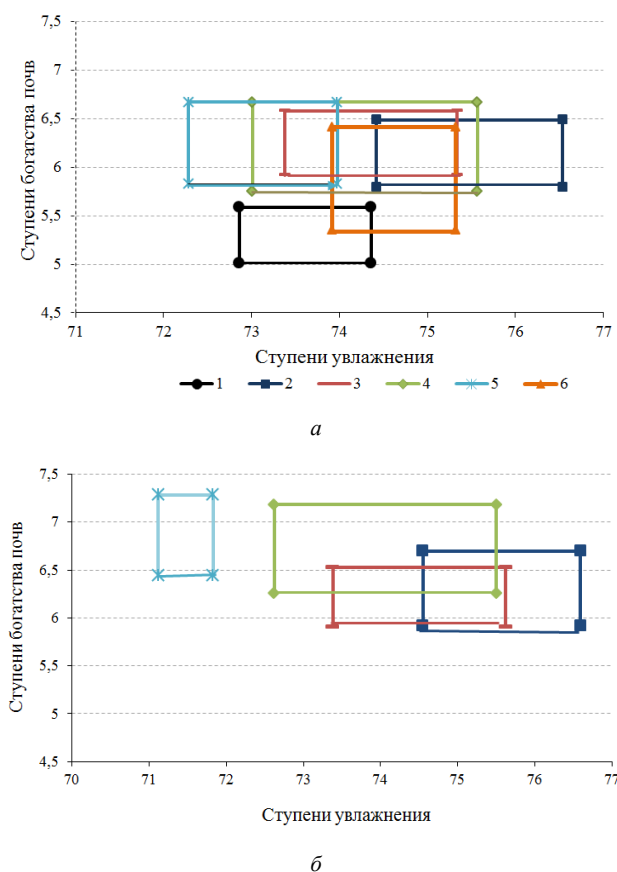


Рис. 3. Доверительные интервалы средних показателей увлажнения и богатства почв: *a* – для сообществ с *Linnaea borealis*; *b* – для сообществ с *Maianthemum bifolium*. Цифрами обозначены районы: 1 – Хибины; 2 – Беломорская низина; 3 – Двинско-Мезенская равнина; 4 – Тиманский край; 5 – Печорская низменность; 6 – Приполярный Урал [Fig. 3. Confidence intervals for mean values of moisture and nutrient status scales, $p < 0.05$: *a* - for communities with *Linnaea borealis*; *b* – for communities with *Maianthemum bifolium*. Regions: 1 - Khibiny; 2 - Belomorskaya lowland; 3 - Dvinsko-Mezenskaya plain; 4 - Timan hills, 5 - Pechora lowland, 6- Subpolar Urals. On the X-axis - Moisture scale; on the Y-axis - Nutrient status scale]

В ландшафте экологические предпочтения видов отражаются в том, в каких типах лесных сообществ они участвуют. Особенно наглядно экологические различия сообществ с участием *L. borealis* и *M. bifolium* проявляются в оценке их постоянства в экологических рядах по факторам увлажнения и трофности (рис. 4, 5).

Графики иллюстрируют четкое нарастание постоянства обоих исследуемых видов в ряду трофности от бедных олиготрофных эдафотопов к эвтрофным и довольно резкое снижение постоянства *M. bifolium* в ряду увлажнения от ксеромезофитных до гигрофитных условий. Сопоставление обоих графиков показывает очевидные экологические предпочтения видов в северной тайге бассейна р. Пинеги. Для *L. borealis* – это богатые и довольно богатые эдафотопы со средним увлажнением, где произрастают сосняки, лиственничники и ельники брусничные, ельники мелкотравно-черничные, зеленомошно-долгомошные, аконитовые и таволговые, для *M. bifolium* – богатые и довольно богатые эдафотопы сухие и среднеувлажненные (лиственничники травяно-кустарничковые, ельники аконитовые, папоротниковые).

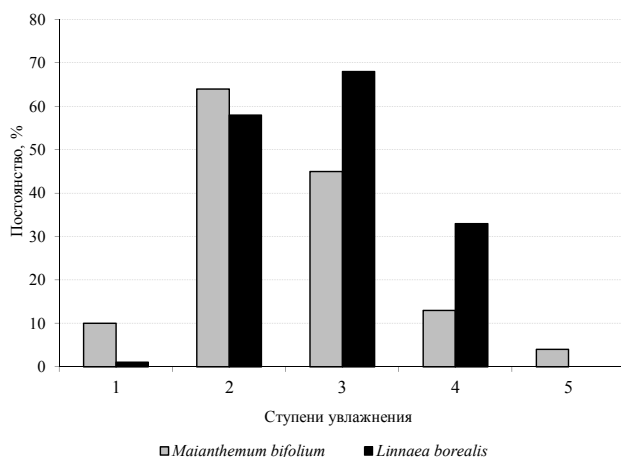


Рис. 4. Изменение постоянства *Maianthemum bifolium* и *Linnaea borealis* по ряду нарастания увлажнения. Гигротопы: 1 – ксерофитные (сосняк лишайниковый); 2 – мезоксерофитные (сосняки брусничные, лиственничники астрагалово-брусничные, ельники брусничные и мелкотравно-черничные); 3 – мезофитные (ельники зеленомошно-долгомошные; ельники аконитовые и таволговые); 4 – мезогигрофитные (ельники вейниковые, хвощево-осоковые, хвощевые, папоротниково-хвощевые, голубично-сфагновые); 5 – гигрофитные (ельники вахтовые и сфагновые, сосняки багульниковые и сфагновые)

[Fig. 4. Variability of *Maianthemum bifolium* and *Linnaea borealis* constancy indexes along the row of soil moisture increasing. Hygrotopes: 1 - xerophytic (Pinetum cladinosum); 2 - mezoxerophytic (Pinetum vacciniosum, Laricetum astragalo-vacciniosum, Piceetum vacciniosum); 3 - mezophytic (Piceetum pleurozio-polytrichosum, P. herbosum); 4 - mezohygrophytic (Piceetum calamagrostitosum, P. equiseti-caricosum, P. equisetosum, P. uliginoso-sphagnosum); 5 - hydrophytic (Piceetum sphagnosum, Pinetum ledo-sphagnosum). On the X-axis - Moisture scale; on the Y-axis - Constancy indexes, %]

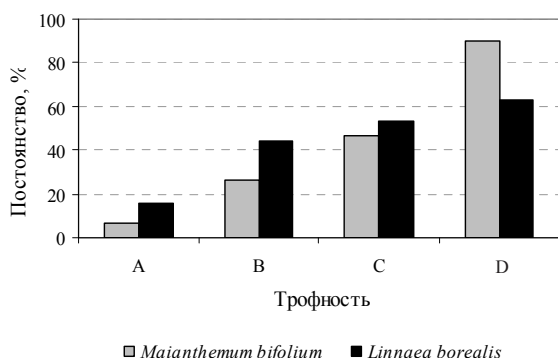


Рис. 5. Изменение постоянства *Maianthemum bifolium* и *Linnaea borealis* в экологическом ряду нарастания трофности. Эдафотопы: *A* – олиготрофные (сосняки лишайниковые, сосняки и ельники брусничные, ельники чернично-водяничные, багульниковые и сфагновые, сосняки багульниковые и сфагновые); *B* – мезотрофные (ельники черничные, папоротниково-хвощевые, хвощевые, багульниково-черничные, зеленомошно-долгомошные); *C* – эвтрофно-мезотрофные (лиственничники астрагалово-брусничные и астрагалово-черничные, ельники таволговые, осоково-хвощевые, вахтовые); *D* – эвтрофные (лиственничники травяно-кустарничковые, ельники аконитовые, папоротниковые)

[Fig. 5. Variability of *Linnaea borealis* and *Maianthemum bifolium* constancy indexes along the row of soil nutrient status increasing. Edaphotopes: *A* - Oligotrophic (Pinetum cladinosum, P. vacciniosum, Piceetum myrtilloso-empetrosum; P. ledo-sphagnosum); *B* - Mesotrophic Piceetum myrtillosum, P. pterido-equisetosum, P. polytrichosum); *C* - Eutrophic-mezotrophic (Laricetum astragalo-vacciniosum, Piccetum herbosum, P. cariceto-equisetosum, P. menyanthosum); *D* - Eutrophic (Laricetum herbosum, Piceetum aconitosum, P. pteridosum). On the X-axis - Nutrient status scale; on the Y-axis - Constancy indexes, %]

Ценотические связи видов в пределах северной окраины их ареалов. Отношение *L. borealis* и *M. bifolium* к эдификаторам лесных сообществ оценивалось путем подсчета постоянства в лесных формациях, распространенных на изученной территории. Установлено, что *L. borealis* наиболее постоянна в еловых лесах, что прослеживается на протяжении всей северной тайги (рис. 5). Постоянство *M. bifolium* в еловых лесах заметно ниже, чем у *L. borealis*, и снижается с запада на восток. В большей степени *M. bifolium* распространен в мелколиственных лесах Беломорской и Двинско-Мезенской равнин (рис. 6). В восточной части северной тайги, начиная с центрального сектора, *L. borealis* и *M. bifolium* тесно связаны и с лиственничными лесами, которые приурочены к местам неглубокого залегания карбонатных пород [45, 47], т.е. с наиболее дренируемыми и богатыми питательными веществами почвами. Поскольку лиственничные леса занимают не более 2–3% общей лесной площади [48], эти участки мало сказываются на среднем постоянстве видов в исследованных районах. Меньшее постоянство оба вида имеют в сосняках.

Таким образом, постоянство вида в пределах территории зависит от соотношения произрастающих на ней формаций, в частности от доли ельников.

Рассматриваемые районы заметно различаются по этому признаку – доля ельников максимальна на Двинско-Мезенской равнине в условиях умеренно континентального климата и минимальна на Беломорской низине (в Карелии) на гранито-гнейсах кристаллического щита (см. табл. 1).

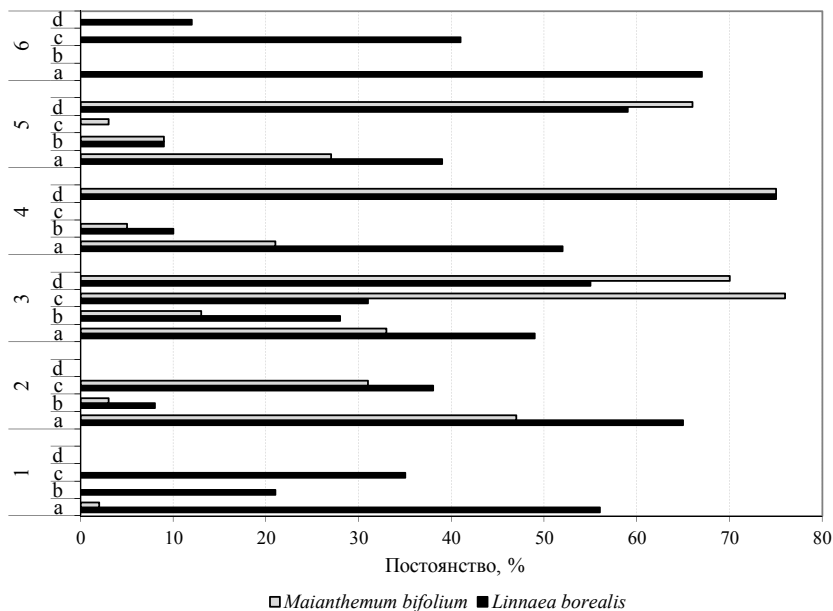


Рис. 6. Постоянство *Linnaea borealis* и *Maianthemum bifolium* в различных лесных формациях северной тайги в районах: 1 – Хибины; 2 – Беломорская равнина; 3 – Двинско-Мезенская равнина, 4 – Северный Тиман; 5 – Печорская низменность; 6 – Приполярный Урал. Лесные формации: а – *Picea abies*, *P. obovata*; б – *Pinus sylvestris*; с – *Betula* spp.; д – *Larix sibirica*

[Fig. 6. Constancy indexes of *Linnaea borealis* and *Maianthemum bifolium* in different forest stands in the northern taiga regions. On the X-axis: Constancy indexes, %; On the Y-axis: 1 - Khibiny; 2 - Belomorskaya lowland; 3 - Dvinsko-Mezenskaya plain; 4 - Timan hills; 5 - Pechora lowland; 6 - Subpolar Urals; forest formations: a - *Picea abies*, *P. obovata*; b - *Pinus sylvestris*; c - *Betula* spp.; d - *Larix sibirica*]

Распространение вида в пределах формации можно оценить по набору освоенных им типов леса (табл. 3).

Почти во всех районах *L. borealis* отличается более широкий ценотический диапазон за счет сообществ крайних ступеней экологического ряда (брусничных и приручьевых типов леса). В ценотических ареалах обоих видов более разнообразно представлены ельники, причем меньшее число их типов отмечено для Беломорской низины. В остальных районах ценотическое разнообразие увеличивается как за счет ельников, так и появления лиственных черничных, хвощевых, папоротниковых зеленомошных. Только для района Тимана описаны ельники линнеевые.

Таблица 3 [Table 3]

**Ценогическая приуроченность *Linnaea borealis* (Ln)
и *Maianthemum bifolium* (Mn) в равнинных районах северной тайги***
[Confinement of *Linnaea borealis* (Ln) and *Maianthemum bifolium* (Mn)
to forest communities in the northern taiga regions]

Типы леса [Forest types]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]		Двинско- Мезенская равнина [Dvinsko- Mezenskaya plain]		Тиманский кряж [Timan Hills]		Печорская низменность [Pechora lowland]	
	Ln	Mn	Ln	Mn	Ln	Mn	Ln	Mn
Ельники зеленомошные: [<i>Piceetum hylocomiosum</i>]								
брусничные [<i>P. vacciniosum</i>]	+	—	+	+	+	—	+	—
черничные [<i>P. myrtillosum</i>]	+	+	+	+	+	—	+	+
линнеевые [<i>P. linnaeosum</i>]					+	+		
хвощевые [<i>P. equisetosum</i>]			+	+	+	+	+	+
папоротниковые [<i>P. pteridosum</i>]	+	+	+	+			+	+
кисличные [<i>P. oxalidosum</i>]					+	+	+	+
морозниковые [<i>P. chamaemorosum</i>]					+	—		
Ельники долгомошные [<i>Piceetum polytrichosum</i>]			+	+	+	+	+	+
Ельники травяно- сфагновые [<i>Piceetum herboso- sphagnosum</i>]	+	+	+	+				
Ельники высокотравные [<i>Piceetum magnoherbosum</i>]	+	+	+	+				
Ельники приречные [<i>Piceetum fontinale</i>]	+	+	+	+			+	—
Сосняки брусничные [<i>Pinetum vacciniosum</i>]	+	—	+	+	+	+	+	+
Сосняки черничные [<i>Pinetum myrtilletosum</i>]	+	—			+	+	+	+
Сосняки долгомошные [<i>Pinetum polytrichosum</i>]					—	—	+	+
Сосняки травяно- сфагновые [<i>Pinetum herboso- sphagnosum</i>]	—	+			+	—		
Лиственничники брусничные [<i>Laricetum vacciniosum</i>]			+	+			+	+

Окончание табл. 3 [Table 3 (end)]

Типы леса [Forest types]	Беломорская низина [Belomorskaya lowland]		Двинско- Мезенская равнина [Dvinsko- Mezenskaya plain]		Тиманский кряж [Timan Hills]		Печорская низменность [Pechora lowland]	
	<i>Ln</i>	<i>Mn</i>	<i>Ln</i>	<i>Mn</i>	<i>Ln</i>	<i>Mn</i>	<i>Ln</i>	<i>Mn</i>
Лиственничники черничные [<i>Laricetum myrtillosum</i>]			+	+	+	+	+	+
Лиственничники травяные [<i>Laricetum herbosum</i>]			+	+	+	+	+	+
Всего типов [Total]	8	6	12	12	12	8	13	11

Примечание. + присутствие, – отсутствие вида в данном типе леса; пустая клетка – отсутствие типа леса в районе.

[Note. +species presence; – species absence; a blank cell - the forest type is absent in the region].

Разнообразие типов сосняков, входящих в ценотический ареал *L. borealis* и *M. bifolium* невелико и несколько возрастает с запада на восток.

Роль обоих видов в сообществах различна. *M. bifolium* присутствует в сообществах на протяжении всей территории, как правило, в малом обилии (*solitariae*), *L. borealis* обычно отмечается с обилием от *solitariae* до *sparsae* на равнинных территориях, за исключением двух упоминаний в качестве доминанта в ельнике на Тимане [40]. В горных районах *L. borealis* выступает в качестве содоминанта с обилием *copiosae* в бруснично-черничных березняках и березовом криволесье в Хибинах [25] и на Приполярном Урале [49].

Заключение

Показатели постоянства *L. borealis* и *M. bifolium* в северной тайге изменяются в направлении с запада на восток: для *L. borealis* отмечены максимальные показатели в Хибинах и на Двинско-Мезенской равнине; для *M. bifolium* – лишь на Двинско-Мезенской равнине. Наибольшие показатели постоянства обоих видов отмечены в еловых и лиственничных лесах в условиях умеренно континентального климата на хорошо дренируемых территориях равнин и возвышенностей центральной и восточной части подзоны. Минимальные показатели – в сосновых лесах переувлажненных, плохо дренируемых низменностей запада и востока подзоны.

Рассчитанные экологические амплитуды обоих видов по факторам увлажнения и богатства почв на северной периферии ареала сужены по сравнению с потенциальными. Отмечается смещение спектра освоенных местобитаний с более влажных и бедных на западе на более сухие и богатые на востоке в пределах равнинной части подзоны. Максимальные экологические амплитуды, осваиваемые видами, по фактору увлажнения наблюдаются в Двинско-Мезенской равнине, по фактору трофности – в Печорской

низменности. Соответственно, наибольшее число типов леса, осваиваемых обоими видами, отмечено для Двинско-Мезенской равнины и для Печорской низменности.

Литература

1. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 155 с.
2. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л. : Наука, 1974. 224 с.
3. Мяло Е.Г., Горяинова И.Н. Использование показателя постоянства видов растений при картографировании структуры их ареалов // География и природные ресурсы. 1997. № 3. С. 185–190.
4. Носова Л.М., Леонова Н.Б., Зимин М.В. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса // Восточно-европейские леса / ред. О.В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Т. 1. С. 270–282.
5. Кучеров И.Б. Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журнал общей биологии. 2003. Т. 64, № 6. С. 479–500.
6. Кучеров И.Б. Изменчивость эколого-фитоценотической приуроченности *Molinia caerulea* (Poaceae) // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 11. С. 1475–1494.
7. Coudun C., Gégout J.-C. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. PP. 517–524.
8. Hájková P., Hájek M., Apostolova I., Zelený D., Dítě D. Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: evidence from the base richness gradient in mires // Journal of Biogeography. 2008. Vol. 35, № 2. PP. 282–294.
9. Nieppola J. Understorey plants as indicators of site productivity in *Pinus sylvestris* L. stands // Scandinavian Journal of Forest Research. 1993. Vol. 8. PP. 49–65.
10. Salemaa M., Derome J., Nörd P. Response of boreal forest vegetation to the fertility status of the organic layer along a climatic gradient // Boreal Environment Resources. 2008. Vol. 13. PP. 48–66.
11. Bloch-Orłowska J., Meissner W. Diversity of vegetation with *Carex chordorrhiza* L.f. and factors affecting the species abundance across its geographical range in Europe // Flora. 2016. Vol. 224. PP. 75–86.
12. Тищенко М.П., Королюк А.Ю. Эколого-ценотические позиции молинии голубой *Molinia caerulea* (L.) Moench., Poaceae на восточной границе ареала // Экология. 2014. № 4. С. 313–316.
13. Nilsson M.-C., Wardle D. A. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest // Frontiers in Ecology and the Environment. 2005. Vol. 3. PP. 421–428.
14. Spribille T., Chytrý M. Vegetation surveys in the circumboreal coniferous forests. A review // Folia Geobotanica. 2002. Vol. 37. PP. 365–382.
15. Diekmann M., Lawesson J.E. Shifts in ecological behavior of herbaceous forest species along a transect from Northern Central to Northern Europe // Folia Geobotanica. 1999. Vol. 34. PP. 127–141.
16. Hill M.O., Roy D.B., Mountford J.O., Bunce R.G.H. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach // Journal of Applied Ecology. 2000. Vol. 37. PP. 3–15.
17. Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. Постоянство и эколого-ценотические связи майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) и линнеи северной (*Linnaea borealis* L.) в лесах Европейской России // Вестник Северного Арктического университета. Сер. Естественные науки. 2016. № 3. С. 45–58.

18. Yaroshenko AYu, Potapov PV, Turubanova SA. Intact forests of European Russia North. Moscow : Greenpeace of Russia Publ., 2001. 75 p.
19. Емельянова Л.Г., Горяинова И.Н., Леонова Н.Б. Виды растений и животных южного происхождения в междуречье Ваги и Северной Двины // Вестник Северного Арктического университета. Сер. Естественные науки. 2014. № 2. С. 12–22.
20. Физико-географическое районирование СССР / отв. ред. Г.Д. Рихтер // Физико-географический атлас мира. М. : ГУГК, 1964. С. 248–249.
21. Физико-географическое районирование СССР / ред. Н.А. Гвоздецкий. М. : Изд-во Московского университета, 1968. 575 с.
22. Раменский Л.Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
23. Аврорин Н.А., Качурин М.Х., Коровкин А.А. Материалы по растительности Хибин // Труды СОПС. Сер. Кольская. 1936. Вып. 11. С. 3–93.
24. Боброва Л.И., Качурин М.Х. Очерк растительности Монче-тундры // Труды СОПС. Сер. Кольская. 1936. Вып. 11. С. 95–121.
25. Медведев П.М. Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях (на примере Хибинских гор). М. ; Л. : Наука, 1964. 101 с.
26. Салазкин А.С. Очерк растительности бассейна р. Умбы // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 69–139.
27. Солоневич К.И. Растительность северо-востока Ловозерских гор (Кольский полуостров) // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 37–68.
28. Виликайнен М.И., Воронова Т.Г., Щербаков Н.М. Фитоценотическая и хозяйственная характеристика основных типов еловых лесов Прибеломорской области // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск : Карельский фил. АН СССР, 1977. С. 4–14.
29. Виликайнен М.И., Кучко А.А. К характеристике березовых лесов Северной Карелии // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 17–24.
30. Соколов С.Я. Типы леса Шуерецко-Сорокской дачи Сорокского лесничества // Лесоводство и лесоведение. 1926. Вып. 2. С. 63–82.
31. Соколов С.Я. К вопросу о классификации типов еловых лесов // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М. : Новая деревня, 1929. С. 205–255.
32. Соколова Л.А. Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия) // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 241–307.
33. Солоневич К.И. Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1934. Вып. 1. С. 53–85.
34. Усков С.П. Типы лесов Карелии. Петрозаводск : Книжное изд-во, 1930. 87 с.
35. Зайцев Б.Д. Лес и почвы Северного края. Архангельск : Северное краевое изд-во, 1932. 95 с.
36. Леонтьев А.М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края // Труды Ботанического института. Сер. 3. Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 81–222.
37. Соколова Л.А. Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 10–80.
38. Феклистов П.А., Шаньгина Н.П. Экологические факторы естественного возобновления под пологом ельников черничных. Архангельск : Издательский Дом САФУ, 2014. 105 с.
39. Шенников А.П., Голубева М.М. Растительность болотного массива участка Архангельского болотного опытного поля. Архангельск, 1930. 57 с.

40. Андреев В.Н. Лесная растительность Южного Тимана // Труды Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7–64.
41. Дылис Н.В. Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печорской тайги // Ботанический журнал. 1939. Т. 24, № 4. С. 314–338.
42. Корчагин А.А. Еловые леса западного Притиманья в бассейне Мезенской Пижмы // Ученые записки ЛГУ. Сер. географическая. 1956. Вып. 11. С. 182–322.
43. Самбук Ф.В. Печорские леса // Труды Ботанического музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63–245.
44. Нешатаева В.Ю., Демьянов В.А. Лесная растительность Полярного Урала в верхнем течении р. Собь // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 5. С. 90–109.
45. Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л. : Наука, 1972. 135 с.
46. Рутковский В.И. Типы лесов Кемского края Карельской ССР // Труды Института по изучению леса АН СССР. 1933. Т. 1. С. 1–97.
47. Дылис Н.В. Типы лиственных лесов южного Тимана // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1940. Вып. 4. С. 339–371.
48. Семенов Б.А., Цветков В.Ф. Лесорастительное районирование предтундровой зоны // Материалы Международного симпозиума «Северные леса : состояние, динамика, антропогенное воздействие». 1990. Ч. 2. С. 188–199.
49. Сочава В.Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от реки Нельки до р. Хулги // Труды Ботанического музея АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1–78.

*Поступила в редакцию 10.12.2017 г.; повторно 22.02.2018 г.; 21.05.2018 г.;
принята 25.07.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.*

Авторский коллектив:

Леонова Надежда Борисовна – канд. геогр. наук, в.н.с. кафедры биогеографии, географический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (119991, г. Москва, Россия, Ленинские горы, 1).

E-mail: nbleonova2@gmail.com

Горяинова Ингрид Николаевна – канд. геогр. наук, с.н.с. кафедры биогеографии, географический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (119991, г. Москва, Россия, Ленинские горы, 1).

E-mail: biogeo@list.ru

For citation: Leonova NB, Goryainova IN. Ecological and coenotic positions of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. within their northern range periphery. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:89-110. doi: 10.17223/19988591/43/5 In Russian, English Summary

Nadezhda B. Leonova, Ingrid N. Goryainova

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

Ecological and coenotic positions of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. within their northern range periphery

The research was aimed at detection of ecological and coenotic distribution regularities of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. within the northern taiga of European Russia in connection with changing natural conditions along the longitudinal gradient. The relevance of the study is due to insufficient contemporary knowledge about range structure for typical taiga species from the standpoint of ecological and coenotic connections. The study suggests that

the species ecological amplitudes in different parts of the range differ due to changes in natural and biogeocoenotic conditions, which, in turn, will be reflected in the cenotic fidelity of the species and in the range structure.

We analyzed ecological and coenotic positions of the plant species based on their constancy indexes, ecological amplitudes and connections with different types of forest communities. We processed more than 1600 geobotanical relevés collected from various scientific publications and 45 authors' relevés. These data were analyzed within the framework of six regions corresponding to the provinces of physical and geographical divisioning of the European northern taiga territory (See Table 1). The size of description samples is shown in Figure 1. The ecological amplitudes of the species were calculated on the basis of LG Ramensky's ecological scales; the mean values of moisture and nutrient status scales, standard deviation and confidence intervals for $p < 0.05$ were calculated. For calculations, we used more than 150 geobotanical relevés from publications on the Khibiny, the Belomorskaya lowland, the Dvinsko-Mezenskaya plain, the Timan Hills, the Pechora plain and the Subpolar Urals (See Table 2). Using the obtained data, we constructed point ecological ranges of communities with *L. borealis* and *M. bifolium*. We calculated mean values of stages of soil moisture and richness, standard deviation and confidence intervals of the obtained values at the level of statistical significance $p < 0.05$ (See Fig. 3, *a* and *b*). The cenotic connections were estimated by the number of forest types where the species were observed in different regions of the northern taiga. The change in the ecological positions of *L. borealis* и *M. bifolium* was traced by a change in their constancy in ecological series of communities by soil moisture and richness, created on the basis of PS Pogrebyak's edaphotopic grid using geobotanical materials from the Pinega River Basin (See Fig. 4 and 5).

In the course of the study, we revealed that the constancy indexes of *L. borealis* and *M. bifolium* in the northern taiga vary from west to east: for *L. borealis* the maximum values were recorded in the Khibiny and Dvinsko-Mezenskaya plain; for *M. bifolium* - only in Dvinsko-Mezenskaya plain (See Fig. 6, Table 3). The calculated ecological amplitudes (according to moisture and nutrient status scales) for both species are narrower in comparison with potential ones. We noted a shift in ecological positions from more humid and nutrient-poor in the west to drier and nutrient-rich stages in the east within the plain part of the subzone. The maximum amplitude by the moisture factor for both species were observed on the Dvinsko-Mezenskaya plain, while the largest nutrient status amplitude was detected in the Pechora lowland. The cenotic connections of both species might be explained by differences in ecological positions within the subzone: the maximum number of forest types with both species occurrence was noted for the Dvinsko-Mezenskaya plain; for the Pechora lowland, the maximum constancy indexes of both species were observed in spruce and larch forests on the well-drained plain and upland areas in the central as well as eastern parts of the subzone where a moderately continental climate is inherent. The minimum indexes were marked in pine forests of wet poorly drained lowlands in the western and eastern parts of the subzone.

The paper contains 6 Figures, 3 Tables and 49 References.

Key words: ecological amplitude, plant species phytocoenotic fidelity, plant constancy indexes, boreal plant species.

Funding: This research was conducted within the framework of Lomonosov Moscow State University budget theme "Diversity, dynamics and monitoring of ecosystems under environment changing conditions" (No AAAA-A16-116032810082-6) and the RFBR (Project No 14-05-00961

References

1. Tolmachev AI. K istorii vozniknoveniya i razvitiya temnokhvoynoy taygi [On the history of the origin and development of the dark coniferous taiga]. Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ.; 1954.155 p. In Russian
2. Tolmachev AI. Vvedenie v geografiyu rasteniy [Introduction to phytogeography]. Leningrad: Nauka Publ.; 1974. 224 p. In Russian
3. Myalo EG, Goryainova IN. Ispol'zovanie pokazatelya postoyanstva vidov rasteniy pri kartografirovaniy struktury ikh arealov [Use of the constancy index of plant species for mapping their range structure]. *Geography and Natural Resources*. 1997;3:185-190. In Russian
4. Nosova LM, Leonova NB, Zimin MV. Analiz arealov osnovnykh ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov rasteniy lesnogo poyasa [Analysis of the ranges of the main ecological coenotic plant species groups in the forest belt]. In: *Vostochno-evropeyskie lesa* [Eastern European Forests]. Smirnova OV, editor. Moscow: Nauka Publ.; 2004. pp. 270-282. In Russian
5. Kucherov IB. Chorological pattern in plant affinity to different communities and its causes (by the example of North European forests. *Zhurnal obshchey biologii = Biology Bulletin Reviews*. 2003;64(6):479-500. In Russian
6. Kucherov IB. Shifts in ecologic and phytocoenotic behavior of *Molinia caerulea* (Poaceae). *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2017;102(11):1475-1494. In Russian
7. Coudun C, Gégout J-C Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *Journal of Vegetation Science*. 2007;18:517-524. doi: [10.1111/j.1654-1103.2007.tb02566.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02566.x)
8. Hájková P, Hájek M, Apostolova I, Zelený D, Ditě D. Shifts in the ecological behaviour of plant species between two distant regions: Evidence from the base richness gradient in mires. *Journal of Biogeography*. 2008;35(2):282-294. doi: [10.1111/j.1365-2699.2007.01793.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01793.x)
9. Nieppola J. Understorey plants as indicators of site productivity in *Pinus sylvestris* L. stands. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1993;8:49-65. doi: [10.1080/02827589309382754](https://doi.org/10.1080/02827589309382754)
10. Salemaa M, Derome J, Nörd P. Response of boreal forest vegetation to the fertility status of the organic layer along a climatic gradient. *Boreal Environment Resources*. 2008;13(Suppl. B):48-66.
11. Bloch-Orłowska J, Meissner W. Diversity of vegetation with *Carex chordorrhiza* L.f. and factors affecting the species abundance across its geographical range in Europe. *Flora*. 2016;224:75-86.
12. Tishchenko MP, Korolyuk AYu. Ecocenotic positions of purple moor grass, *Molinia caerulea* (L.) Moench. (Poaceae), at the eastern boundary of its range. *Russian Journal of Ecology*. 2014;4:313-316. doi: [10.1134/S1067413614040134](https://doi.org/10.1134/S1067413614040134)
13. Nilsson M-C, Wardle DA. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2005;3:421-428.
14. Spribille T, Chytrý M. Vegetation surveys in the circumboreal coniferous forests: A review. *Folia Geobotanica*. 2002;37:365-382.
15. Diekmann M, Lawesson JE. Shifts in ecological behavior of herbaceous forest species along a transect from Northern Central to Northern Europe. *Folia Geobotanica*. 1999;34:127-141. doi: [10.1007/BF02803080](https://doi.org/10.1007/BF02803080)
16. Hill MO, Roy DB, Mountford JO, Bunce RG. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: An algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology*. 2000;37:3-15. doi: [10.1046/j.1365-2664.2000.00466.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00466.x)
17. Leonova NB, Goryainova IN. Constancy and ecological-coenotic connections of may lily (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) and north twinflower (*Linnaea borealis* L.) in the forests of European Russia. *Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Natural*

- Sciences Series*. 2016;3:45-58. doi: 10.17238/issn2227-6572.2016.3.45. In Russian, English Summary
18. Yaroshenko AYu, Potapov PV, Turubanova SA. The last intact forests of European Russia North. Moscow: Greenpeace of Russia Publ.; 2001. 75 p. [Electronic resource]. Available at: <http://www.intactforests.org/pdf/publications/The.Last.IFL.of.European.Russia.2001.pdf> (access 15.03.2018)
 19. Emel'yanova LG, Goryainova IN, Leonova NB. [Plant and animal species of southern origin in the Vaga and Northern Dvina rivers interstream area. *Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Natural Sciences Series*. 2014;2:12-22. In Russian
 20. *Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie SSSR* [Physical and geographical regioning of the USSR]. In: *Physical and Geographic Atlas of the World*. Rikhter GD, editor. Moscow: Gosudarstvennoe Upravlenie Geodezii i Kartografii Publ.; 1964. pp. 248-249. In Russian
 21. *Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie SSSR* [Physical and geographical regioning of the USSR]. Gvozdetzkiy NA, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1968. 575 p. In Russian
 22. Ramenskiy LG, Tsatsenkin IA, Chizhikov ON, Antipov NA. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological evaluation of fodder lands by vegetation cover]. Moscow: Sel'khozgiz Publ.; 1956. 472 p. In Russian
 23. Avrorin NA, Kachurin MKh, Korovkin AA. Materialy po rastitel'nosti Khibin [Data on vegetation of the Khibiny]. *Trudy SOPS. Serya Kol'skaya*. 1936;11:3-93. In Russian
 24. Bobrova LI, Kachurin MKh. Ocherk rastitel'nosti Monche-tundry [Survey of vegetation of Monche-tundra]. *Trudy SOPS. Serya Kol'skaya*. 1936;11:95-121. In Russian
 25. Medvedev PM. Rol' tepla i vlagi dlya zhizni rasteniy v trudnykh klimaticheskikh usloviyakh (na primere Khibinskiykh gor) [The role of moisture and heat for plant life in severe climatic conditions (case study of the Khibiny mountains)]. Moscow-Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 101 p. In Russian
 26. Salazkin AS. Ocherk rastitel'nosti basseyna r. Umby [Survey of the vegetation of the Umba river basin]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriya III, Geobotanika*. 1936;3:69-139. In Russian
 27. Solonevich KI. Rastitel'nost' severo-vostoka Lovozerskiykh gor (Kol'skiy poluostrov) [Vegetation of the northeastern Lovozersky mountains (Kolsky peninsula)]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriya III, Geobotanika*. 1936;3:37-68. In Russian
 28. Vilikaynen MI, Voronova TG, Shcherbakov NM. Fitotsenoticheskaya i khozyaystvennaya kharakteristika osnovnykh tipov elovykh lesov Pribelomorskoy oblasti [Phytocoenotic and economic description of the main fir forest types in Pribelomorskaya region]. In: *Biologicheskaya i khozyaystvennaya produktivnost' lesnykh fitotsenozov Karelii* [Biological and economic productivity of forest communities of Karelia]. Petrozavodsk: Karelian Branch of the USSR Academy of Sciences Publ.; 1977. pp. 4-14. In Russian
 29. Vilikaynen MI, Kuchko AA. K kharakteristike berezovykh lesov severnoy Karelii [On birch forests of northern Karelia]. In: *Lesnye rastitel'nye resursy Karelii* [Forest resources of Karelia]. Petrozavodsk: Karel. FAI SSSR Publ.; 1974. pp. 17-24. In Russian
 30. Sokolov SYa. Tipy lesa Shueretsko-Sorokskoy dachi Sorokskogo lesnichestva [Forest types of Shueretsko-Sorokskaya forest farm]. *Lesovodstvo i lesovedenie*. 1926;2:63-82. In Russian
 31. Sokolov SYa. K voprosu o klassifikatsii tipov elovykh lesov [On classification of fir forests]. In: *Ocherki po fitotsotsiologii i fitogeografii* [Essays on phytosociology and phytogeography]. Moscow: Novaya derevnya Publ.; 1929. pp. 205-255. In Russian

32. Sokolova LA. Rastitel'nost' rayona Loukhi-Kesten'gskogo trakta (Kareliya) [Vegetation of Loukhi-Kestenga road district (Karelia)]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriya III, Geobotanika*. 1936;3:241-307. In Russian
33. Solonevich KI. Geobotanicheskiy ocherk rayona Zapadnoy chasti Kem'-Ukhtinskogo trakta (Kareliya) [Geobotanical survey of Western Kem-Ukhta road district (Karelia)]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriya III, Geobotanika*. 1934;1:53-85. In Russian
34. Uskov SP. Tipy lesov Karelii [Forest types of Karelia]. Petrozavodsk: Knizhnoe Izdatelstvo Publ.; 1930. 87 p. In Russian
35. Zaytsev BD. Les i pochvy Severnogo kraya [Forest and soils of the Northern Area]. Arkhangelsk: Severnoe Kraevoe Izdatelstvo Publ.; 1932. 95 p. In Russian
36. Leont'ev AM. Geobotanicheskie rayony Belomorsko-Kuloyskoy chasti Severnogo kraya [Geobotanical districts of Belomorsk-Kuloy part of the Northern Area]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriya III, Geobotanika*. 1937;2:81-222. In Russian
37. Sokolova LA. Materialy k geobotanicheskomu rayonirovaniyu Onego-Severodvinskogo vodorazdela i Onezhskogo poluostrova [Data on geobotanical regioning of the Onega-Dvina watershed basin and the Onega peninsula]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriya III, Geobotanika*. 1937;2:10-80. In Russian
38. Feklistov PA, Shan'gina NP. Ekologicheskie faktory estestvennogo vozobnovleniya pod pologom el'nikov chernichnykh [Ecological factors of natural renewal in *Piceetum myrtillosum* forest type]. Arkhangelsk: Izdatel'skiy Dom SAFU Publ.; 2014. 105 p. In Russian
39. Shennikov AP, Golubeva MM. Rastitel'nost' bolotnogo massiva uchastka Arkhangel'skogo bolotnogo opytnogo polya [Vegetation of the swamp massif of Arkhangelsk experimental swamp station]. Arkhangelsk: Severnoe Kraevoe Izdatelstvo Publ.; 1930. 57 p. In Russian
40. Andreev VN. Lesnaya rastitel'nost' yuzhnogo Timana [Forest vegetation of the Southern Timan]. *Trudy Polyarnoy komissii*. 1935;24:7-64. In Russian
41. Dylis NV. Redkolesnye bereznyaki i bezlesnye ernikovye zarosli Pechorskoy taygi [Rare birch forests and *Betula nana* communities in Pechora taiga]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1939;24(4):314-338. In Russian
42. Korchagin AA. Elovye lesa zapadnogo Pritiman'ya v bassejne Mezenskoy Pizhmy [Fir forests of the western part of the Timan in the Mezenskaya Pizhma basin]. *Proceedings of Leningrad State University. Geography Series*. 1956;11:182-322. In Russian
43. Sambuk FV. Pechorskies lesa [Pechora forests]. *Trudy Botanicheskogo Muzeya*. 1932;24:63-245. In Russian
44. Neshataeva VYu, Dem'yanov VA. Lesnaya rastitel'nost' polyarnogo Urala v verkhnem techenii r. Sob' [Forest vegetation of the Polar Urals in the upper Sob river]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2002;87(5):90-109. In Russian
45. Saburov DN. Lesa Pinegi [Forest of the Pinega river]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972. 135 p. In Russian
46. Rutkovskiy VI. Tipy lesov Kemskogo kraya Karel'skoy SSR [Forest types of the Kem Area of the Karelian Soviet Socialist Republic]. *Trudy Instituta po izucheniyu lesa* [Proceedings of the Forest Research Institute]. 1933;1:1-97. In Russian
47. Dylis NV. Tipy listvennichnykh lesov yuzhnogo Timana [Larch forest types in the Southern Timan]. *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR. Seriya III, Geobotanika*. 1940;4:339-371. In Russian
48. Semenov BA, Tsvetkov VF. Lesorastitel'noe rayonirovanie predtundrovoy zony [Forest vegetation regioning of the forest-tundra zone]. In: *Northern forests: Status, dynamics, anthropogenic impact*. Proc. of the Int. Symposium. 1990. pp. 188-199. In Russian

49. Sochava VB. Botanicheskiy ocherk lesov polyarnogo Urala ot reki Nel'ki do r. Khulgi [Botanical survey of forests in the Polar Urals from the Nelka river to the Khulga river]. *Trudy Botanicheskogo Muzeya*. 1927;21:1-78. In Russian

Received 10 December 2017; Revised 22 February 2018; 21 May 2018;

Accepted 25 July 2018; Published 12 October 2018

Author info:

Leonova Nadezhda B, Cand. Sci. (Geogr.), Leading Researcher, Biogeography Department, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory, Moscow 119991, Russian Federation. E-mail: nbleonova2@gmail.com

Goryainova Ingrid N, Cand. Sci. (Geogr.), Senior Researcher, Biogeography Department, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory, Moscow 119991, Russian Federation. E-mail: biogeo@list.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК 595.762.12

doi: 10.17223/19988591/43/6

Н.В. Важенина, Е.В. Сергеева

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск, Россия

Структура и динамика населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) поймы Нижнего Иртыша

Работа выполнена при финансовой поддержке ФАНО России в рамках темы ФНИ № 0408-2014-0025 «Современное состояние биологического разнообразия юга Западной Сибири как отражение антропогенной трансформации ландшафтов» (№ государственной регистрации 116020510081)

Изучены особенности пространственного распределения жуужелиц по поперечному профилю пойменного рельефа в бассейне нижнего течения р. Иртыш на юге Уватского района Тюменской области. Изучен таксономический состав и выполнен сравнительный анализ экологической структуры населения жуужелиц трех высотных ярусов (высокого, среднего и низкого уровней) поймы левого берега р. Иртыш. Учет жуков проводили в 2008–2011 гг. методом почвенных ловушек Барбера. Установлена зависимость изменения структуры населения и динамики численности жуужелиц от расположения высотных уровней на профиле поймы. Ближе к руслу реки увеличиваются численные показатели видового богатства, разнообразия, выравнивания, доминирования и относительной численности. Высокий и средний уровень поймы занимают преимущественно мезофилы, лесолуговые виды, хищники, представленные подстилочными и подстилочно-почвенными формами. В нижнем уровне преобладают гигрофилы, прибрежные виды и виды открытых территорий, хищники поверхностно-подстилочные и подстилочные. Сезонная динамика жуужелиц в целом имеет три основных подъема активности, обусловленных фенологическими характеристиками доминирующего комплекса. Межгодовые изменения динамики жуужелиц зависят от степени и длительности затопления поймы, главным образом, влияющих на численность видов с осенне-летним типом размножения.

Ключевые слова: высотные ярусы; разнообразие; относительная численность; экологические группы.

Введение

Речная пойма представляет собой самую низкую часть дна речной долины, покрытую растительностью, и характеризуется особым микроклиматом и высоким биологическим разнообразием. Периодическое затопление поймы во время половодий и паводков обогащает сообщества биогенными элементами, ведущими к развитию богатой флоры и фауны [1].

В последнее время большое внимание уделяется изучению биоразнообразия речных пойм [2–3]. Исследования касаются не только выявления видового состава, но и биотопического распределения, численности, характеристики популяционной структуры, а также адаптивных способностей видов к перенесению временного подтопления [4]. В качестве объекта исследования часто выступают население почвенной мезофауны или отдельные группы наземных беспозвоночных [5–6], реагирующие на любые изменения условий среды. Удобной модельной группой среди них выступают жуужелицы (*Coleoptera*, *Carabidae*) [7]. Это одно из крупнейших семейств отряда Жесткокрылых, характеризующихся повсеместным распространением, высокой численностью, видовым и экологическим разнообразием [8].

Карабидофауна пойм речных долин Западной Сибири и сопредельных территорий изучена фрагментарно. На Урале и Приуралье жуужелицы береговых местообитаний рассмотрены в составе локальных фаун региона [9–10]. В Средней Сибири достаточно хорошо охарактеризованы состав, ландшафтное распределение и структура населения жуужелиц в Приенисейском районе [11–12]. Имеются данные о распределении видов в долинах рек Среднего и Нижнего Приобья [13–14].

В бассейне нижнего течения Иртыша таксономический состав *Carabidae* изучен достаточно полно [15–16], имеются сведения о сезонной и годовой динамике численности жуужелиц речных пойм [17]. Однако структура населения жуужелиц и экологические аспекты формирования пойменных сообществ практически не рассматриваются.

Речные долины, включая пойменные экосистемы, выступают в роли «экологических коридоров» в расселении видов в широтном направлении [18]. Поэтому особенно актуальным становится выявление ключевых факторов в пространственном распределении видов в достаточно динамичных речных поймах, подверженных регулярному воздействию водного режима реки. Изучению влияния временного подтопления пойменных биоценозов в результате паводков и половодий на численность и разнообразие жуужелиц посвящены работы С.М. Шафигуллиной [19], М. Герих с соавт. [20], П. Шинкевич, М. Махорски [21]. В низовьях р. Иртыш, где подъем уровня воды, главным образом, обусловлен только весенним половодьем [22], подобные исследования ранее не проводились.

Пойма Иртыша в пределах южной тайги Западной Сибири относится к сегментно-гривистому типу и представляет собой чередование грив и старичных понижений [22]. Разные уровни пойменного рельефа отличаются по длительности и степени затопления, влаго- и теплообеспеченности, структуре почвенного и растительного покрова. Эти факторы влияют на характер распределения жуужелиц и определяют толерантность видов к неустойчивым условиям поймы. Поэтому особый интерес представляет анализ видового состава, численности и экологической структуры населения жуужелиц на разных уровнях речной поймы.

Цель работы – выявить закономерности пространственно-временного распределения жуужелиц на разных уровнях поймы р. Иртыш в пределах южной тайги Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

Работы проведены в бассейне нижнего течения Иртыша в окрестностях научно-исследовательского стационара «Миссия» на юге Уватского района Тюменской области ($58^{\circ}43,210'$ с.ш., $68^{\circ}40,971'$ в.д.). Район расположен в подзоне южной тайги Западной Сибири.

Изучен участок поймы левого берега р. Иртыш. По геоморфологическому принципу и особенностям происхождения его рельефа определены три высотных яруса – низкого, среднего и высокого уровня [1, 19]. Выделены структурные элементы: 1 – хвощево-разнотравный участок на границе с пляжем, ежегодно затопливается в период половодья, $58^{\circ}43,508'$ с.ш., $68^{\circ}41,412'$ в.д. (низкий уровень с высотой от 0,5 до 1,5 м); 2 – ивняк разреженный разнотравный на поверхности гривы, $58^{\circ}43,540'$ с.ш., $68^{\circ}41,477'$ в.д. (участок среднего уровня с высотой 5,5–6 м); 3 – ивняк кустарниковый высокотравный, расположенный на вершине наиболее высокой гривы, $58^{\circ}43,565'$ с.ш., $68^{\circ}41,453'$ в.д. (участок высокого уровня поймы, 6,5–7,5 м).

На участках средней и высокой поймы исследования проведены в 2008–2011 гг. На участке низкого уровня поймы в связи с продолжительным затоплением в 2010–2011 гг. (с третьей декады апреля по третью декаду июня) учет жуужков проводили лишь в 2008–2009 гг.

Для сбора почвенной энтомофауны применяли метод почвенных ловушек Барбера [23]. В качестве ловушек использовали жестяные банки объемом 200 мл, на 1/3 заполненные 4%-ным раствором формалина. На участках поймы линейно устанавливали по 10 ловушек с интервалом 8–10 м. Выборка материала проводилась каждые десять суток. Время экспозиции ловушек в 2008, 2010, 2011 гг. – с первой декады июня по третью декаду августа, в 2009 г. – с первой декады мая по третью декаду августа. За период исследования отработано 8 699 ловушко-суток (без учета залитых водой банок) и отловлено 10 766 экземпляров имаго жуужелиц.

Экологические группы жуужелиц по биотопической приуроченности (лесная, лесоболотная, лесолуговая, луговая, полевая, лугополевая, околородная, прибрежная, прибрежно-луговая), по отношению к влажности (гигрофилы, мезофилы, ксерофилы), фенологические группы по отношению к срокам сезонного размножения (весенняя, осенняя, мультисезонная) определены на основе литературных источников [9, 24] и собственных наблюдений. По типу питания и занимаемому почвенно-растительному ярусу, согласно системе жизненных форм И.Х. Шаровой [25], жуужелицы отнесены к двум классам (зоофаги и миксофитофаги) и 11 ярусным группировкам (эпигеобионты ходящие, бегающие, летающие; стратобионты поверхностно-подсти-

лочные, подстилочные и подстилочно-почвенные; геобионты роющие; фитодендробионты стволовые; геохортобионты гарпалоидные, стратобионты поверхностные; стратохортобионты подстилочные).

Для характеристики структуры населения жуужелиц применяли следующие показатели: видовое богатство (S – общее число видов в сообществе), динамическая плотность (D – величина, отражающая число экземпляров насекомых, попавших в ловчую банку, в перерасчете на 100 ловушко-суток, в тексте экз./100 лов.-сут [26]), численное обилие (p_i – доля особей одного вида, равная отношению числа особей одного вида n_i к общему количеству особей N), коэффициент Жаккара ($K_j = C/((A+B)-C)$, где A и B – число видов в сравниваемых биотопах, C – число общих видов для данных биотопов), величина, обратная индексу доминирования Бергера–Паркера ($d = N_{\max}/N$, где $N_{\max}$ – число особей самого обильного вида), C – число общих видов для

данных биотопов), индексы видового разнообразия ($H' = - \sum p_i \times \ln p_i$) и выравненности Шеннона ($E = \frac{H'}{\ln S}$) [27].

В соответствии со шкалой О. Ренконена [28] доминантами считались виды, численное обилие которых составляло более 5%, субдоминантами – от 2 до 5%, малочисленными или редкими – менее 2%. Номенклатура *Carabidae* приведена по «Каталогу жесткокрылых Палеарктики» [8].

Результаты исследования и обсуждение

Пойменные экосистемы характеризуются особыми гидротермическими условиями, что определяет сложную структурно-функциональную организацию сообществ. Благодаря высокому уровню пространственно-временной неоднородности животное население пойм достаточно разнообразно, но в результате гидрологического режима рек не стабильно по своим экологическим параметрам и численности [29].

Известно, что в пойме подзоны южной тайги Западной Сибири сосредоточено более половины видового разнообразия карабидофауны, отмеченной С.П. Бухкало с соавт. для региона в целом [15]. На изученном участке поймы Иртыша отмечено 92 вида из 34 родов (табл. 1). Значительным числом видов представлены роды: *Bembidion* (12), *Amara* (10), *Pterostichus* (9), *Agonum* (7), *Harpalus* (6), *Dyschirius* (5), *Carabus* (4), *Badister* (4) и *Poecilus* (3).

По мере удаления от русла реки видовое богатство жуужелиц снижалось. Максимум отмечался на участке низкой поймы – 66 видов из 28 родов, среди которых 45,5% встречались только в пределах низкого уровня. К ним относились большинство прибрежных видов из родов *Acupalpus*, *Asaphidion*, *Bembidion*, *Dyschirius*, *Elaphrus*, *Oodes*, *Pelophila*, а также околотовные, прибрежно-луговые, лесоболотные, луговые и полевые представители родов *Agonum*, *Amara*, *Anisodactylus*, *Chlaenius*, *Cicindela*, *Cylindera*, *Harpalus*,

Nebria, *Pterostichus*, *Synuchus* (см. табл. 1). За период исследования (2008–2009 гг.) число видов варьировало незначительно (табл. 2), при этом 50% от выявленных здесь жуужелиц можно отнести к постоянным обитателям сообщества.

Таблица 1 [Table 1]

Распределение видов жуужелиц по относительному обилию (%) в пойменном профиле левого берега р. Иртыш и их экологическая характеристика
[Distribution of ground beetle species by relative abundance (%) in the floodplain profile of the Irtysh river left bank and their ecological characteristics]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Acupalpus meridianus</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	0,03	C	H	S	Mp	SSL
<i>Agonum dolens</i> (C. Sahlberg, 1827)	0,46	0,32	0,1	NW	H	S	Z	SL
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)	0,67	0,24	0,03	FM	H	S	Z	SL
<i>Agonum impressum</i> (Panzer, 1797)	–	0,02	8,65	NW	H	S	Z	SSL
<i>Agonum micans</i> (Nicolai, 1822)	0,18	0,34	0,07	NW	H	S	Z	SL
<i>Agonum piceum</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,02	NW	H	S	Z	SL
<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,02	0,13	CM	H	S	Z	SSL
<i>Agonum versutum</i> (Sturm, 1824)	–	–	0,02	NW	H	S	Z	SL
<i>Amara aulica</i> (Panzer, 1796)	0,05	–	–	MF	M	A	Mp	GH
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	0,05	–	–	F	M	A	Mp	SSL
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	0,30	0,17	–	F	M	S	Mp	GH
<i>Amara famelica</i> Zimmermann, 1832	0,06	0,04	0,32	MF	M	S	Mp	GH
<i>Amara littorea</i> Thomson, 1857	0,03	–	–	MF	M	S	Mp	GH
<i>Amara majuscula</i> (Chaudoir, 1850)	–	–	0,07	Fd	M	A	Mp	GH
<i>Amara ovata</i> (Fabricius, 1792)	–	0,03	–	MF	M	S	Mp	GH
<i>Amara praetermissa</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	0,05	–	–	F	X	A	Mp	SSL
<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	–	–	0,97	MF	M	S	Mp	GH

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Amara spreta</i> Dejean, 1831	–	0,02	4,54	Fd	X	S	Mp	GH
<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)	–	–	0,08	Fd	M	S	Mp	GH
<i>Anisodactylus signatus</i> (Panzer, 1796)	–	–	1,18	Fd	M	S	Mp	GH
<i>Asaphidion flavipes</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	0,03	C	H	S	Z	SSL
<i>Asaphidion pallipes</i> (Duftschmid, 1812)	–	0,02	–	C	H	A	Z	ER
<i>Badister dorsiger</i> (Duftschmid, 1812)	0,04	0,02	–	C	H	S	Z	SL
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	0,83	0,12	–	F	M	S	Z	SSL
<i>Badister peltatus</i> (Panzer, 1796)	–	0,03	–	C	H	S	Z	SL
<i>Badister unipustulatus</i> Bonelli, 1813	0,03	–	–	NW	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion andreae</i> (Fabricius, 1787)	–	–	0,06	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion argenteolum</i> Ahrens, 1812	–	–	0,45	C	H	S	Z	ER
<i>Bembidion dentellum</i> (Thunberg, 1787)	–	0,02	0,8	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion gilvipes</i> Sturm, 1825	0,05	0,62	0,02	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion guttula</i> (Fabricius, 1792)	–	0,02	0,06	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion litorale</i> (Olivier, 1790)	0,03	–	7,31	C	H	S	Z	ER
<i>Bembidion obliquum</i> Sturm, 1825	–	–	0,24	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion quadrinaculatum</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	2,92	CM	M	S	Z	SSL
<i>Bembidion ruthenum</i> Tschitrine, 1895	–	–	0,1	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion semipunctatum</i> (Donovan, 1806)	–	–	1,88	C	H	S	Z	SSL
<i>Bembidion striatum</i> (Fabricius, 1792)	–	–	0,62	C	H	S	Z	ER
<i>Bembidion velox</i> (Linnaeus, 1761)	–	–	0,19	C	H	S	Z	ER
<i>Blemus discus</i> (Fabricius, 1792)	–	0,05	0,11	C	H	A	Z	SL

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Bradycellus caucasicus</i> (Chaudoir, 1846)	0,05	–	–	MF	M	S	Mp	SSL
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	0,11	0,18	–	F	M	A	Z	SL
<i>Calosoma investigator</i> (Illiger, 1798)	0,05	0,28	7,98	F	M	S	Z	EL
<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798	0,10	0,23	0,02	FMd	M	S	Z	EL
<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	0,06	0,02	–	MF	M	S	Z	EL
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758	13,30	13,33	0,2	FMd	H	S	Z	EL
<i>Carabus menetriesi</i> Faldermann, 1827	–	0,06	–	NW	H	S	Z	EL
<i>Chlaenius nigricornis</i> (Fabricius, 1787)	0,14	0,25	2,97	NW	H	S	Z	SSL
<i>Chlaenius tristis</i> (Schaller, 1783)	–	–	0,02	NW	H	S	Z	SSL
<i>Cicindela campestris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,06	Md	M	S	Z	EF
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	6,88	9,66	11,00	MF	M	S	Z	GD
<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	0,53	0,26	–	F	M	A	Z	EL
<i>Cylindera germanica</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,02	Md	M	S	Z	EF
<i>Dromius quadraticollis</i> A. Morawitz, 1862	–	0,05	–	F	M	S	Z	PS
<i>Dyschirius globosus</i> (Herbst, 1783)	0,39	0,54	1,00	MF	M	S	Z	GD
<i>Dyschirius intermedius</i> (Putzeys, 1846)	0,05	–	0,43	C	H	S	Z	GD
<i>Dyschirius longicollis</i> (Motschulsky, 1844)	–	–	0,06	C	H	S	Z	GD
<i>Dyschirius nitidus</i> (Dejean, 1825)	–	–	0,43	C	H	S	Z	GD
<i>Dyschirius politus</i> (Dejean, 1825)	–	–	0,03	C	H	S	Z	GD
<i>Elaphrus cupreus</i> Duftschmid, 1812	0,05	–	0,05	C	H	S	Z	ER
<i>Elaphrus riparius</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,10	C	H	S	Z	ER
<i>Harpalus calceatus</i> (Duftschmid, 1812)	–	–	0,02	Fd	X	A	Mp	GH

Продолжение табл. 1 [Table 1 (continuation)]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Harpalus griseus</i> (Panzer, 1796)	–	–	0,03	Fd	X	A	Mp	ShL
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	1,67	1,91	0,03	FMd	M	S	Mp	GH
<i>Harpalus rubripes</i> (Duftschmid, 1812)	0,20	–	–	MF	X	A	Mp	GH
<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	0,21	0,35	0,40	MF	M	A	Mp	ShL
<i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1796)	0,05	–	–	MF	X	S	Mp	GH
<i>Leistus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,07	–	Md	M	A	Z	SL
<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig in Panzer, 1793)	0,23	0,61	–	F	H	A	Z	SL
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	–	0,04	0,09	FM	H	S	Z	SSL
<i>Nebria livida</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	6,78	NW	H	A	Z	SSL
<i>Oodes helopioides</i> (Fabricius, 1792)	–	–	0,02	C	H	S	Z	SSL
<i>Oxypselaphus obscurus</i> Herbst, 1784	7,77	5,34	0,54	NW	H	S	Z	SL
<i>Panagaeus cruxmajor</i> (Linnaeus, 1758)	0,08	0,04	0,03	NW	H	S	Z	SSL
<i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir, 1844	0,46	0,55	0,03	FM	H	A	Z	SL
<i>Patrobus atrorufus</i> (Stroem, 1768)	0,47	0,09	–	FM	H	A	Z	SL
<i>Pelophila borealis</i> (Paykull, 1790)	–	–	0,02	C	H	A	Z	SSL
<i>Platynus assimilis</i> (Paykull, 1790)	3,50	4,45	21,18	FM	H	S	Z	SL
<i>Platynus longiventris</i> Mannerheim, 1825	0,22	0,07	0,25	FM	H	S	Z	SL
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	0,35	4,13	9,45	Fd	M	S	Z	SLC
<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	0,02	–	–	MF	X	A	Z	SLC
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	0,80	1,18	0,95	MF	M	S	Z	SLC
<i>Pterostichus akozyrevi</i> O.Berlov & E.Berlov, 1999	–	–	0,03	CM	M	S	Z	SL
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	0,97	1,16	1,51	NW	H	S	Z	SLC

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Виды [Species]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Экологи- ческие группы [Ecological groups]		Жизненные формы [Life forms]		
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	BG	HG	FG	TG	LG
<i>Pterostichus gracilis</i> (Dejean, 1828)	–	0,03	–	NW	H	S	Z	SLC
<i>Pterostichus laticollis</i> (Motschulsky, 1844)	0,44	0,99	0,71	FM	H	S	Z	SLC
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	7,73	9,47	0,19	FMd	M	Ms	Z	SLC
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	9,28	13,42	0,68	FMd	M	Ms	Z	SLC
<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull, 1790)	–	0,02	–	FM	H	S	Z	SLC
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	7,66	4,63	–	F	M	S	Z	SLC
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	3,16	1,25	0,17	FM	H	S	Z	SL
<i>Synuchus vivalis</i> Illiger, 1798	–	–	0,03	MF	X	A	Z	SL
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	30,24	23,24	1,49	FMd	H	A	Z	SL

Примечание [Note]. BG – биотопические группы [Biotope groups]: F – лесная [Forest], FM – лесоболотная [Forest-swampy], FMd – лесолуговая [Forest-meadow], Md – луговая [Meadow], MF – лугополевая [Meadow-field], Fd – полевая [Field], NW – околотоводная [Near-water], C – прибрежная [Riverside], CM – прибрежно-луговая [Riverside-meadow]; HG – экологические группы по отношению к влажности [Ecological groups according to humidity]: H – гигрофилы [Hygrophils], M – мезофилы [Mesophylls], X – ксерофилы [Xerophiles]; FG – фенологические группы [Phenological groups]: A – осенняя [Autumn], S – весенняя [Spring], Ms – мультисезонная [Multiseasonal]; TG – трофические классы [Trophic classes]: Z – зоофаги [Zoophagous], Mp – миксофитофаги [Muxophytrophagous]; LG – ярусные группировки [Layer groups]: EL – эпигеобионты ходячие, крупные [Epigeobionts walking, large], ER – эпигеобионты бегающие [Epigeobionts running], EF – эпигеобионты летающие [Epigeobionts flying], SSL – стратобионты-скважинки поверхностно-подстилочные [Stratobionts surface and litter-dwelling], SL – стратобионты-скважинки подстилочные [Stratobionts litter-dwelling], SLC – стратобионты зарывающиеся подстилично-почвенные [Stratobionts litter and crevice-dwelling], GD – герпетобионты роющие [Geobionts digging]; PS – фитодендробионты стволовые [Phytodendrobionts stem-dwelling hortobionts], GH – герпетобионты гарпалоидные [Geohortobionts harpaloid], ShL – стратохортобионты подстилочные [Stratohortobionts litter-dwelling].

В средней пойме зарегистрировано 50 видов из 24 родов. Только на участке среднего уровня встречались прибрежные виды *A. pallipes*, *B. peltatus*, околотоводные *C. menetriesi*, *P. gracilis*, лесоболотный *P. nigrita*, лесной *D. quadraticollis*, луговой *L. ferrugineus* и лугополевой *A. ovata*, составлявшие 16% от представленных здесь видов. Видовое богатство в разные годы представлено 27–33 видами, 36% составили постоянный компонент сообщ-

щества.

В высокой пойме отмечено минимальное число видов – 47 из 22 родов. Среди выявленных видов 19,2% жуужелиц отмечены только в пределах этого участка. Это преимущественно лугополевые миксофитофаги, приуроченные к определенной кормовой базе, почвенно-растительным условиям и не совершающие дальних миграций в поисках пищи: *A. brunnea*, *A. littorea*, *A. aulica*, *A. praetermissa*, *B. unipustulatus*, *B. caucasicus*, *H. rubripes*, *H. tardus* и *P. lepidus*. Показатель видового богатства варьировал по годам от 24 до 31. К постоянным обитателям относились 38,3%.

Общими для трех сообществ выступали 26 видов. Наибольший коэффициент сходства обнаружен между населением жуужелиц поймы высокого и среднего уровня ($K_j = 0,5$). Их объединяет 34 общих вида, что определено близким расположением сообществ относительно друг друга и похожими микроклиматическими условиями. Менее сходно население жуужелиц низкой поймы с населением высокой ($K_j = 0,3$) и средней поймы ($K_j = 0,3$), резко отличающихся по почвенно-растительным условиям.

В целом за период исследования численность доминирующего комплекса населения жуужелиц на всем профиле поймы оставалась неизменной: доминанты составляли от 10 до 14%, субдоминанты – 4,5–6%, на долю малочисленных и редких видов приходилось до 84%.

Состав доминирующего комплекса на всех участках поймы достаточно динамичен. Лишь один вид – *C. fossor* – доминировал во всех сообществах, достигая максимальной численности 36,8 экз./100 лов.-сут. на участке низкой поймы в 2008 г. Вид относится к лугополевой экологической группе и предпочитает глинистые и суглинистые почвы. Он широко распространен в низовьях Иртыша, где массово встречается в прибрежных лесах и на лугах [15].

В пойме высокого и среднего уровня доминировали лесолуговые виды *C. granulatus*, *T. secalis*, *P. niger*, *P. melanarius*, лесной *P. oblongopunctatus* и околотовный *O. obscurus*, которые резко снижали свою численность при низком уровне (см. табл. 1). Характерно, что *C. granulatus* и *P. niger* – эврибионтные виды, широко распространенные в пойменных биотопах южной тайги Западной Сибири [15, 30], численно преобладали на протяжении всего периода исследований.

В населении жуужелиц низкой поймы в группу доминантов входили 7 видов, среди которых 4: лугополевой *C. fossor*, прибрежный *B. litorale*, полевой *P. cupreus* и лесоболотный *P. assimilis* – в сумме составляли половину (48,9%) численного обилия сообщества (см. табл. 1).

Среднепогодные показатели индексов обратного доминирования Бергера–Паркера, разнообразия и выравнивания Шеннона возрастали от высокого уровня поймы к низкому (см. табл. 2). Значения индексов существенно варьировали по годам. Для населения жуужелиц нижней поймы характерны наиболее высокие показатели индексов Шеннона, которые не менялись на протяжении двух лет: $H = 2,6$, $E = 0,6$. Все это указывает

на относительно большое разнообразие (49–50 видов) и выравненность населения (6–7 доминантов). Индекс обратного доминирования варьировал от 4,3 до 5.

Таблица 2 [Table 2]

**Структура населения жуужелиц в сообществах пойменного рельефа
левого берега р. Иртыш**
[Structure of the ground beetle population in communities
of the floodplain relief of the Irtysh river left bank]

Уровни поймы [Floodplain levels]	Показа- тели [Indicators]	Годы исследования [Years of research]				Всего [Total]
		2008	2009	2010	2011	
Высокий [High]	S	29	30	24	31	47
	D	70,68±3,2	78,17±3,4	74,98±5,6	121,29±9,1	86,28±4,71
	1/d	4,77	5,27	1,96	1,96	2,95
	H'	2,46±0,08	2,47±0,08	1,87±0,07	1,85±0,07	2,35±0,08
	E	0,73±0,03	0,72±0,03	0,59±0,02	0,53±0,02	0,61±0,02
Средний [Medium]	S	27	33	30	33	50
	D	138,45±6,7	111,7±4,5	79,88±4,4	153,40±10,9	120,86±5,44
	1/d	4,0	5,0	2,86	2,04	4,17
	H'	2,29±0,08	2,55±0,08	2,23±0,08	1,9±0,07	2,52±0,08
	E	0,69±0,03	0,73±0,03	0,65±0,03	0,57±0,02	0,64±0,02
Низкий [Low]	S	49	50	–	–	66
	D	263,63±9,8	135,6±5,2	–	–	199,62±7,33
	1/d	5	4,35	–	–	4,77
	H'	2,60±0,07	2,60±0,07	–	–	2,80±0,07
	E	0,66±0,03	0,66±0,03	–	–	0,66±0,03

Примечание. Показатели: S – видовое богатство, D – динамическая плотность, экз. на 100 лов.-сут, 1/d – индекс обратного доминирования Бергера–Паркера, H' – индекс разнообразия Шеннона, E – индекс выравненности Шеннона; данные для D, H' и E представлены в виде среднего арифметического и стандартного отклонения.

[Note. Indicators: S - Species richness; D - Dynamic density, specimens per 100 trap-nights; 1/d - the Berger-Parker index; H - the Shannon's diversity index; E - the Shannon's equalization index; the data for D, H' and E are presented as an arithmetic mean and standard deviation].

Наибольшие значения индексов для высокой и средней поймы отмечены в 2009 г., что связано с большим числом видов (30–33) и количеством доминантов (8–9) в сообществах в этот период. В 2010–2011 гг. резкое увеличение численности одного вида *T. secalis* (от 0,4% численного обилия в 2008 г. до 50% в 2011 г. в средней пойме и от 1,6 до 50,2% – соответственно в высокой) привело к снижению индекса выравненности сообществ. Наиболее низкие значения индексов в этих сообществах отмечены в 2011 г.

По мере приближения к руслу реки численное обилие (динамическая плотность) населения жуужелиц изменялось в среднем от 86,3 до 199,6 экз./100 лов.-сут (см. табл. 2). Относительно высокая численность жуужелиц в пойменных биоценозах, расположенных ближе к урезу воды, отмечали в своих работах А.Ю. Полежаева [31], Л.Б. Рыбалов с соавт. [12, 17, 32] и М. Гериш с соавт. [20].

Наиболее массовыми в низкой пойме оказались *P. assimilis* (до 51,4 экз./100 лов.-сут), *A. impressum* (до 37,4 экз./100 лов.-сут), *C. fossor* (до 36,8 экз./100 лов.-сут), *C. investigator* (до 30,6 экз./100 лов.-сут) и *B. litorale* (до 20,6 экз./100 лов.-сут). Значительное снижение уловистости этих видов в средней и высокой пойме определяет снижение относительной численности населения жуужелиц этих участков.

Показатели динамической плотности жуков значительно варьировали по годам (см. табл. 2). Максимум 263,6 экз./100 лов.-сут зарегистрирован в низкой пойме в 2008 г., в 2009 г. показатель сокращается в два раза – 135,6 экз./100 лов.-сут. В средней и высокой пойме уловистость в разные годы исследований изменялась от 79,8 до 153,4 экз./100 лов.-сут и от 70,6 до 121,3 экз./100 лов.-сут соответственно. Наибольшие показатели уловистости приходятся на 2011 г. и связаны с высокой активностью в сообществах *T. secalis* (60,9–76,7 экз./100 лов.-сут).

Биотопический спектр жуужелиц сформирован 9 экологическими группами (табл. 3). По числу видов в населении жуужелиц высокой поймы преобладала лугополевая группа (25,5%), средней – околотовдная и лесо-болотная (по 18%), низкой – прибрежная (33,3%). Основное численное обилие в ивняках составляли лесолуговые виды (62,3% в высоком и 61,6% в среднем уровне поймы). На участке низкой поймы соотношение обилия экологических групп жуужелиц менее резкое, однако даже на этом фоне выделялись лесоболотная (22,5%) и околотовдная группы (20,7%). Пограничное положение с песчаным пляжем и разнотравным ивняком, неравномерное увлажнение почвы за счет островков разреженной растительности (хвощ, череда, горец) определило обитание на этом участке видов с различными требованиями к экологическим условиям.

При переходе от верхнего уровня поймы к нижнему наблюдалось увеличение относительного обилия видов, тяготеющих к водоемам (прибрежных, околотовдных, лесоболотных, прибрежно-луговых), видов открытых травянистых биотопов (лугополевых и полевых) и значительное снижение обилия лесолуговых видов. Такое пространственное распределение биотопической структуры населения жуужелиц закономерно и коррелирует с изменением степени увлажнения, теплообеспеченности, характера растительного и почвенного покрова на протяжении всего профиля поймы.

Пространственное распределение экологических групп жуужелиц по отношению к влажности в пойменном профиле соответствует степени увлажнения и теплообеспеченности почвы трех изученных участков. В целом 56,6% видового состава представляли гигрофилы, 34,7% – мезофилы и 8,7% – ксерофилы. Согласно геоморфологическим особенностям, аллювиальные иловато-глиеые почвы нижнего яруса поймы обладают наибольшими показателями влагообеспеченности за счет стока грунтовых вод и весеннего половодья [1]. Поэтому на участке нижнего уровня отмечалась наибольшая концентрация гигрофильных видов – 65,2%, их количество снижалось к среднему (58%) и верхнему уровням (44%). При этом вверх по про-

филю поймы за счет понижения грунтовых вод возрастает мезофильность населения жуужелиц: 28,7 – 40 – 42% соответственно. Ксерофилы менее разнообразны и представлены наибольшим числом видов (4) в высокой (8%) и низкой пойме (6%).

Таблица 3 [Table 3]

Биотопическое распределение жуужелиц по числу видов и относительной численности (%) в пойменном профиле левого берега р. Иртыш
[Biotopic distribution of ground beetles by number of species and relative abundance (%) in the floodplain profile of the Irtysh river left bank]

Биотопические группы [Biotope groups]	Уровни поймы [Floodplain levels]			Всего видов [Total species]
	Высокий [High]	Средний [Medium]	Низкий [Low]	
Прибрежная [Riverside]	5 (0,2)	7 (0,8)	22 (13,0)	25 (4,6)
Лугополевая [Meadow-field]	12 (8,8)	7 (11,8)	7 (14,7)	15 (11,8)
Околоводная [Near-water]	7 (9,6)	9 (7,6)	11 (20,7)	14 (12,6)
Лесная [Forest]	9 (9,8)	8 (6,3)	1 (8,0)	10 (8,0)
Лесоболотная [Forest-swampy]	7 (8,9)	9 (7,7)	7 (22,5)	9 (13,0)
Лесолуговая [Forest-meadow]	6 (62,3)	6 (61,6)	6 (2,6)	6 (42,3)
Полевая [Field]	1 (0,4)	2 (4,2)	7 (15,4)	7 (6,6)
Луговая [Meadow]	–	1 (0,1)	2 (0,1)	3 (0,1)
Прибрежно-луговая [Riverside-meadow]	–	1	3 (3,1)	3 (1,0)

Примечание. Относительное обилие с показателем ниже 0,1 в таблице не приводится.
 [Note. Relative abundance with an indicator less than 0.1 is not shown in the Table].

Интересно, что изменение численного обилия экологических групп в отношении трех ярусов поймы не имеет общей направленности. Относительная численность гигрофилов варьировала от 53,3 до 62,5%, мезофилов – от 37,2 до 46,7%, ксерофилов – от 0,1 до 4,6%. Максимальное обилие ксерофильных видов отмечено в нижней пойме.

Основу трофической структуры поймы составляли зоофаги, преобладающие как по числу видов – 72, так и по численности – 96%. Миксофитофаги представлены 20 видами, не превышающими 4% численного обилия.

Класс зоофагов представлен 8 группами (табл. 4). Среди них по числу видов преобладали обитатели почвенной подстилки, скважин и трещин: стратобионты поверхностно-подстилочные (20), подстилочные (20) и зарывающиеся подститочно-почвенные (10). По численности на их долю приходилось 70,7% обилия.

В пространственном распределении жизненных форм жуужелиц по профилю поймы выявлен ряд закономерностей. Среди стратобионтов поверхностно-подстилочные формы наиболее многочисленны в нижнем уровне, так как насыщение водой порового пространства аллювиальных почв препятствует заселению жуками более глубоких горизонтов почвы [30, 33]. Следует отметить массовые виды *N. livida*, *B. dentellum*, *B. quadrimaculatum*, *A. impressum*, *C. nigricornis*, предпочитающие суглинистые почвы с илом

и трещинами усыхания на хвощево-разнотравном участке. Зарывающиеся подстильно-почвенные формы (*P. niger*, *P. melanarius*), тяготеющие к легким суглинкам и развитой подстилке, отличались высокой численностью на участке средней поймы. Подстилочные формы (наиболее многочисленными из которых *A. dolens*, *C. micropterus*, *O. obscurus*, *P. strenuus*, *T. secalis*) составляли значительную долю в ивняке кустарникового (высокая пойма) с подстилкой из ливы и ветоши. Исключение составил гидрофильный вид *P. assimilis*, по морфоадаптивным характеристикам относящийся к подстилочным формам [25], но при этом он встречался в больших количествах в нижнем уровне поймы и снижал свою численность к верхнему (см. табл. 1).

Геобионты представлены роющей группой, куда входят *C. fossor* и представители рода *Dyschirius*, предпочитающие песчано-глинистые почвы нижнего уровня поймы.

Таблица 4 [Table 4]

Распределение жизненных форм жуужелиц по числу видов и относительной численности (%) в пойменном профиле левого берега р. Иртыш
[Distribution of life forms of ground beetles by number of species and relative abundance (%) in the floodplain profile of the Irtysh river left bank]

Жизненные формы [Life forms]		Уровни поймы [Floodplain levels]			Всего видов [Total species]
		Высо- кий [High]	Сред- ний [Medi- um]	Низкий [Low]	
Эпигеобионты [Epigeobionts]	Ходящие, крупные [Large walking]	5 (14,0)	6 (14,2)	3 (8,2)	6 (12,2)
	Бегающие [Running]	2	1	6 (8,8)	7 (3,0)
	Летающие [Flying]	—	—	2	2
Стратобионты [Stratobionts]	Поверхностно- подстилочные [Surface and litter-dwelling]	5 (1,2)	9 (1,5)	8 (24,9)	20 (9,2)
	Подстилочные [Litter-dwelling]	13 (47,2)	16 (36,9)	14 (24,1)	20 (36,0)
	Подстильно-почвенные [Litter & crevice-dwelling]	8 (27,3)	9 (35,0)	6 (13,7)	10 (25,5)
Геобионты [Geobionts]	Роющие [Digging]	3 (7,5)	2 (10,2)	6 (13,1)	6 (10,2)
Фитодендробионты [Phytodendrobionts]	Стволовые [Stem-dwelling hortobionts]	—	1	—	1
Всего зоофагов [Total zoophagous]		36 (97,2)	44 (97,8)	55 (92,8)	72 (96)
Геохортобионты [Geohortobionts]	Гарпалоидные [Harpaloid]	7 (2,7)	5 (2,2)	8 (7,2)	14 (4)
Стратобионты [Stratobionts]	Поверхностно- подстилочные [Surface and litter-dwelling]	3 (0,1)	—	1	4

Жизненные формы [Life forms]		Уровни поймы [Floodplain levels]			Всего видов [Total species]
		Высо- кий [High]	Сред- ний [Medi- um]	Низкий [Low]	
Стратохорто- бионты [Stratohortobionts]	Подстилочные [Litter-dwelling]	1	1	2	2
Всего миксофитофагов [Total myxophytophagous]		11 (2,8)	6 (2,2)	11 (7,2)	20 (4)

Примечание. Относительное обилие с показателем ниже 0,1 в таблице не приведены.

[Note. Relative abundance with an indicator less than 0.1 is not shown in the Table].

Эпигеобионты ходящие наиболее многочисленны в высокой и средней пойме (*C. granulatus*) и менее – в нижней (*C. investigator*). Эпигеобионты бегающие фиксировались в низкой пойме, и в основном представлены родами *Elaphrus* и *Bembidion*, среди которых *B. litorale* и *B. quadrimaculatum* более многочисленны. Эпигеобионты летающие *C. germanica* и *C. campestris* встречались только в нижнем участке поймы, хотя для исследованной территории они обычны на суходольных лугах и песках [15].

Фитодендробионты стволовые представлены одним видом – *D. quadraticollis*. Следует отметить, что метод сбора жуков, используемый в данной работе, не учитывает обитателей стволов и крон деревьев.

Класс миксофитофагов включал три группы. По числу видов и численности преобладали геохортобионты гарпалоидные (представители родов *Amara*, *Anisodactylus* и *Harpalus*) в низкой пойме. Менее обильны обитатели подстилки и травянистого яруса – группа стратобионтов (*A. brunnea*, *A. praetermissa*, *B. caucasicus*, *A. meridianus*) и стратохортобионтов (*H. griseus*, *H. rufipes*).

По фенологической характеристике населения жукелиц поймы большинство (75%) составляли виды весенней группы, период размножения которых приходится на весну и начало лета. Виды осенней группы, размножающиеся во второй половине лета и осенью, не превышали 22,8%. Мультисезонные виды, дающие поколения в течение всего вегетационного периода, представляли лишь 2,2%.

Сезонная динамика видов жукелиц изучена в период их наибольшей активности с июня по август (рис. 1). Выявлено три основных пика активности жукелиц. Первый (весенне-летний) подъем численности приходился на июнь. Второй (летний) подъем обусловлен активностью мультисезонных видов и наблюдался во второй декаде июля, третий (летне-осенний) – в отдельные годы приходился на вторую декаду августа (2009 г.) и третью декаду июля (2010 г.). В первой декаде июля отмечено общее снижение уловистости жуков.

За период исследования наиболее стабильным считался весенне-летний подъем активности жуков. Максимальные показатели регистрировались в 2008 г.: на участке низкой поймы в третьей декаде июня – 686,0 экз./100 лов.-сут, в средней и высокой пойме – во второй декаде июня, где составляли 438,0 и 248,0 экз./100 лов.-сут соответственно. В 2009 г. в низкой пойме также

отмечался значительный подъем активности видов во второй декаде июня (575,0 экз./100 лов.-сут). На остальных уровнях поймы, в последующие годы (2009–2011 гг.) весенне-летние пики активности видов, в основном, приходились на первую декаду июня и не превышали 199,0 экз./100 лов.-сут.

На всех уровнях поймы основу населения в первой половине лета составляли весенние виды *P. assimilis* (от 23,5 до 236,0 экз./100 лов.-сут) и *C. fossor* (от 19,3 до 130,0 экз./100 лов.-сут). Весенне-летний подъем активности жуков в нижней пойме также определили *A. impressum* (от 33,0 до 152,0 экз./100 лов.-сут), *B. litorale* (от 27,0 до 130,0 экз./100 лов.-сут), *C. investigator* (от 25,0 до 113,0 экз./100 лов.-сут), в июньских – *C. granulatus* (от 26,0 до 108,0 экз./100 лов.-сут) и *P. oblongopunctatus* (от 13,0 до 39,0 экз./100 лов.-сут). В средней пойме в этот период в 2010 г. значительной численностью отличались *P. cupreus* (59,0 экз./100 лов.-сут), в 2011 г. – *O. obscurus* (25,4 экз./100 лов.-сут).

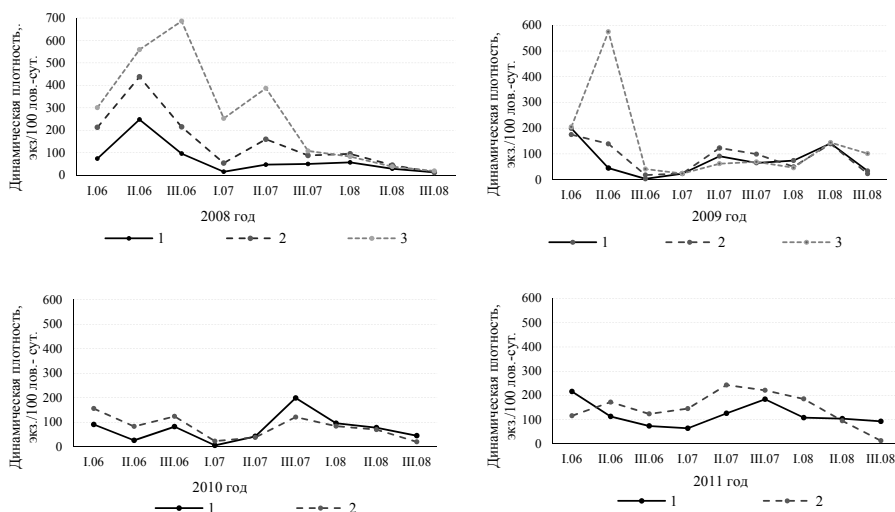


Рис. 1. Сезонная динамика численности жуужелиц в сообществах трех уровней поймы левого берега р. Иртыш в июне–августе 2008–2011 гг.
(Уровни поймы: 1 – высокий, 2 – средний, 3 – низкий)

[Fig. 1. Seasonal dynamics of the abundance of ground beetles in communities of three floodplain levels of the Irtysh river left bank in June–August 2008–2011. Floodplain levels: 1 - High, 2 - Medium, 3 - Low. On the Y-axis - Dynamic density (specimens per 100 trap-nights); on the X-axis - Year]

Наиболее выраженный летний пик численности жуков (387,5 экз./100 лов.-сут) наблюдался в 2008 г. во второй декаде июля в низкой пойме, за счет повышения динамической плотности *B. quadrimaculatum* (62,5 экз./100 лов.-сут) и *P. cupreus* (33,7 экз./100 лов.-сут). Снижение динамической плотности этих видов определило отсутствие второго пика в 2009 г.

В населении средней и высокой поймы летний пик численности жуужелиц наблюдался во второй декаде июля в 2008 г. (в среднем уровне), в 2009 г.

и третьей декаде июня в 2010 г. Всплеск активности видов в этот период определили виды мультисезонной фенологической группы: *P. niger* (от 9,0 до 31,0 экз./100 лов.-сут.) и *P. melanarius* (от 8,7 до 30,0 экз./100 лов.-сут.).

Осенне-летние пики динамической плотности наблюдались в 2009 г. (вторая декада августа) и в 2010 г. (третья декада июля). В 2008 г. с третьей декады июля выявлена относительно низкая активность жужелиц на всех уровнях поймы. В 2011 г. со второй декады июля на среднем уровне поймы и с третьей декады июля в высоком отмечалось повышение уловистости жуков с медленным спадом ко второй декаде августа. Летне-осенние подъемы уловистости практически полностью связаны с массовым размножением «осенних» видов: *N. livida* (66,3 экз./100 лов.-сут в нижней пойме) и *T. secalis* (от 11,1 до 188,0 экз./100 лов.-сут.).

Довольно низкая летне-осенняя численность некоторых видов жужелиц в 2008 г., вероятно, связана с аномальным весенним половодьем в 2007 г. Максимальный уровень подъема воды в р. Иртыш в этот год составлял 8,48 м, при этом все уровни поймы оказались затоплены не меньше месяца. Безусловно, это обстоятельство отразилось на развитии ряда видов, особенно, характеризующихся летне-осенним пиком размножения. Среди них наиболее четко выделялись *N. livida* и *T. secalis*, зимующие в почве на преимагинальных стадиях и отрождающиеся преимущественно во второй половине июня [34]. По-видимому, гибель основной массы личинок и куколок жуков в 2007 г. определила их очень низкую плотность популяций в 2008 г., где уловистость этих видов не превышала 4,0 экз./100 лов.-сут. В последующие годы наблюдалось восстановление численности отмеченных жужелиц, обилие которых возросло в сотни раз: *N. livida* до 63,3 экз./100 лов.-сут, *T. secalis* до 157,2 экз./100 лов.-сут.

Полученные результаты согласуются с ранее проведенными исследованиями. Негативное влияние временного подтопления пойменных биоценозов на численность популяции *T. secalis* отмечалось в работах П. Шинкевич, М. Змихорски [21] и Л.Б. Рыбалова, А.И. Бастракова [32]. В пляжной зоне поймы р. Иртыш А.И. Бастраков и Л.Б. Рыбалов (2008, 2012 гг.) также выявили наиболее высокую относительную численность жужелиц в весенне-летний период 2008 г., после воздействия длительного половодья в 2007 г. [17, 32].

Таким образом, наибольшее сходство эколого-фаунистической структуры и динамики населения жужелиц обнаружено между сообществами среднего и высокого уровня поймы, значительно отличающегося от населения низкой поймы. Согласно изменению влагообеспеченности почвы нижний уровень занимали преимущественно гигрофильные прибрежные виды и мезофильные виды открытых территорий, обитающие на поверхности, в скважинах и трещинах почвы. Более высокие уровни поймы, представленные ивняками, в основном, населяли мезофильные лесолуговые виды, обитающие в подстилке и верхних слоях почвы. Выявленные аспекты пространственно-вре-

менного распределения жуужелиц в исследованных пойменных сообществах Иртыша, в первую очередь, обусловлены их гигрофильностью (отношением к почвенно-влажностным условиям) и характером растительного покрова высотных ярусов пойменного рельефа.

Выводы

1. Установлено, что показатели видового разнообразия и численности жуужелиц зависят от положения сообщества на пойменном профиле и уменьшаются по мере удаления от уреза воды.

2. В направлении от нижнего уровня поймы к верхнему выявлено снижение доли гигрофильных видов (околоводных, лесоболотных, прибрежно-луговых), видов открытых биотопов (полевых, лугополевых) и увеличение мезофитных лесолуговых видов.

3. На верхних пойменных уровнях увеличивается доля зоофагов, обитающих в подстилке (стратобионтов подстилично-почвенных и постиличных), и снижается доля зоофагов, обитающих на поверхности почвы (эпигеобионтов бегающих и стратобионтов поверхностно-подстильных). Основное численное обилие миксофитофагов сосредоточено в нижнем уровне поймы и представлено обитателями подстилично-почвенного яруса.

4. Сезонная динамика жуужелиц исследованных биотопов обусловлена, главным образом, фенологией размножения видов, а многолетняя – гидро-режимом реки.

Авторы выражают благодарность с.н.с., канд. биол. наук Р.Ю. Дудко (Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия) за помощь в определении жуужелиц.

Литература

1. Еленевский Р.А. Вопросы изучения и освоения пойм. М. : ВАСХНИЛ, 1936. 100 с.
2. Kooistra L., Wamelink W., Schaepman-Strub G., Schaepman M., Dobben H., Aduaka U., Batelaan O. Assessing and predicting biodiversity in a floodplain ecosystem: Assimilation of net primary production derived from imaging spectrometer data into a dynamic vegetation model // Remote Sensing of Environment. 2008. Vol. 112. PP. 2118–2130. doi: 10.1016/j.rse.2007.10.010
3. Schindler S., O'Neill F.H., Biro' M., Damm C., Gasso V., Kanka R., Sluis T., Krug A., Lauwaars S.G., Sebesvari Z., Pusch M., Baranovsky B., Ehlert T., Neukirchen B., Martin J.R., Euller K., Mauerhofer V., Wrbka T. Multifunctional floodplain management and biodiversity effects: a knowledge synthesis for six European countries // Biodivers Conserv. 2016. Vol. 25. PP. 1349–1382. doi: 10.1007/s10980-014-9989-y
4. TufI.H., Dedek P., Jandova S., Tvardik D. Length of recovery of soil macrofauna communities (Coleoptera: Carabidae, Isopoda: Oniscidea) after an irregular summer flood // Peckiana. 2008. Vol. 5. PP. 65–75.
5. Adis J., Junk W.J. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. PP. 711–731. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00892.x

6. Horcicko I. Dominancy of beetles families and species recorded in floodplain forest ecotone // *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium. Biological.* 2002. Vol. 39–40. PP. 41–64.
7. Koivula M.J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) reflecting environmental conditions // *Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies.* Kotze D.J., Assmann T., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R., editors. *Zookeys.* 2011. Vol. 100. PP. 287–317. doi: [10.3897/zookeys.100.1533](https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1533)
8. Catalogue of Palaearctic Coleoptera: Archostemata – Myxophaga – Adephaga. Löbl I. & Löbl D., editors. 2017. Vol. 1. 1443 p.
9. Воронин А.Г. Фауна и комплексы жуужелиц (*Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae*) лесной зоны Среднего Урала (эколого-зоогеографический анализ). Пермь : Изд. -во Пермского университета, 1999. 244 с.
10. Козырев А.В., Козьминых В.О., Есюнин С.Л. Состав локальных фаун жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Урала и Приуралья // *Вестник Пермского университета. Биология.* 2000. Вып. 2. С. 165–215.
11. Rybalov L.B., Rossolimo T.E. Asian ecological transect: evaluation of biodiversity of soil animal communities in the Central Siberia // *Personal, societal, and ecological values of Wilderness: Sixth World wilderness Congress proceedings on research, management and allocation.* 1998. Vol. 1. PP. 49–54.
12. Рыбалов Л.Б., Воробьева И.Г., Макаров К.В. Состав и структура почвенного населения жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) в среднетаежных ландшафтах центральной (Енисейской) Сибири // *Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир.* М. : РАСХН, 2002. С. 43–59.
13. Зиновьев Е.В. Локальные фауны жуужелиц (*Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae*) Среднего Приобья и прилегающих территорий // *Биологические ресурсы и природопользование : сб. научных трудов / под ред. Г.М. Кукуричкина, Л.Ф. Шепеловой, А.Н. Панькова, А.И. Шепелова, В.Н. Тюрина.* Сургут : Дефис, 2007. Вып. 10. С. 134–148.
14. Зиновьев Е.В., Акопян Э.К. Фауна напочвенных жесткокрылых (*Insecta: Coleoptera*) Березовского заказника (Нижнее Приобье) // *Вестник Алтайского государственного аграрного университета.* 2013. № 2 (100). С. 60–66.
15. Бухкало С.П., Алемасова Н.В., Сергеева Е.В. Фауна и зоогеографическая характеристика жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) центральной части южной тайги Западной Сибири // *Евразийский энтомологический журнал.* 2010. № 9 (4). С. 616–624.
16. Бухкало С.П., Важенина (Алемасова) Н.В. Дополнения к фауне жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) низовий Иртыша // *Евразийский энтомологический журнал.* 2013. № 12. (3). С. 267–270.
17. Бастратов А.И., Рыбалов Л.Б. Сезонная и годовая динамика населения жуужелиц таежных и пойменных биоценозов района Среднего Иртыша // *Проблемы почвенной зоологии: материалы XV Всероссийского совещания по почвенной зоологии / под ред. Б.Р. Стригановой.* М. : КМК, 2008. С. 174–175.
18. Čurčić N., Đurđić S. The actual relevance of ecological corridors in nature conservation // *Journal Geogr. Inst. Cvijic.* 2016. Vol. 63 (2). PP. 21–34. doi: [10.2298/IJGI1302021C](https://doi.org/10.2298/IJGI1302021C)
19. Шафигуллина С.М. Влияние послепаводкового гидрорежима Куйбышевского водохранилища на прибрежные сообщества жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) // *Экология.* 2004. № 1. С. 56–60.
20. Gerisch M., Schanowski A., Figura W., Gerken B., Dziöck F., Henle K. Carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) as indicators of hydrological site conditions in floodplain grasslands // *Internat. Rev. Hydrobiol.* 2006. Vol. 91. PP. 326–340. doi: [10.1002/iroh.200610888](https://doi.org/10.1002/iroh.200610888)

21. Sienkiewicz P., Zmihorski M. The effect of disturbance caused by rivers flooding on ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) // Eur. Journal. Entomol. 2012. № 109 (4). PP. 535–541. doi: 10.14411/eje.2012.067
22. Южная тайга Прииртышья / под ред. Г.В. Бачурина, Е.Г. Нечаевой. Новосибирск : Наука. Сибирское отделение, 1975. 248 с.
23. Barber H.S. Traps for cave-inhabiting insect // J. Elisha Mitchell Science Soc. 1931. Vol. 46. PP. 259–266.
24. Маталин А.В. Типология жизненных циклов жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Западной Палеарктики // Зоологический журнал. 2007. № 86 (10). С. 1196–1220.
25. Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*). М. : Наука, 1981. 360 с.
26. Шиленков В.Г. Методы изучения фауны и экологии жесткокрылых на примере жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*). Методические рекомендации. Иркутск : Иркутский государственный университет, 1982. 30 с.
27. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии: сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова) / отв. ред. Г.С. Розенберг. Тольятти : СамНЦ РАН, 2005. С. 91–129.
28. Renkonen O. Dei Carabiden- und Staphyliniden- Bestande eines Seeufers in S-W Finnland // Ann. Ent. Fenn. 1944. Bd. 9. (1/2). PP. 10–33.
29. Ward J.V., Tockner K., Schiemer F. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity // Regulated Rivers Research&Management. 1999. Vol. 15. PP. 125–139. doi: 10.1002/(SICI)1099-1646(199901/06)15:1/3%3C125::AID-RRR523%3E3.0.CO;2-E
30. Стриганова Б.Р., Порядина Н.М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М. : КМК, 2005. 234 с.
31. Полежаева А. Ю. Особенности фауны почвенных жесткокрылых (*Coleoptera*) в условиях неоднородной структуры рельефа речной поймы // Известия ПГПУ. Серия Естественные науки. 2011. № 25. С. 403–405.
32. Рыбалов Л.Б., Бахраков А.И. Таксономическая и функциональная структура населения почвенной мезофауны пойменных биоценозов // Проблемы региональной экологии. 2012. № 5. С. 111–116.
33. Kolesnikova A., Lapteva E., Taskaeva A. The Influence of ecological conditions of alluvial soils genesis on dynamic of the soil invertebrate communities // Soil Zool. Abstr. 11th Nordic Soil Zool. Symp. and PhD course. Akureyri : Agricultural University of Iceland, 2006. PP. 38–42
34. Matalin A.V. Evolution of biennial life cycles in ground-beetles (*Coleoptera, Carabidae*) of the Western Palaearctic // Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis amongst taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology. Proc. XIII Eur. Carabidol. Meeting. Eds. L. Penev, T. Erwin, Th. Assman. SofiaMoscow : Pensoft Publ., 2008. PP. 259–284.

Поступила в редакцию 13.04.2018 г.; повторно 10.08.2018 г.;
принята 15.08.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.

Авторский коллектив:

Важенина Наталья Викторовна – н.с. группы экологии живых организмов Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (626150, г. Тобольск, Россия, ул. Академика Юрия Осипова, 15).

E-mail: nataliavict@yandex.ru

Сергеева Елена Викторовна – н.с. группы экологии живых организмов Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (626150, г. Тобольск, Россия, ул. Академика Юрия Осипова, 15).

E-mail: elenatbs@rambler.ru

For citation: Vazhenina NV, Sergeeva EV. Structure and dynamics of the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the floodplain of the lower Irtysh river. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:111-135. doi: 10.17223/19988591/43/6 In Russian, English Summary

Natalia V. Vazhenina, Elena V. Sergeeva

Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Tobolsk, Tyumen region, Russian Federation

**Structure and dynamics of the population of ground beetles
(Coleoptera, Carabidae) in the floodplain of the lower Irtysh river**

The carabidofauna of river floodplains in Western Siberia has not been adequately studied. More attention has been paid to the faunistic composition and abundance, while the ecological aspects of forming carabid beetle populations are practically not considered. Therefore, a complex study of ecological and faunistic structure of carabid population at different levels of the floodplain relief determines the relevance of this work. The aim of this research was to reveal the regularities of spatial-temporal distribution of ground beetles in the floodplain profile of the Irtysh river within the southern taiga of Western Siberia.

We carried out studies in the basin of the Irtysh river lower reaches in the south of Uvatsky district, Tyumen region. We studied the floodplain of the Irtysh river left bank, including three high layers: site with horsetail and motley grass, 58°43,508' N, 68°41,412' E (low level with height 0.5-1.5 m.), rare willow with different herbs, 58°43,540' N, 68°41,477' E (medium level with height 5.5-6 m), and willow with bushes and high grass, 58°43,565' N, 68°41,453' E (high level with height 6.5-7.5 m). We used Barber's method of soil traps to collect soil entomofauna in 2008-2011. As soil traps, we used 200 ml tin cans, 1/3 filled with 4% formalin solution. At the floodplain sites, we spaced 10 traps linearly with an interval of 8-10 m. The material was sampled every 10 days. Time of exposure of traps was from the first decade of June to the third decade of August in 2008, 2010 and 2011; in 2009 it was from the first decade of May to the third decade of August. During the study period, we worked 8699 trap-nights (excluding water-filled cans) and captured 10766 imago beetles. Ecological groups of carabid beetles were considered in terms of biotopic confinement, relation to humidity, phenology, type of nutrition and the soil-plant layer they occupy (life forms). Indicators of dynamic density (D - value that reflects the number of insect specimens caught in a trapping can in recalculation per 100 trap-nights), numerical abundance, Berger-Parker's index of inverse dominance, Shannon's indeces of species diversity and equalization are shown. The nomenclature of Carabidae is given in accordance with the "Catalogue of Palearctic Coleoptera" (2017).

In the floodplain, we revealed 92 species of carabid beetles (See Table 1). As the distance from the riverbed grew, a decrease in species richness was noted (See Table 2). The greatest similarity was found between carabid beetle populations of high and medium floodplain level ($K_j = 0.5$). The composition of dominants is represented by

6-7 species, only one species of *Clivina fossor* (Linnaeus, 1758) is distinguished by high abundance in all layers (See Table 1). Closer to the riverbed, the dynamic density of beetles increased from 86.3 to 199.6 specimens per 100 trap-nights; an increase in Shannon's indices of diversity and equalization (See Table. 2) was marked. In the floodplain of high and medium levels, *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758, *Oxytelus obscurus* Herbst, 1784, *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798), *Pterostichus niger* (Schaller, 1783), and *Trechus secalis* (Paykull, 1790) prevailed, in the low floodplain *Calosoma investigator* (Illiger, 1798), *C. fossor*, *Bembidion litorale* (Olivier, 1790) and *Platynus assimilis* (Paykull, 1790) were dominant. At high and medium level sites, among biotopic groups, forest-meadow species were the most abundant, at low level sites these were forest-swampy and near-water species (See Table 3). Towards the riverbed, there was an increase in the relative abundance of riverside and a decrease in the abundance of forest-meadow species. Hygrophilous species were represented by the largest number of species (56.6%), the number of which decreased up the profile from 65.2 to 58%, the number of mesophiles, on the contrary, increased from 28.8 to 42%. Xerophiles in the communities did not exceed 8%. The basis of the trophic structure was formed by zoophages (96%), mainly stratobionts, of which surface and litter-dwelling forms were the most numerous in the low level, litter-dwelling and litter and crevice-dwelling forms were in the medium and high levels (See Table 4). Mixophytophages were only 4% and mainly represented by geochortobionts harpaloid, the most numerous in the low floodplain. Most carabid species reproduce in the spring-summer period. In the seasonal dynamics of the number of ground beetles there were two (2010-2011) or three (2009-2010) increases in activity (See Figure). The maximum rates of ground beetles' activity were observed in the population of the low floodplain in the second and third decades of June (686.0 and 575.0 specimens per 100 trap-nights, respectively). In general, the seasonal dynamics of the number of beetles was determined by phenological features of dominant species' reproduction, as well as by the height and duration of the spring flood, affecting the abundance of species, mainly with the autumn type of reproduction (*Nebria livida* (Linnaeus, 1758), *T. secalis*). Thus, the structure and dynamics of population of carabid beetles in the high and medium floodplain was the most similar, significantly differing from the low floodplain population, due to changes in humidity and soil and plant conditions of the Irtysh floodplain relief.

The paper contains 1 Figure, 4 Tables and 34 References.

Key words: high layers; diversity; relative abundance; ecological groups.

Acknowledgments: The authors express their deep gratitude to RYu Dudko, Cand. Sci. (Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia) for help in determining the species of ground beetles.

Funding: This work was carried out with the financial support of the Federal Agency for Scientific Organizations of Russia within the framework of the topic of Fundamental Scientific Research No 0408-2014-0025 "The current state of the biological diversity in the south of Western Siberia as a reflection of anthropogenic transformation of landscapes" (No 116020510081).

References

1. Elenevskiy RA. Voprosy izucheniya i osvoeniya poym [Problems of studying and developing floodplains]. Moscow: Sel'khozizdat Publ.; 1936. 100 p. In Russian
2. Kooistra L, Wamelink W, Schaepman-Strub G, Schaepman M, Dobben HF van, Aduaka U, Batelaan O. Assessing and predicting biodiversity in a floodplain ecosystem: Assimilation

- of net primary production derived from imaging spectrometer data into a dynamic vegetation model. *Remote Sensing of Environment*. 2008;112:2118-2130. doi: [10.1016/j.rse.2007.10.010](https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.10.010)
3. Schindler S, O'Neill F.H, Biro' M, Damm C, Gasso V, Kanka R, Sluis T, Krug A, Lauwaars SG, Sebesvari Z, Pusch M, Baranovsky B, Ehlert T, Neukirchen B, Martin JR, Euler K, Mauerhofer V, Wrбка T. Multifunctional floodplain management and biodiversity effects: A knowledge synthesis for six European countries. *Biodivers Conserv*. 2016;25:1349-1382. doi: [10.1007/s10531-016-1129-3](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1129-3)
 4. Tuf IH, Dedek P, Jandova S, Tvardik D. Length of recovery of soil macrofauna communities (Coleoptera: Carabidae, Isopoda: Oniscidea) after an irregular summer flood. *Peckiana*. 2008;5:65-75
 5. Adis J, Junk WJ. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: A review. *Freshwater Biology*. 2002;47:711-731. doi: [10.1046/j.1365-2427.2002.00892.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00892.x)
 6. Horcicko I. Dominancy of beetles families and species recorded in floodplain forest ecotone. *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium. Biological*. 2002;39-40:41-64.
 7. Koivula MJ. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. In: *Carabid Beetles as Bioindicators: Biogeographical, Ecological and Environmental Studies*. Proc. of the XIV European Carabidologists Meeting (Westerbork, 14-18 September, 2009). Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H and Vermeulen R, editors. ZooKeys. 2011;100:287-317. doi: [10.3897/zookeys.100.1533](https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1533)
 8. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera: Archostemata - Myxophaga - Adephaga*. Vol. 1. Löbl I and Löbl D, editors. Netherlands: Leiden Publ.; 2017. 1443 p.
 9. Voronin AG. Fauna i komplekсы zhuzhelits (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) lesnoy zony Srednego Urala (ekologo-zoogeograficheskiy analiz) [Fauna and complexes of ground beetles (Coleoptera, Trachypachidae, Carabidae) of the forest zone of the Middle Urals (ecological and zoogeographical analysis)]. Permian: Permian State University Publ.; 1999. 244 p. In Russian
 10. Kozyrev AV, Koz'minykh VO, Esyunin SL. Sostav lokal'nykh faun zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) Urala i Priural'ya [Composition of local faunas of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Urals and the Cisurals]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya = Bulletin of Perm University. Biology*. 2000;2:165-215. In Russian
 11. Rybalov LB, Rossolimo TE. Asian ecological transect: Evaluation of biodiversity of soil animal communities in the Central Siberia. In: *Personal, societal, and ecological values of Wilderness: Sixth World Wilderness Congress proceedings on research, management and allocation*. 1997 October; Bangalore, India. Proc. RMRS-P-4. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 1998;1:49-54.
 12. Rybalov LB, Vorob'eva IG, Makarov KV. Sostav i struktura pochvennogo naseleniya zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v srednetazhnykh landshaftakh tsentral'noy (Eniseyskoy) Sibiri [Composition and structure of soil populations of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the middle taiga landscapes of central (Yenisei) Siberia]. In: *Izuchenie biologicheskogo raznoobraziya na Eniseyskom ekologicheskom transekte. Zhivotnyy mir*. [Study of biological diversity on the Yenisei ecological transect. Animal world]. Syroechkovskogo EE and Rogachevoy YeV, editors. Moscow: Russian Academy of Agricultural Sciences; 2002. pp. 43-59. In Russian
 13. Zinov'ev EV. Lokal'nye fauny zhuzhelits (Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae) Srednego Priob'ya i priliegayushih territorij [Local faunas of ground beetles (Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae) of the Middle Ob and adjacent areas]. In: *Biologichesk*

- resursy i prirodopol'zovanie. Sbornik nauchnykh trudov* [Biological resources and nature management. Proceedings]. Kukurichkin GM, Shepelov LF, Pan'kov AN, Shepelov AI and Tyurin VN, editors. Surgut: Defis Publ.; 2007;10:134-148. In Russian
14. Zinov'ev EV, Akopyan EK. Herpetobiont beetle fauna (*Insecta: Coleoptera*) of the Beryozovskiy wildlife preserve (The lower Ob river). *Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2013;2(100):60-66. In Russian
 15. Bukhkalov SP, Alemasova NV, Sergeeva EV. Fauna and zoogeographic analysis of the ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) of the central part of southern taiga in Western Siberia. *Euroasian Entomological Journal*. 2010;9(4):616-624. In Russian
 16. Bukhkalov SP, Alemasova (Vazhenina) NV. Additions of the ground beetle fauna (*Coleoptera, Carabidae*) of the Low Irtysh valley. *Euroasian Entomological Journal*. 2013;12(3):267-270. In Russian
 17. Bastrakov AI, Rybalov LB. Seasonal and annual dynamics of ground beetle populations in taiga and flood-plain biocoenoses of the middle Irtysh region. In: *Problemy pochvennoy zoologii. Materialy XV Vserossiyskogo soveshchaniya po pochvennoy zoologii*. [Problems of Soil Zoology. Proc. of the XV All-Russian Meeting on Soil Zoology (Moscow, Russia, 17-21 November 2008)]. Striganovoy BR, editor. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2008. pp. 174-175. In Russian
 18. Ćurčić N, Đurđić S. The actual relevance of ecological corridors in nature conservation. *Journal Geogr. Inst. Cvijic*. 2016;63(2):21-34. doi: [10.2298/IJGI1302021C](https://doi.org/10.2298/IJGI1302021C)
 19. Shafigullina SM. Influence of postflood hydrologic conditions in the Kuibyshev reservoir on coastal communities of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Ekologiya = Ecology*. 2004;1:56-60. In Russian
 20. Gerisch M, Schanowski A, Figura W, Gerken B, Dziöck F, Henle K. Carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) as indicators of hydrological site conditions in floodplain grasslands. *Internat. Rev. Hydrobiol*. 2006;91:326-340. doi: [10.1002/iroh.200610888](https://doi.org/10.1002/iroh.200610888)
 21. Sienkiewicz P, Zmihorski M. The effect of disturbance caused by rivers flooding on ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Eur. Journal. Entomol*. 2012;109 (4):535-541. doi: [10.14411/eje.2012.067](https://doi.org/10.14411/eje.2012.067)
 22. *Yuzhnaya tayga Priirtysh'ya* [Southern taiga of the Irtysh region]. Bachurin GV and Nechaeva EG, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1975. 248 p. In Russian
 23. Barber HS. Traps for cave-inhabiting insect. *J. Elisha Mitchell Science Soc*. 1931;46:259-266.
 24. Matalin AV. Typology of life cycles of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) from Western Palearctic. *Zoologicheskyy Zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2007;86(10):1196-1220. In Russian, English Summary
 25. Sharova IKh. Zhiznennyye formy zhuzhelits (*Coleoptera, Carabidae*) [Life forms of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*)]. Moscow: Nauka Publ.; 1981. 360 p. In Russian
 26. Shilenkov VG. Metody izucheniya fauny i ekologii zhestkokrylykh na primere zhuzhelits (*Coleoptera, Carabidae*) [Methods for studying the fauna and ecology of beetles (the example of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*))]. Irkutsk: Irkutsk State University Publ.; 1982. 30 p. In Russian
 27. Shitikov VK, Rozenberg GS. Otsenka bioraznoobraziya: popytka formal'nogo obobshcheniya [Biodiversity assessment: an attempt of formal generalization]. In: *Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii* (Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyy pamyati AI Bakanova [Quantitative methods of ecology and hydrobiology. Proceedings]). Rozenberg GS, editor. Tolyatti: Samara Science Center RAN Publ.; 2005. pp. 91-129. In Russian
 28. Renkonen O. Dei Carabiden- und Staphyliniden- Bestände eines Seeufers in S-W Finnland. *Ann. Ent. Fenn*. 1944;9(1/2):10-33. In German
 29. Ward JV, Tockner K, Schiemer F. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers Research & Management*. 1999;15:125-139. doi: [10.1002/\(SICI\)1099-1646\(199901/06\)15:1/3%3C125::AID-RRR523%3E3.0.CO;2-E](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1646(199901/06)15:1/3%3C125::AID-RRR523%3E3.0.CO;2-E)

30. Striganova BR, Poryadina NM. Soil animal population in boreal forests of West-Siberian Plain. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2005. 234 p. In Russian
31. Polezhaeva AY. Features of the fauna of soil beetles (Coleoptera) in a heterogeneous structure of the relief in a floodplain. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni V.G. Belinskogo*. 2011;25:403-405. In Russian
32. Rybalov LB, Bastrakov AI. Taxonomic and functional structure of soil dwelling macrofauna in floodplain of the lower Irtysh river. *Problemy regional'noy ekologii*. 2012;5:111-116. In Russian
33. Kolesnikova A, Lapteva E, Taskaeva A. The Influence of ecological conditions of alluvial soils genesis on dynamic of the soil invertebrate communities. In: *Soil Zoology*. Abstr. 11th Nordic Soil Zool. Symp. and PhD course (Akureyri, Iceland 28 – 31 July 2006). Akureyri: Agricultural University of Iceland; 2006. pp. 38-42
34. Matalin AV. Evolution of biennial life cycles in ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Western Palaearctic. In: *Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis amongst taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology*. Proc. XIII Eur. Carabidol. Meeting. Penev L, Erwin T and Assman Th, editors. Sofia-Moscow: Pensoft Publ.; 2008. pp. 259-284.

*Received 13 April 2018; Revised 10 August 2018;
Accepted 15 August 2018; Published 12 October 2018.*

Author info:

Vazhenina Natalia V, Researcher, Group of Ecology of Living Organisms, Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 15 Osipova Str., Tobolsk 626150, Tyumen region, Russian Federation.

E-mail: nataliavict@yandex.ru

Sergeeva Elena V, Researcher, Group of Ecology of Living Organisms, Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 15 Osipova Str., Tobolsk 626150, Tyumen region, Russian Federation.

E-mail: elenatbs@rambler.ru

УДК 598.2.9591.553(571.56)

doi: 10.17223/19988591/43/7

А.А. Романов¹, М.А. Астахова¹, Н.А. Миклин², Е.В. Шемякин³

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

²Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия

³Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия

Высотно-поясная дифференциация населения птиц севера Корякского нагорья

Подготовительные работы к полевым исследованиям 2017 г.

поддержаны проектом РФФИ № 17-04-00088.

Расчёты обилия птиц осуществлены при поддержке гранта РНФ № 14-50-00029

Проанализированы экологические особенности высотно-поясной дифференциации населения птиц в горных условиях севера Корякского нагорья. Определено обилие фоновых видов для каждого из высотных поясов. Уточнено распространение 7 видов птиц, зарегистрированных на гнездовье на удалении 300–1 200 км от известных ранее северных границ основного ареала. В обследованном районе Корякского нагорья гнездится 76 видов птиц. Видовое богатство и плотность населения птиц сокращаются с высотой: от 725 особей/км² в нижнем кустарниково-стланиковом поясе до 83 – в гольцовом. Плотность населения птиц в водных местообитаниях – 13–30 особей/1 км береговой линии. Сходство населения нижнего пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр и подгольцового пояса максимально (46%), пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр и гольцового пояса – минимально (6,8%). Установлено, что значительное количество видов (более 50%) обитает в широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов.

Ключевые слова: ареал; видовое разнообразие; высотный пояс; распространение.

Введение

Итоги представленных исследований лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку биоразнообразия гор севера Дальнего Востока на примере модельного региона – Корякского нагорья. Несмотря на то, что известны обобщающие орнитологические работы по горным районам Северной Азии [1, 2], эколого-географические аспекты формирования фауны и населения птиц обширных горных территорий Корякского нагорья до сих пор изучены неудовлетворительно. Первая попытка систематизации весьма фрагментарных данных по птицам Корякского нагорья предпринята Г.П. Дементьевым [3]. Много позднее по Корякскому нагорью опубликована обзорная орнитофаунистиче-

ская работа А.А. Кищинского [4]. Она основана на полевых исследованиях с широкой географией в целом, но при этом непосредственно проводившихся лишь в некоторых частях региона и не ставивших основной целью изучение формирования населения птиц в условиях высотной поясности. Внутренние части северных районов нагорья остались почти не исследованы. Имеющиеся в публикации [4] сведения собраны 50 лет назад, поэтому правомерно предположить, что какая-то их часть могла устареть и требует существенной корректировки. Знания об экологических особенностях высотно-поясной дифференциации населения птиц в горных условиях Корякского нагорья до сих пор остаются фрагментарными. При этом в сфере изучения биологического разнообразия познание эколого-географических закономерностей формирования фауны и населения птиц горных регионов можно считать одним из актуальных вопросов современной орнитологии [5–10]. Все это послужило причиной организации в 2017 г. экспедиции на Корякское нагорье с целью выявления структуры фауны и населения птиц основных высотно-ландшафтных поясов региона. Полученные данные позволят расширить общие представления о формировании орнитофауны гор севера Дальнего Востока.

Основная цель работы – установление специфики высотной дифференциации населения птиц Корякского нагорья для использования этой информации при мониторинге и разработке мер сохранения биологического разнообразия. Экосистемы Корякского нагорья сохранились в состоянии, близком к естественному. Такие природные комплексы, предполагая преимущественно естественные пути их развития, можно рассматривать в качестве модели для решения фундаментальных проблем экологии и как «точку отсчета» для последующего мониторинга естественной динамики и антропогенной трансформации горно-субарктических экосистем. Последнее весьма актуально в свете планов более широкого вовлечения горных территорий в хозяйственную деятельность, в процессе осуществления которой под угрозой очень быстро могут оказаться естественный облик природы севера Дальнего Востока, сохранение их биоразнообразия и устойчивость воспроизводства биоресурсов.

Материалы и методики исследования

Полевые исследования проведены с 7 июня по 5 июля 2017 г. в северных отрогах Корякского нагорья: котловине оз. Майниц, долине, впадающей в него р. Гытгыпониыткынваам и склонах хребта Тыныльвэ Нангагтэ (63°8'–63°14'с.ш.; 176°42'–176°48'в.д.). Подробное описание физико-географических условий Корякского нагорья приведено в ряде монографий [11, 12]. Согласно карте «Зоны и типы поясности...» [13], Корякское нагорье принадлежит, главным образом, гипоарктическому Чукотско-Корякскому нивально-высокотундрово-тундрово-крупнотланиковому и восточнокорякскому типам поясности. Северная часть нагорья лежит в тундровой зоне, подзоне

южных гипоарктических чукотско-корякских тундр [13]. В обследованном регионе выражены гольцовый (от 500–600 м над у. м. и выше), подгольцовый (до 360–560 м над у. м.) и нижний пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр (до 100–150 м над у. м.) высотно-ландшафтные пояса [11, 12]. В южных частях нагорья нижний высотный пояс в долинах рек представлен лесами из чозении (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.K. Skvortsov), тополя (*Populus suaveolens* Fisch.) и лиственницы (*Larix cajanderi* Mayr) [5–7]. В обследованных нами северных окраинах региона лесная растительность полностью отсутствует, и её замещают заросли кустарников и стлаников (в терминологии А.А. Кищинского [1] – «берингийская лесотундра»). В пределах гольцового пояса распространены горные тундры и гольцовые пустыни.

В процессе обследования учеты птиц велись маршрутным методом на трансектах неограниченной ширины [14]. Численность водных и околоводных видов птиц определяли прямыми подсчётами с последующим пересчётом количества особей на единицу длины береговой линии. Для уточнения фаунистического состава исследуемого участка проводили отлов птиц паутинными сетями. Суммарная протяженность учётных маршрутов в северных отрогах Корякского нагорья составила 312 км, из которых 191 км – в нижнем поясе крупных стлаников и гипоарктических тундр, 27 км – в подгольцовом, 26 км – в гольцовом, 68 км – в береговой полосе. Исследования проводили в интервале высот 40–1 000 м над у. м. Достоверность гнездования определяли в соответствии с критериями, рекомендованными Европейским комитетом по учёту птиц [15]. Гнездование считалось подтверждённым при обнаружении гнёзд с птенцами или яйцами, встрече взрослых птиц с кормом, встрече слётков или выводков; вероятным – при наблюдении территориального или брачного поведения птиц в подходящих для гнездования местообитаниях, строительства гнёзд; возможным – при встрече вида в подходящих для гнездования местообитаниях.

Фауна гнездящихся птиц проанализирована по принадлежности видов к фаунистическим комплексам [16, 17] и географо-генетическим группам [1, 2]. В обеих категориях использован условный термин «широкораспространённые виды». При этом в категории фаунистических комплексов за широкораспространённые приняты виды с обширным ареалом и неясным центром происхождения. В категории географо-генетических групп широкораспространёнными считали виды с обширным ареалом, современное распространение которых совпадает с несколькими природными зонами.

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

$$\text{КФО} = \frac{2c}{a + b} 100\%,$$

где a и b – число видов в каждой из двух фаун, c – количество видов, общих для двух фаун [18, 19]. Для выявления отличий в населении птиц разных участков использован коэффициент сходства, рассчитанный по формуле

$$КСН = \frac{a}{(b + c) - a} 100\% [20],$$

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

В номенклатуре и при составлении списков птиц мы следовали Л.С. Степаняну [21]. Названия некоторых видов приняты по «Списку птиц Российской Федерации» [22].

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

Результаты исследования и обсуждение

Таксономическая структура орнитофауны. На всей территории Корякского нагорья гнездится 121 вид птиц [4]. Видовое разнообразие фауны птиц ниже на Чукотке ($n=85$), расположенной севернее [23–25], и выше на Камчатке ($n=146$), расположенной южнее [26]. В котловине оз. Майниц и на сопредельной территории северных отрогов Корякского нагорья гнездится 76 видов птиц (40% всей орнитофауны Корякского нагорья), что согласуется с закономерностью сокращения видового богатства в северном направлении. Таксономическая структура гнездовой орнитофауны соответствует зональным и ландшафтным особенностям рассматриваемой части Северо-Восточной Азии и включает в себя 10 отрядов с доминированием трёх из них, наиболее характерных для бореального и гипоарктического поясов Палеарктики: воробьинообразных (Passeriformes) (32 вида, 43%), ржанкообразных (Charadriiformes) (16 видов, 21%) и гусеобразных (Anseriformes) (16 видов, 21%). Суммарно доля этих отрядов в северных отрогах Корякского нагорья составляет 85% отмеченных видов.

Географическая дифференциация орнитофауны. Установлено, что в пределах Корякского нагорья центр относительного видового разнообразия расположен в южной его части, где гнездится 109 видов птиц [4]. К северу, в сторону северных отрогов нагорья, видовое разнообразие гнездовой орнитофауны снижается на 17% – до 91 вида. Повышенное видовое разнообразие орнитофауны южных частей Корякского нагорья объясняется максимально высоким разнообразием экологических условий и как следствие весьма широким спектром местообитаний для самых разных видов птиц.

Коэффициент общности гнездовых орнитофаун северо-восточной и юго-западной частей Корякского нагорья – 83%. Большинство видов птиц, одновременно гнездящихся в двух районах и формирующих общее фаунистическое ядро, широко распространено в северной тайге, лесотундре и частично в южной тундре [2, 21, 27, 28]. Среди общих видов соловей-красношейка (*Luscinia calliope* (Pallas, 1776)), кедровка (*Nucifraga caryocatactes* (Linnaeus,

1758)), пеночка-зарничка (*Phylloscopus inornatus* (Blyth, 1842)), синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pallas, 1773)), вьюрок (*Fringilla montifringilla* (Linnaeus, 1758)), обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758)), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770)), сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes* (Vieillot, 1816)), обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus* (Linnaeus, 1758)), гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall, 1771)), горная трясогузка (*Motacilla cinerea* (Tunstall, 1771)) и др.

Формирование достаточно однородной орнитофауны в обсуждаемой горной области Северо-Восточной Азии, вероятно, предопределено относительно стабильным развитием местных экосистем в постледниковую эпоху (последние 12–14 тыс. лет) [1, 11]. В это время отдельные элементы орнитофауны Корякского нагорья имели возможность почти беспрепятственно расселяться по региону, что поддерживалось и поддерживается сходством современных экологических условий. В целом однородная бореально-гипоарктическая орнитофауна в современном её виде сформировалась в пределах единой области Северо-Восточной Азии с повсеместным господством гипоарктических редколесий, южных кустарниковых тундр и северо-таежных лесов [1]. В условиях мозаичного сочетания этих ландшафтов и повсеместной сопряжённости их горных и равнинных аналогов подавляющее большинство видов птиц освоило их повсеместно, так как не имело непреодолимых преград, препятствующих расселению.

При этом есть различия в составе орнитофауны северо-востока и юго-запада Корякского нагорья. Исключительно на северо-востоке зарегистрировано гнездование 10 видов птиц (белошейная гагара (*Gavia pacifica* (Lawrence, 1858)), дутыш (*Calidris melanotos* (Vieillot, 1819)), бургомистр (*Larus hyperboreus* (Gunnerus, 1767)), рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758)) и др.), а на юго-западе – 28 видов (чирок-клоктун (*Anas formosa* (Georgi, 1775)), гоголь (*Bucephala clangula* (Linnaeus, 1758)), ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis* (Linnaeus, 1758)), дальневосточный кроншнеп (*Numenius madagascariensis* (Linnaeus, 1766)), озёрная чайка (*Larus ridibundus* (Linnaeus, 1766)), трёхпалый дятел (*Picoides tridactylus* (Linnaeus, 1758)), сорока (*Pica pica* (Linnaeus, 1758)), буроголовая гаичка (*Parus montanus* (Baldenstein, 1827)) и др.

Распространение видов птиц. В 2017 г. нами зарегистрирован ряд видов птиц (n=7), статус пребывания и характер географического распространения которых на северо-востоке Азии до сих пор были неизвестны, неточны или крайне противоречивы [1, 4, 21, 27, 28].

В пределах северных отрогов Корякского нагорья уточнен северный предел распространения (приблизительно на широте 63°10'–63°13' с.ш.) для корольковой пеночки (*Phylloscopus proregulus* (Pallas, 1811)) и снегиря (*Pyrrhula pyrrhula* (Linnaeus, 1758)).

На хребте Тыныльвэ Нангагтэ в пределах северных окраин Корякского нагорья выявлен новый ранее неизвестный территориальный фрагмент

(63°9'35" с.ш., 176°43'16" в.д.) весьма мозаичного ареала типично арктоальпийского вида пуночки (*Plectrophenax nivalis* (Linnaeus, 1758)).

Предполагаем, что некоторые виды, впервые зарегистрированные нами на севере Корякского нагорья, появились здесь в результате гнездования за пределами своего основного ареала или, возможно, даже расширения основной его части. Пребывание таких видов птиц, как черноголовый чекан (*Saxicola torquata* (Linnaeus, 1766)), корольковая пеночка, пеночка-зарничка, синехвостка, снегирь, пятнистый сверчок (*Locustella lanceolata* (Temminck, 1840)) и выюрок, мы регистрировали в северных отрогах Корякского нагорья, расположенных на удалении 300–1200 км от известных ранее северных границ основного ареала этих видов. Вероятно, существующая динамика границ ареалов указывает на продолжение расселения видов и формирования орнитофауны гор Северо-Восточной Азии в условиях изменения климата [29–32]. Недостаточный объем наблюдений не позволяет сделать репрезентативные выводы о положительных трендах динамики северных границ ареалов. Однако в пользу этого свидетельствует тот факт, что благодаря видам-иммигрантам, расселяющимся из более южных областей, за несколько прошедших десятилетий видовое разнообразие орнитофаун плато Путорана и субарктических гор Якутии увеличилось на 6% [2].

Корякское нагорье представляет безусловный интерес в зоогеографическом плане. Выявленный в этом регионе характер распространения видов птиц позволяет констатировать, что здесь проходит не только северный, но и отчетливо выраженный южный предел распространения некоторых видов, например белошейной гагары, белолобого гуся. У другой группы видов – полярная крачка (*Sterna paradisaea* (Pontoppidan, 1763)), канадский журавль (*Grus canadensis* (Linnaeus, 1758)), бургомистр – южная граница распространения также проходит по северо-восточным отрогам Корякского нагорья, однако южнее, за пределами их основного ареала, известны единичные находки указанных видов на гнездовье [1, 4]. В качестве зоогеографического рубежа наиболее отчетлива роль северных отрогов Корякского нагорья.

Неоднородность орнитофауны в условиях высотной поясности. В условиях высотной поясности Корякского нагорья с высотой поступательно сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие абсолютного большинства видов (табл. 1). По данным А.А. Кищинского [4], гнездовая орнитофауна Корякского нагорья насчитывает 121 вид, в том числе орнитофауна горно-северотаежного пояса – 113 (93%), подгольцового – 48 (40%), гольцового – 16 (13%) видов. Нашими исследованиями установлено, что в северных отрогах Корякского нагорья (котловина оз. Майниц, долина р. Гытгыпоныткынваам, хребет Тыныльвэ Нангагтэ) гнездится 76 видов, в том числе в нижнем поясе крупных стлаников и гипоарктических тундр – 50 (66%), в подгольцовом – 19 (25%), в гольцовом – 7 (9%) видов.

Видовой состав орнитофауны в обследованных частях севера Корякского нагорья при переходе от одного к другому высотно-ландшафтному поясу

меняется постепенно. Орнитофауны двух соседних поясов имеют в своем составе много общих видов. Из 50 видов птиц, гнездящихся в нижнем поясе крупных стлаников и гипоарктических тундр, и 19 видов – в подгольцовом, 19 видов являются общими для орнитофаун обоих поясов. По существу, орнитофауна подгольцового пояса представляет собой обеднённый вариант орнитофауны нижнего пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр. Абсолютно все виды, зафиксированные в подгольцовом поясе, встречаются в нижележащем поясе. Из 19 видов птиц, гнездящихся в подгольцовом поясе, и 7 видов – в гольцовом поясе, 6 видов являются общими для орнитофаун этих поясов.

Как и в других горах на севере Евразии [2, 33] и Северной Америки [34], в северных отрогах Корякского нагорья большинство видов ($n=44$; 58%) обитают в широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов. Ареалы таких видов, как правило, имеют явно выраженный трёхмерный характер. Это отличает вертикальную дифференциацию орнитофауны гор более высоких широт от гор, расположенных южнее 48° с.ш., где абсолютное большинство видов населяет весьма узкий диапазон высот, ограниченный, как правило, одним высотным поясом [35]. Выявлены виды, обитающие во всех трёх высотных поясах северных окраин Корякского нагорья. Подобный характер вертикального распространения имеют 4 вида: горная трясогузка, сибирская завирушка (*Prunella montanella* (Pallas, 1776)), соловей-красношейка и обыкновенная чечётка.

В северных отрогах Корякского нагорья 32 вида (42%) местной гнездовой орнитофауны обитают только в одном высотном поясе, не заходя в соседние. Из числа таких видов птиц нижнему поясу крупных стлаников и гипоарктических тундр свойственны 31, в том числе длинноносый крохаль (*Mergus serrator* (Linnaeus, 1758)), канадский журавль, фифи (*Tringa glareola* (Linnaeus, 1758)), обыкновенная и глухая (*Cuculus saturates* (Blyth, 1843)) кукушки, болотная сова (*Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763)), белопоясный стриж (*Apus pacificus* (Lathan, 1801)), воронок (*Delichon urbica* (Linnaeus, 1758)), сорока, кедровка, черноголовый чекан, берингийская жёлтая (*Motacilla flava* (Linnaeus, 1758)) и белая (*Motacilla alba* (Linnaeus, 1758)) трясогузки.

Единственный специфичный вид гольцового пояса, не встречающийся за его пределами, – арктоальпийский вид пуночка.

В подгольцовом поясе северных частей обследованного региона специфичных видов птиц не отмечено.

Пространственная дифференциация орнитофауны выявлена не только в пределах высотного профиля, но и в различных местообитаниях ($n=5$) нижнего пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр. Заросли кедрового стланика (высота 2–4 м) на днище межгорных долин населяют 37 видов птиц, кустарниковые заросли из ерника, ивняка и ольховника (высота 2–5 м) на днище долин и у основания горных склонов – 54 вида, травяно-мохово-

лишайнико-кустарничковые тундры с участками низкорослых кустарников (ивняк и ерник высотой до 1 м) и осоково-пушицевых кочкарников – 52 вида, акваторию и берега оз. Майниц – 36 видов, русло и берега р. Гытгыпонец-кынваам – 18 видов птиц. В сухопутных местообитаниях максимальное число видов сосредоточено в кустарниковых зарослях из ерника, ивняка, ольховника ($n=54$ (71%)) и в тундре ($n=52$ (68%)).

Фаунистическая и географо-генетическая структура орнитофауны.

Орнитофауна северных отрогов Корякского нагорья, как и всей Северо-Восточной Азии, гетерогенна по происхождению. Она формируется видами 6 типов фаун [16, 17], наиболее значимы из которых во всех биотопах элементы сибирского типа (34%) и широкораспространённые (33%). Согласно зоогеографическому районированию суши Корякское нагорье относится к Европейско-Сибирской области царства Арктогея [36]. Регион находится на стыке Палеарктического и Неарктического подцарств. Поэтому закономерно, что оригинальный зоогеографический элемент местной гнездовой орнитофауны представляют виды американского фаунистического комплекса: американская свиязь (*Anas americana* (J.F. Gmelin, 1789)), зеленокрылый чирок (*Anas carolinensis* (J.F. Gmelin, 1789)), американская синьга (*Melanitta americana* (Swainson, 1832)), американский пепельный улит (*Heteroscelus incanus* (J.F. Gmelin, 1789)), канадский журавль и малый дрозд (*Catharus minimus* (Lafresnaye, 1848)), а также сибирско-американский вид – каменушка (*Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758)).

Неоднородна также орнитофауна региона по сочетанию формирующих ее представителей 8 географо-генетических групп [1, 2], из которых наиболее представительны во всех местообитаниях бореально-гипоарктические (в среднем 29%), широкораспространённые (в среднем 26%) и бореальные (в среднем 17%) виды. Доля альпийских (гольцовый конёк) и арктоальпийских (пуночка) видов суммарно существенна (28%) в формировании сообществ птиц исключительно гольцового пояса. Тем не менее именно эти виды птиц определяют горную специфику орнитофауны северных отрогов Корякского нагорья. Усиливает эту специфику ряд видов, в той или иной степени экологически также связанных с горным ландшафтом. Типичные обитатели стремительных горных потоков – каменушка, сибирский пепельный улит, горная трясогузка.

Пространственная структура населения птиц сухопутных местообитаний. В обследованных нами северных отрогах Корякского нагорья плотность населения птиц максимальна в нижней части высотного профиля – в различных сухопутных местообитаниях пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр, занимающего днища межгорных долин ($n=3$; 705–801, в среднем 725 особей/км²), в гольцовом поясе горных вершин минимальна (83 особей/км²), а в подгольцовом поясе на горных склонах имеет промежуточное значение (471 особей/км²). В пределах всего высотного профиля северных отрогов Корякского нагорья, как и в большинстве других

горных регионов Северной Азии [2], основное сокращение плотности населения птиц происходит при переходе из подгольцового пояса в гольцовый.

С помощью коэффициента сходства населения птиц [20] выявлен высокий уровень автономности населения птиц разных высотных поясов обследованных северных районов Корякского нагорья. Уровень сходства населения нижнего пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр и подгольцового поясов составляет 46%, подгольцового и гольцового – 24%, нижнего пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр и гольцового – 6,8%. В других горных регионах Северной Азии, где в пределах нижнего пояса развита лесная растительность и соответственно экологические условия становятся более контрастными, отличия между населением птиц трёх высотных поясов ещё значительнее. Например, на плато Путорана уровень сходства населения птиц горно-северотаёжного и подгольцового поясов не превышает 29%, подгольцового и гольцового – 18%, а горно-северотаёжного и гольцового – всего 2%.

Единственный вид, входящий в состав численно доминирующих видов в населении птиц всех сухопутных биотопов в пределах трёх высотно-ландшафтных поясов северных отрогов Корякского нагорья – обыкновенная чечётка. И ещё один вид – соловей-красношейка, регистрировался повсеместно во всех высотно-ландшафтных поясах либо в числе содоминантов, либо доминантов (см. табл. 1).

Выявлены лишь 2 вида птиц (буряя пеночка (*Phylloscopus fuscatus* (Blyth, 1842)), обыкновенная чечётка), численно доминирующих во всех трёх сухопутных местообитаниях нижнего пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр северных отрогов Корякского нагорья. В зарослях кедрового стланика в числе доминантов местных сообществ также – щур (*Pinicola enucleator* (Linnaeus, 1758)) и овсянка-крошка (*Emberiza pusilla* (Pallas, 1776)), а в тундре – берингийская жёлтая трясогузка. Во всех сухопутных местообитаниях нижнего пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр обследованного региона содоминируют пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* (Blasius, 1858)), бурый дрозд (*Turdus eunomus*, (Temminck, 1831)), соловей-красношейка, обыкновенная чечевица, белая куропатка (*Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758)). В зарослях кедрового стланика и мозаично чередующихся кустарниках (ольховник, ивняк, золотистый рододендрон, кедровый стланик) у подножия склонов в эту группу видов входит также выюрок, а в тундре и мозаично чередующихся кустарниках у подножия склонов – сибирский конёк (*Anthus gustavi* (Swinhoe, 1863)), варакушка (*Luscinia svecica* (Linnaeus, 1758)), полярная овсянка (*Emberiza pallasi* (Cabanis, 1851)). Специфические содоминанты в населении птиц тундры – белолобый гусь, шилохвость (*Anas acuta* (Linnaeus, 1758)), бекас (*Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758)), фифи.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Гнездовое население птиц сухопутных местообитаний
северных отрогов Корякского нагорья**
[Nesting population of birds in terrestrial habitats of the Koryak Highland northern part]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Крупных стлаников и гипоарктических тундр [Shrubby]		Подгольцовый [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %
<i>Gavia arctica</i>	0,1	0,01	—	—	—	—
<i>Anser albifrons</i>	8,8	1,2	—	—	—	—
<i>Anser fabalis</i>	0,1	0,01	—	—	—	—
<i>Anas crecca</i>	1,0	0,1	—	—	—	—
<i>Anas penelope</i>	1,0	0,1	—	—	—	—
<i>Anas acuta</i>	2,9	0,4	—	—	—	—
<i>Aythya marila</i>	0,4	0,1	—	—	—	—
<i>Clangula hyemalis</i>	0,3	0,04	—	—	—	—
<i>Melanitta deglandi</i>	0,1	0,01	—	—	—	—
<i>Mergus serrator</i>	0,1	0,01	—	—	—	—
<i>Mergus merganser</i>	0,02	0,003	—	—	—	—
<i>Buteo lagopus</i>	0,5	0,1	—	—	0,5	0,6
<i>Lagopus lagopus</i>	26,6	3,6	12,3	2,6	—	—
<i>Grus canadensis</i>	1,3	0,2	—	—	—	—
<i>Phuivialis squatarola</i>	0,004	0,001	—	—	—	—
<i>Charadrius hiaticula</i>	1,9	0,3	—	—	—	—
<i>Tringa glareola</i>	7,3	1,0	—	—	—	—
<i>Tringa nebularia</i>	0,3	0,04	—	—	—	—
<i>Heteroscelus brevipes</i>	2,2	0,3	—	—	—	—
<i>Actitis hypoleucos</i>	0,7	0,1	—	—	—	—
<i>Xenus cinereus</i>	0,03	0,004	—	—	—	—
<i>Phalaropus lobatus</i>	0,4	0,1	—	—	—	—
<i>Philomachus pugnax</i>	0,5	0,1	—	—	—	—
<i>Calidris subminuta</i>	1,4	0,2	—	—	—	—
<i>Gallinago gallinago</i>	5,5	0,7	—	—	—	—
<i>Stercorarius parasiticus</i>	0,02	0,003	—	—	—	—
<i>Larus argentatus</i>	2,4	0,3	0,9	0,2	—	—
<i>Larus canus</i>	1,1	0,1	—	—	—	—
<i>Cuculus canorus</i>	0,03	0,004	—	—	—	—

Продолжение табл. 1 [Table 1 (cont.)]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Крупных стлаников и гипоарктических тундр [Shrubby]		Подгольцовый [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %
<i>Cuculus saturarus</i>	0,8	0,1	—	—	—	—
<i>Asio flammeus</i>	0,3	0,04	—	—	—	—
<i>Apus pacificus</i>	0,1	0,01	—	—	—	—
<i>Delichon urbica</i>	10,4	1,4	—	—	—	—
<i>Anthus gustavi</i>	27,9	3,7	12,3	2,6	—	—
<i>Anthus rubescens</i>	—	—	—	—	12,0	14,5
<i>Motacilla flava</i>	38,4	5,2	—	—	—	—
<i>Motacilla cinerea</i>	7,4	1,0	12,3	2,6	14,5	17,6
<i>Motacilla alba</i>	9,4	1,3	—	—	—	—
<i>Lanius cristatus</i>	5,2	0,7	—	—	—	—
<i>Lanius excubitor</i>	0,2	0,03	—	—	—	—
<i>Pica pica</i>	0,1	0,01	—	—	—	—
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	0,5	0,1	—	—	—	—
<i>Corvus corax</i>	1,7	0,2	0,5	0,1	—	—
<i>Prunella montanella</i>	3,8	0,5	12,3	2,6	3,6	4,4
<i>Locustella lanceolata</i>	0,2	0,03	—	—	—	—
<i>Phylloscopus borealis</i>	37,8	5,1	55,4	11,7	—	—
<i>Phylloscopus inornatus</i>	0,2	0,03	12,3	2,6	—	—
<i>Phylloscopus proregulus</i>	0,7	0,1	12,3	2,6	—	—
<i>Phylloscopus fuscatus</i>	99,6	13,4	46,2	9,8	—	—
<i>Saxicola torquata</i>	1,3	0,2	—	—	—	—
<i>Luscinia calliope</i>	47,4	6,4	80,0	17,0	3,6	4,4
<i>Luscinia svecica</i>	20,4	2,7	3,1	0,7	—	—
<i>Tarsiger cyanurus</i>	1,6	0,2	3,1	0,7	—	—
<i>Catharus minimus</i>	0,1	0,01	—	—	37,5	45,4
<i>Turdus eunomus</i>	44,2	5,9	18,5	3,9	—	—
<i>Fringilla montifringilla</i>	9,5	1,3	4,0	0,8	—	—
<i>Acanthis flammea</i>	119	16,0	109,2	23,2	—	—
<i>Carpodacus erythrinus</i>	19,8	2,7	18,5	3,9	—	—
<i>Pinicola enucleator</i>	71,9	9,7	36,9	7,8	—	—

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Вид [Species]	Пояс [Belt]					
	Крупных стлаников и гипоарктических тундр [Shrubby]		Подгольцовый [Subalpine]		Гольцовый [Alpine]	
	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %	Обилие (особей/ км ²) [Abundance (ind./km ²)]	Доля [Percent- age], %
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	2,0	0,3	—	—	—	—
<i>Emberiza pallasi</i>	26,4	3,5	—	—	—	—
<i>Emberiza pusilla</i>	69,2	9,3	21,5	4,6	—	—
<i>Calcarius lapponicus</i>	0,1	0,01	—	—	—	—
<i>Plectrophenax nivalis</i>	—	—	—	—	10,9	13,2
Всего [Total]	745	100	472	100	83	100

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

[Note. - indicates that the species was not registered during counts].

Доминирующие виды в населении птиц подгольцового пояса северных отрогов Корякского нагорья – обыкновенная чечётка, соловей-красношейка, пеночка-таловка. Содоминанты подгольцовых сообществ обследованных районов – бурая пеночка, щур, овсянка-крошка, бурый дрозд, обыкновенная чечевица, белая куропатка, горная трясогузка, сибирский конёк. В число содоминантов только подгольцового пояса входят пеночки зарничка и корольковая (см. табл. 1).

В населении птиц гольцового пояса севера Корякского нагорья доминируют обыкновенная чечётка, горная трясогузка, гольцовый конёк и пуночка. Последние два вида – специфические доминанты в населении птиц гольцового пояса. Из видов, численно содоминирующих лишь в населении гольцового пояса, – соловей-красношейка (см. табл. 1).

Сибирская завирушка входит в число специфических содоминантов двух верхних высотных поясов: подгольцового и гольцового. Это, возможно, указывает на определённую склонность данного вида к освоению горного ландшафта. Экологически успешное проникновение сибирской завирушки в горы и формирование там более многочисленных гнездовых популяций, чем в равнинных местообитаниях, предположительно можно объяснить наличием у нее определённых адаптаций к этому процессу. А сам процесс допустимо рассматривать как модельный с точки зрения познания закономерностей формирования горной орнитофауны Северо-Восточной Азии.

Население птиц водно-околоводных местообитаний. Озёрно-речная система является основой интразонального водно-околоводного компонента ландшафтов северных частей Корякского нагорья. В период с 7 июня по

5 июля 2017 г. на р. Гытгыпонецкынаам зарегистрировано 18 видов птиц, на оз. Майниц – 36 видов, а в пределах всей озёрно-речной системы – 37 видов птиц, каждый из которых в различных пропорциях представлен как гнездящимися, так и негнездящимися (активно перемещающихся, образующих кормовые скопления на кочёвках) особями. Коэффициент общности речной и озёрной орнитофауны – 63%, а населения – 21%. Видовой состав птиц, державшихся на реке представляет собой обеднённый вариант видового состава птиц озера. Специфическими обитателями оз. Майниц в 2017 г. оказались краснозобая (*Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763)), чернозобая (*Gavia arctica* (Linnaeus, 1758)) и белоклювая гагары (*Gavia adamsii* (G.R. Gray, 1859)), американская синьга, горбоносый турпан (*Melanitta deglandi* (Bonaparte, 1850)), хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* (Linnaeus, 1758)) и др.

Как показали исследования в водно-околоводных местообитаниях, плотность населения птиц на р. Гытгыпонецкынаам составляет 13 особей на 1 км береговой линии, а на оз. Майниц – 30 особей на 1 км береговой линии (табл. 2). Плотность населения птиц рассматриваемых водно-околоводных местообитаний изменяется в достаточно широком диапазоне величин. Более чем двухкратное превышение плотности населения на озере над соответствующим значением на реке указывает на неравномерное в целом распределение птиц в водно-околоводных местообитаниях нижнего пояса крупных стлаников и гипоарктических тундр.

Таблица 2 [Table 2]

**Население птиц водно-околоводных местообитаний
северных отрогов Корякского нагорья
[Population of birds in near-water habitats of the Koryak Highland northern part]**

Вид [Species]	Озеро Майниц [Lake Mainitz]		Река Гытгыпонецкынаам [Gytgyponytkynvaam River]	
	Обилие (особей/1 км береговой линии) [Abundance (ind./km of the coastline)]	Доля [Percentage], %	Обилие (особей/1 км береговой линии) [Abundance (ind./km of the coastline)]	Доля [Percentage], %
<i>Gavia stellata</i>	0,3	0,9	–	–
<i>Gavia arctica</i>	0,2	0,7	–	–
<i>Gavia adamsii</i>	0,1	0,3	–	–
<i>Anser albifrons</i>	2,1	7,0	2,4	19,1
<i>Anser fabalis</i>	0,2	0,7	–	–
<i>Anas crecca</i>	0,9	3,0	0,6	4,8
<i>Anas carolinensis</i>	0,04	0,1	–	–
<i>Anas penelope</i>	2,0	6,7	0,5	4,0
<i>Anas americana</i>	0,02	0,1	–	–
<i>Anas acuta</i>	1,6	5,4	0,3	2,4
<i>Anas clypeata</i>	0,1	0,3	–	–
<i>Aythya fuligula</i>	0,6	1,9	–	–

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Вид [Species]	Озеро Майниц [Lake Mainitz]		Река Гытгыпонткынваам [Gytgyponyt kynvaam River]	
	Обилие (особей/1км береговой линии) [Abundance (ind./km of the coastline)]	Доля [Percentage], %	Обилие (особей/1км береговой линии) [Abundance (ind./km of the coastline)]	Доля [Percentage], %
<i>Aythya marila</i>	8,8	29,6	0,3	2,7
<i>Histrionicus histrionicus</i>	0,2	0,7	2,5	19,9
<i>Clangula hyemalis</i>	0,9	3,0	0,3	2,4
<i>Melanitta americana</i>	1,6	5,4	—	—
<i>Melanitta deglandi</i>	3,4	11,4	—	—
<i>Mergus serrator</i>	1,4	4,7	0,9	7,2
<i>Mergus merganser</i>	0,4	1,3	0,2	1,6
<i>Pluvialis squatarola</i>	0,02	0,1	—	—
<i>Charadrius hiaticula</i>	0,2	0,7	0,3	2,4
<i>Tringa glareola</i>	0,3	1,0	—	—
<i>Tringa nebularia</i>	0,02	0,1	0,1	0,8
<i>Heteroscelus brevipes</i>	1,0	3,3	0,3	2,4
<i>Heteroscelus incanus</i>	0,02	0,1	—	—
<i>Actitis hypoleucos</i>	0,3	1,0	1,5	12,0
<i>Xenus cinereus</i>	0,1	0,3	—	—
<i>Phalaropus lobatus</i>	0,02	0,1	—	—
<i>Calidris subminuta</i>	0,04	0,1	—	—
<i>Stercorarius parasiticus</i>	0,04	0,1	—	—
<i>Larus argentatus</i>	1,0	3,3	1,3	10,4
<i>Larus hyperboreus</i>	0,1	0,3	—	—
<i>Larus canus</i>	1,5	5,0	0,1	0,8
<i>Motacilla flava</i>	0,1	0,3	—	—
<i>Motacilla cinerea</i>	0,1	0,3	0,3	2,4
<i>Motacilla alba</i>	0,2	0,7	0,5	4,0
<i>Corvus corax</i>	—	—	0,1	0,8
Всего [Total]	30	100	13	100

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

[Note. - indicates that the species was not registered during counts].

Среди численно доминирующих видов на оз. Майниц – морская чернеть (*Aythya marila* (Linnaeus, 1761)) и горбоносый турпан с обилием, соответственно – 8,8 и 3,4 особи на 1 км береговой линии, а на р. Гытгыпонткынваам – каменушка, белолобый гусь, перевозчик (*Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758)), серебристая чайка (*Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763)) с обилием соответственно – 2,5, 2,4, 1,5, 1,3 особи на 1 км береговой линии (см. табл. 2). В населении птиц обследованной нами озёрно-речной системы содоминируют 16 видов, из которых 13 являются общими для реки и озера.

Отличия орнитокомплексов в пределах водно-околоводных местообитаний выявлены как в общих показателях населения птиц, так и в специфике пространственных изменений обилия отдельных видов. И то и другое зако-

номерно связано с определёнными экологическими предпочтениям различных видов. Сравнение обилия птиц на реке и озере свидетельствует о том, что большая часть из повсеместно встречающихся видов предпочитает озеро. Таковы, например, свиязь (*Anas penelope* (Linnaeus, 1758)), шилохвость, сибирский пепельный улит, сизая чайка (*Larus canus* (Linnaeus, 1758)) и др. И лишь некоторые из них, например каменуха и перевозчик, определенно предпочитают реки.

Выявлена и прослежена динамика численности целого ряда видов птиц (табл. 3).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Динамика численности птиц в летний период
на оз. Майниц (особей/км береговой линии)
[Dynamics of the bird number at Lake Mainitz in summer (ind./km of the coastline)]**

Вид [Species]	Июнь [June]						Июль [July]	В среднем [Average]
	8	10	12	13	19	26	2	
<i>Gavia stellata</i>	—	—	0,8	0,3	—	0,1	0,4	0,2
<i>Gavia arctica</i>	—	0,4	—	0,3	0,3	0,3	—	0,2
<i>Gavia adamsii</i>	—	0,2	0,2	—	—	—	—	0,1
<i>Anser albifrons</i>	0,7	—	1,6	1,1	1,3	2,7	2,4	1,4
<i>Anas crecca</i>	—	0,4	1,6	—	0,4	—	0,1	0,4
<i>Anas penelope</i>	—	2,4	1,8	1,6	0,1	0,4	0,1	0,9
<i>Anas acuta</i>	0,7	2,6	3,2	0,5	0,1	—	—	1,0
<i>Anas clypeata</i>	—	0,8	—	—	—	—	—	0,1
<i>Aythya marila</i>	—	4,8	9,8	0,9	2,9	4,1	1,3	3,4
<i>Histrionicus histrionicus</i>	—	—	—	—	—	0,4	—	0,1
<i>Clangula hyemalis</i>	0,7	1,6	1,8	—	—	—	0,3	0,6
<i>Melanitta americana</i>	—	—	—	0,3	—	10,0	—	1,5
<i>Melanitta deglandi</i>	—	11,0	10,8	0,5	—	—	—	3,2
<i>Mergus serrator</i>	0,7	2,0	2,0	1,7	1,1	0,5	0,9	1,3
<i>Mergus merganser</i>	0,7	—	—	0,5	—	—	0,4	0,2
<i>Pluvialis squatarola</i>	—	—	0,2	—	—	—	—	0,03
<i>Charadrius hiaticula</i>	—	1,2	—	—	—	—	—	0,2
<i>Tringa glareola</i>	1,3	0,4	0,4	0,1	—	—	—	0,3
<i>Tringa nebularia</i>	—	—	0,2	—	—	—	—	0,03
<i>Heteroscelus brevipes</i>	0,7	5,2	1,0	1,7	0,1	—	—	1,2
<i>Heteroscelus incanus</i>	—	—	—	—	—	—	0,1	0,02
<i>Actitis hypoleucos</i>	—	0,4	—	0,3	0,5	0,3	0,1	0,2
<i>Xenus cinereus</i>	—	0,2	—	0,3	—	—	—	0,1
<i>Stercorarius parasiticus</i>	—	—	—	—	0,1	—	—	0,02
<i>Larus argentatus</i>	0,7	—	—	0,3	0,3	0,5	0,9	0,4
<i>Larus hyperboreus</i>	—	0,4	—	—	—	0,3	0,3	0,1
<i>Larus canus</i>	0,7	0,2	0,6	—	4,0	2,1	1,7	1,3
Всего [Total]	7	34	36	10	11	22	9	19

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

[Note. - indicates that the species was not registered during counts].

На акватории южной оконечности оз. Майниц, в районе устья р. Гытгыпоныткынваам многочисленные отдыхавшие, кормившиеся и постоянно перелетавшие (или пролетавшие транзитно) птицы отмечались с 7 июня по 5 июля 2017 г. круглосуточно. Основная часть сибирских пепельных улитов и фифи зарегистрирована 8–10 июня. Одновременное появление основной массы транзитных особей этих куликов совпало с началом активного образования береговых проталин и оттаивания грунта по берегам оз. Майниц, а последовавшее вскоре резкое сокращение их обилия (вплоть до почти полного исчезновения) – с резким подъёмом уровня воды (13 июня) и затоплением береговых отмелей и мелководий. Пик пролёта численно доминировавших горбоносого турпана, морской чернети и значительно уступавшим им по численности морянки (*Clangula hyemalis* (Linnaeus, 1758)), связи, шиловости, чирка-свистунка (*Anas crecca* (Linnaeus, 1758)), длинноносого крохала пришёлся на 10–13 июня. Максимальное число особей американской синьги, белолобого гуся, сизой чайки активно перемещалось на оз. Майниц позднее – 19–26 июня и, вероятно, представлено уже не пролётными, а кочующими птицами. Горный ландшафт внутренних районов Корякского нагорья предопределил то, что участки концентрации водных и околотовдных птиц на отдых и кормление в период миграции немногочисленны, разобщены, взаимоудалены и невелики по площади. Однако, несмотря на эти лимитирующие факторы, интенсивность транзитно перемещающихся (мигрирующих и кочующих) птиц в северных отрогах Корякского нагорья в целом достаточно велика. В первую очередь мигрантов привлекают наиболее рано освобождающиеся от снега и льда участки дельты р. Гытгыпоныткынваам (изобилующие мелководьями и песчано-илистыми отмелями) и сопредельные участки акватории оз. Майниц, где образуются первые промоины и полыньи. Вероятно, долина р. Гытгыпоныткынваам, наряду с расположенной севернее котловиной оз. Майниц, образует отрезок хорошо выраженного «межгорного миграционного коридора».

Заключение

Структура населения птиц и экологические закономерности его высотнопоясной дифференциации на Корякском нагорье и других горах Азиатской Субарктики весьма сходны. Обусловлено это аналогичными экологическими условиями и единым типом высотной поясности. Фауна и население птиц Корякского нагорья формируются в системе общих зонально-ландшафтных и высотнопоясных закономерностей. Сокращение видового разнообразия птиц происходит в северном направлении и с высотой – от подножий к вершинам. Общность структуры населения птиц поддерживается в вертикальной плоскости видами, лидирующими по обилию одновременно в двух обычно смежных высотно-ландшафтных поясах. Широкое вертикальное распространение многих видов птиц определяет большое общее биоразнообразие в преде-

лах всего высотного профиля. Формирование фауны птиц гор севера Дальнего Востока продолжается за счет иммигрантов, расселяющихся из более южных областей, в процессе чего увеличивается её видовое разнообразие. Целый ряд видов демонстрирует расширение ареалов в северном направлении, пространственный и количественный рост популяционных группировок.

Литература

1. Кишинский А.А. Орнитофауна северо-востока Азии. М. : Наука, 1988. 288 с.
2. Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики : закономерности формирования и динамики. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М. : ВП-Принт, 2013. 360 с.
3. Дементьев Г.П. Материалы к авифауне Коряцкой Земли // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Новая серия. Отд. Зоол. Вып. 2 (XVII). 1940. 82 с.
4. Кишинский А.А. Птицы Коряцкого нагорья. М. : Наука, 1980. 336 с.
5. Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2008. № 1. С. 101–121.
6. Ruggiero A., Hawkins B.A. Why do mountains support so many species of birds? // *Ecography*. 2008. Vol. 31, № 3. PP. 306–315.
7. Ивантер Э.В. Проблемы биоразнообразия : мифология и реальность // *Экология*. 2013. № 5. С. 395–397.
8. Graham C.H., Carnaval A.C., Cadena C.D., Zamudio K.R., Roberts T.E., Parra J.L., McCain C.M., Bowie R.C., Moritz C., Baines S.B., Schneider S.B., VanDerWal J., Rahbek C., Kozak K.H., Sanders N.J. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes // *Ecography*. 2014. Vol. 37, № 8. PP. 711–719.
9. Равкин Ю.С., Богомолова Е.Н., Николаева О.Н., Железнова Т.К. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распределения // Сибирский экологический журнал. 2014. № 2. С. 163–181.
10. Вартапетов Л.Г., Ларионов А.Г., Егоров Н.Н. Пространственное разнообразие населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 13–23.
11. Голубчиков Ю.Н. География горных и полярных стран. М. : Изд-во МГУ, 1996. 304 с.
12. Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М. : Т-во научных изданий КМК, 2006. 568 с.
13. Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий». Масштаб 1:8 000 000 / гл. ред. Г.Н. Огуреева. М. : ЭКОР, 1999.
14. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае / отв. ред. А.А. Максимов. Новосибирск: Наука, 1967. С. 66–75.
15. The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance / eds by WJM Hagemmeijer, MJ Blair. London: T&A D Poyser Publ., 1997. 903 p.
16. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1, вып. 2. / отв. ред. С.А. Зернов. М. ; Л. : АН СССР, 1938. 157 с.
17. Кишинский А.А. Основные элементы горных фаун северо-востока Сибири и северо-запада Америки и этапы формирования этих фаун (по данным биогеографического анализа) // Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое» / под ред. Ю.П. Иванова. Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 368–375.
18. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.

19. Чернов Ю.И. Экология и биогеография: Избранные труды. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.
20. Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края : дис. ... канд. биол. наук. М. : Московский государственный педагогический институт имени В.И. Ленина, 1964. 198 с.
21. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М. : Наука, 2003. 727 с.
22. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 256 с.
23. Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Л. : Наука, 1972. Ч. 1. 424 с.
24. Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Л. : Наука, 1973. Ч. 2. 324 с.
25. Томкович П.С., Сорокин А.Г. Фауна птиц Восточной Чукотки // Распространение и систематика птиц. Исследования по фауне Советского Союза: Труды зоологического музея МГУ. М. : МГУ, 1983. Т. 21. С. 77–159.
26. Лобков Г.Е. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. 291 с.
27. Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. Наземные позвоночные северо-востока России. Магадан : Изд-во СВНЦ ДВО РАН, 2006. 313 с.
28. Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель. Москва ; Екатеринбург : Кабинетный ученый, 2014. Т. 2. 452 с.
29. Kaufman B., Schneider D., McKay N., Ammann K., Bradley R., Briffa R., Miller G., Otto-Bliesner B., Overpeck J., Vinther B. Arctic Lakes 2k Project Members. Recent Warming Reverses Long-Term Arctic Cooling // Science. 2009. Vol. 325, № 5945. PP. 1236–1239.
30. Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D. The velocity of climate change // Nature. 2009. Vol. 462. PP. 1052–1055.
31. Post E., Forchhammer M., Bret-Harte M., Callaghan T., Christensen T., Elberling B., Fox A., Gilg O., Hik D., Høye T., Ims R., Jeppesen E., Klein D., Madsen G., McGuire A., Rysgaard S., Schindler D., Stirling I., Tamstorf M., Tyler N., Wal R., Welker J., Wookey P., Schmidt N., Aastrup P. Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change // Science. 2009. Vol. 325. PP. 1355–1358.
32. Григорьев А.А., Моисеев П.А., Нагимов З.Я. Динамика верхней границы древесной растительности в высокогорьях Приполярного Урала под влиянием современного изменения климата // Экология. 2013. № 4. С. 284–295.
33. Бочкарёва Е.Н., Ливанов С.Г., Торопов К.В., Малков Н.П. Особенности летнего распределения птиц Центрального Алтая // Сибирский экологический журнал. 2013. № 1. С. 69–76.
34. Lewis K.P., Starzomski B.M. Bird communities and vegetation associations across a treeline ecotone in the Mealy Mountains, Labrador, which is an understudied part of the boreal forest // Can. J. Zool. 2015. № 93. PP. 477–486.
35. McCain C. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be ‘higher’ in the tropics // Ecology Letters. 2009. Vol. 12, № 6. PP. 550–560.
36. Абдурахманов Г.М., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. Биогеография. М. : Академия, 2014. 448 с.

*Поступила в редакцию 12.04.2018 г.; повторно 20.08.2018 г.;
принята 23.08.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.*

Авторский коллектив:

Романов Алексей Анатольевич – д-р биол. наук, профессор кафедры биогеографии, географический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (119991, г. Москва, Россия, Ленинские горы, 1).

E-mail: putorana05@mail.ru

Астахова Марина Алексеевна – студентка 2 г.о. магистратуры кафедры биогеографии, географический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (119991, г. Москва, Россия, Ленинские горы, 1).

E-mail: marastakhova@yandex.ru

Миклин Николай Александрович – аспирант кафедры зоологии и экологии, Институт биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (129164, г. Москва, Россия, ул. Кибальчича, 6, к. 3).

E-mail: nikolaymik@gmail.com

Шемякин Евгений Владимирович – м.н.с. лаборатории горных и субарктических экосистем, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН (677000, Россия, Республика Саха (Якутия), г. Якутск, Ленинский проспект, 41); специалист лаборатории экологии и устойчивости экосистем Севера, Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова (677000, Россия, Республика Саха (Якутия), г. Якутск, ул. Белинского, 58).

E-mail: shemyakine@mail.ru

For citation: Romanov AA, Astakhova MA, Miklin NA, Shemyakin EV. Altitudinal-belt differentiation of the bird population in the north of the Koryak Highland. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:136-158. doi: 10.17223/19988591/43/7. In Russian, English Summary

Aleksey A Romanov¹, Marina A Astakhova¹, Nikolay A Miklin², Evgeniy V Shemyakin³

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

²*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russian Federation*

³*Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Republic of Sakha (Yakutia), Russian Federation*

Altitudinal-belt differentiation of the bird population in the north of the Koryak Highland

Knowledge of ecological and geographical patterns of mountain bird fauna and population formation is considered to be one of the most vital issues of modern ornithology. The obtained data can be used in the monitoring and development of biodiversity conservation measures. In our study, we analyzed ecological patterns of the altitudinal-belt differentiation of bird population in the northern spurs of the Koryak Highland.

We collected data during expeditions carried out in summer 2014 in Lake Mainitz basin, the Gytgyponytkynvaam river valley and the Tynulve Nangagte ridge (63°8'-63°14'N, 176°42'-176°48'E) (See Tables 1 and 2). Studies were conducted in regions with three distinct altitudinal belts: alpine (500-600 m asl and higher), subalpine (up to 360-560 m asl) and shrubby-dwarf pine belt (up to 100-150 m asl). We used the method of route counting in transects of unlimited width (Ravkin YuS, 1967). The fauna of breeding birds was analyzed according to species belonging to faunal complexes (Shtegman BK, 1938; Kishhinskiy AA, 1976) and geographical-genetic groups (Kishhinskiy AA, 1988; Romanov AA, 2013). We calculated the number of water and near-water species of birds by direct counts, and then recalculated the number of individuals per length unit of the coastline. The reliability of nesting was determined according to the criteria recommended by the European Bird Census Council (The EBCC Atlas of European breeding birds..., 1997). Nesting was considered confirmed upon detection of nests with chicks or eggs, encountering adult birds with food, encountering fledglings or hatches; probable when observing the territorial and mating behavior of birds in habits suitable for nesting; possible when encountering a species in habitats suitable for nesting. Avifauna similarity of compared areas and altitudinal belts

was determined by the Sørensen faunal commonness coefficient (Pesenko YuA, 1982; Chernov YuI, 2008). Population similarity coefficient was used to identify differences in the bird population of several areas (Naumov RL, 1964). In the nomenclature and when compiling lists of birds, we followed LS Stepanyan (Stepanyan LS, 2003). The names of some species were taken from The List of Birds of the Russian Federation (Koblik EA et al, 2006). We revealed dominant and subdominant species of high-altitude belts of the investigated areas. Species whose number was 10% of the total population density of all species of the high-altitude belt were considered dominant, subdominant species were from 1% to 10%.

We revealed that 76 species of birds breed (40% of whole avifauna of the Koryak Highland) in the investigated areas of the northern spurs of the Koryak Highland (See Table 1). A number of species ($n=7$) was specified for the first time on the nesting in the northern spurs of the Koryak Highland at a distance of 300-1200 km from the northern boundaries of the main range. The taxonomic structure of the nesting avifauna corresponds to the zonal and landscape features of the Northeast Asia. The species of the groups of Passeriiformes, Charadriiformes and Anseriiformes dominate and take 85% in the overall diversity. The nesting avifauna commonness coefficient of the northern and southern regions of the Koryak Highland is high and equal to 83%. The species richness of the avifauna decreases with altitude. In a wide range of heights, covering at least two high-altitude belts, there are 44 species. The change in species composition of birds occurs gradually with height. The species of the Siberian faunal complex (34%) and widely distributed species (33%) are most significant in the formation of avifauna. The original zoogeographical element of the local nesting avifauna is the species of the American faunal complex. The significant part in the formation of avifauna takes boreal-hypoarctic species (29%) and widespread (26%) geographical-genetic groups. The density of the nesting population of birds is reduced with height. The bird population density in the terrestrial habitats of the shrubby belt is 725 ind./km², 471 ind./km² in the subalpine belt, and 83 ind./km² in the alpine belt (See Table 1). The maximum similarity is observed in the population of birds of the shrubby and subalpine belt (46%), the minimum is the population of shrubby and alpine belt - 6.8%). The density of the bird population of water-surrounding habitats varies from 13 individuals per 1 km of the coastline at the river, and up to 30 individuals per 1 km of coastline at the lake (See Table 2 and 3).

The paper contains 3 Tables and 36 References.

Key words: range; species diversity; altitudinal belt; the Koryak Highland; bird population; distribution.

Funding: Preparations for field studies in 2017 are supported by the RFBR (Grant No 17-04-00088); calculations of bird abundance are supported by the Russian Science Foundation (Project No 14-50-00029).

References

1. Kishchinskiy AA. Ornitofauna severo-vostoka Azii [Bird fauna of the north-east of Asia]. Moscow: Nauka Publ.; 1988. 288 p. In Russian
2. Romanov AA. Avifauna gor Aziatskoy Subarktiki: zakonomernosti formirovaniya i dinamiki [Bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic: Principles of development and dynamics]. Moscow: BP-Print Publ.; 2013. 360 p. In Russian
3. Dement'ev GP. Materialy k avifaune Koryackoy Zemli [Materials to the avifauna of Koryak land]. In: *Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR. Novaya seriya. Otd. Zool. Vyp. 2 (HVII)* [Materials to cognition of flora and fauna of the USSR. New series. Zoology. Iss. 2]. 1940. 82 p. In Russian

4. Kishchinskiy AA. Pticy Koryakskogo nagor'ya [Birds of the Koryak Highland]. Moscow: Nauka Publ.; 1980. 336 p. In Russian
5. Blinova TK, Ravkin YuS. Ornithofaunistic zoning of Northern Eurasia. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2008;15(1):101-121. In Russian
6. Ruggiero A, Hawkins BA. Why do mountains support so many species of birds? *Ecography*. 2008;31(3):306-315. doi: [10.1111/j.0906-7590.2008.05333.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05333.x)
7. Ivanter EhV. Problemy bioraznoobraziya: mifologiya i real'nost' [Problems of Biodiversity: Mythology and Reality]. *Russian Journal of Ecology*. 2013;5:395-397. doi: [10.7868/S0367059713050065](https://doi.org/10.7868/S0367059713050065) In Russian
8. Graham CH, Carnaval AC, Cadena CD, Zamudio KR, Roberts TE, Parra JL, McCain CM, Bowie RCK, Moritz C, Baines SB, Schneider CJ, VanDerWal J, Rahbek C, Kozak KH, Sanders NJ. The origin and maintenance of montane diversity: Integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*. 2014;37:711-719. doi: [10.1111/ecog.00578](https://doi.org/10.1111/ecog.00578)
9. Ravkin YuS, Bogomolova EN, Nikolaeva ON, Zheleznova TK. Zoning Northern Eurasia based on the fauna of terrestrial vertebrates and their classification by similarity of distribution. *Contemporary Problems of Ecology*. 2014;7(2):137-150. doi: [10.1134/S1995425514020127](https://doi.org/10.1134/S1995425514020127)
10. Vartapetov LG, Larionov AG, Egorov NN. The spatial diversity of bird communities in the middle taiga of the Central Siberian Plateau. *Contemporary Problems of Ecology*. 2016;9(1):13-23. doi: [10.1134/S1995425516010170](https://doi.org/10.1134/S1995425516010170)
11. Golubchikov YuN. Geografiya gornyh i polyarnyh stran [Geography of mountain and polar highlands]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1996. 304 p. In Russian
12. Kuvaev VB. Flora of subarctic mountains of Eurasia and altitudinal distribution of its species. Moscow: KMK Scientific Press; 2006. 568 p. In Russian
13. Karta "Zony i tipy pojasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nyh territoriy" [Map "Zones and types of vegetation in Russia and adjacent territories"]. Masshtab 1:8 000 000. Ogureeva GN, editor. Moscow: JeKOR; 1999. In Russian
14. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptic lesnyh landshaftov [On the method of recording birds of forest landscapes]. In: *Priroda ochagov kleshhevogo encefalita na Altae* [Nature of foci of tick-borne encephalitis in the Altai]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 66-75. In Russian
15. *The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance*. Hagemmeijer WJM and Blair MJ, editors. London: T&A D Poyser Publ.; 1997. 903 p.
16. Shtegman BK. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki [Fundamentals of the ornithogeographic division of the Palearctic]. In: *Fauna SSSR. Pticy* [Fauna of the USSR. Birds]. Zernov SA, editor. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1938;1(2):157. In Russian
17. Kishchinskiy AA. Osnovnye elementy gornyh faun Severo-Vostoka Sibiri i Severo-Zapada Ameriki i etapy formirovaniya etih faun (po dannym biogeograficheskogo analiza) [The main elements of mountain faunas in the Northeast of Siberia and the Northwest of America and the stages in the formation of these faunas (according to biogeographical analysis)]. In: *"Beringiyskaya susha i ee znachenie dlya razvitiya golarkticheskikh flor i faun v kaynozoe"*. *Materialy vsesojuznogo simpoziuma* [Beringian land and its importance for the development of Holarctic flora and fauna in the Cenozoic. Proc. of the All-Union Symposium]. Vladivostok: DVNTs AN SSSR; 1976. pp. 368-375. In Russian
18. Pesenko YuA. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyah [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 287 p. In Russian
19. Chernov YuI. Ekologiya i biogeografiya. Izbrannye trudy [Ecology and Biogeography. Selected Works]. Moscow: KMK Scientific Press; 2008. 580 p. In Russian

20. Naumov RL. *Pticy v ochagah kleshhevoogo encefalita Krasnoyarskogo kraya* [Birds in the foci of tick-borne encephalitis in Krasnoyarsk Kray. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: Moscow State Pedagogical Institute; 1964. 198 p. In Russian
21. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredel'nyh territorij [Conspectus of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region)]. Moscow: Nauka Publ.; 2003. 727 p. In Russian
22. Koblik EA, Redkin YaA, Arkhipov VYu. Checklist of the birds of Russian Federation. Moscow: KMK Scientific Press; 2006. 256 p. In Russian
23. Portenko LA. Ptitsy Chukotskogo poluostrova i ostrova Vrangelya [Birds of the Chukchi Peninsula and Wrangel Island]. Leningrad: Nauka Publ.; 1972;Pt.1:1-424 p. In Russian
24. Portenko LA. Ptitsy Chukotskogo poluostrova i ostrova Vrangelya [Birds of the Chukchi Peninsula and Wrangel Island]. Leningrad: Nauka Publ.; 1973;Pt.2:1-324 p. In Russian
25. Tomkovich PS, Sorokin AG. Fauna ptits Vostochnoy Chukotki - Rasprostranenie i sistematika ptits: (Issledovaniya po faune Sovetskogo Soyuza) [Avifauna of Eastern Chukotka: distribution and systematics of birds: (research on the fauna of the USSR)]. Flint VE and Tomkovich PS, editors. Moscow: Moscow State University Publ.; 1983. pp. 77-159. In Russian
26. Lobkov GE. Gnezdyashchiesya ptitsy Kamchatki [Breeding birds of Kamchatka]. Vladivostok: DVNC AN USSR Publ.; 1986. 291 p. In Russian
27. Andreev AV, Dokuchaev NE, Krechmar AV, Chernyavskiy FB. Nazemnye pozvonochnye Severo-Vostoka Rossii [Terrestrial vertebrates of North-Eastern Russia]. Magadan: SVNC AN USSR Publ.; 2006. 313 p. In Russian
28. 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
29. Kaufman B, Schneider D, McKay N, Ammann K, Bradley R, Briffa R, Miller G, Otto-Bliesner B, Overpeck J, Vinther B, Arctic Lakes 2k Project Members. Recent warming reverses long-term arctic cooling. *Science*. 2009;325(5945):1236-1239. doi: [10.1126/science.1173983](https://doi.org/10.1126/science.1173983)
30. Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD. The velocity of climate change. *Nature*. 2009;462:1052-1055. doi: [10.1038/nature08649](https://doi.org/10.1038/nature08649)
31. Post E., Forchhammer M, Bret-Harte M, Callaghan T, Christensen T, Elberling B, Fox A, Gilg O, Hik D, Høye T, Ims R, Jeppesen E, Klein D, Madsen G, McGuire A, Rysgaard S, Schindler D, Stirling I, Tamstorf M, Tyler N, Wal R, Welker J, Wookey P, Schmidt N, Aastrup P. Ecological dynamics across the arctic associated with recent climate change. *Science*. 2009;325:1355-1358. doi: [10.1126/science.1173113](https://doi.org/10.1126/science.1173113)
32. Grigor'ev AA, Moiseev PA, Nagimov ZYa. Dynamics of the timberline in high mountain areas of the nether-polar Urals under the influence of current climate change. *Russian Journal of Ecology*. 2013;44(4):312-323. doi: [10.1134/S1067413613040061](https://doi.org/10.1134/S1067413613040061)
33. Bochkareva EN, Livanov SG, Toropov KV, Malkov NP. Features of the summer distribution of birds in Central Altai. *Contemporary Problems of Ecology*. 2013;6(1):51-56. doi: [10.1134/s1995425513010034](https://doi.org/10.1134/s1995425513010034)
34. Lewis KP, Starzomski BM. Bird communities and vegetation associations across a treeline ecotone in the Mealy Mountains, Labrador, which is an understudied part of the boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*. 2015;93:477-486. doi: [10.1139/cjz-2014-0309](https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0309)
35. McCain C. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics. *Ecology Letters*. 2009;12(6):550-560. doi: [10.1111/j.1461-0248.2009.01308.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01308.x)
36. Abdurakhmanov GM, Myalo EG, Ogureeva GN. Biogeografiya: uchebnik dlya studentov uchrezhdenii vysshego obrazovaniya [Biogeography: A textbook for students of higher education institutions]. Moscow: Academia Publ.; 2014. 448 p. In Russian

*Received 12 April 2018; Revised 20 August 2018;
Accepted 23 August 2018; Published 12 October 2018*

Author info:

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

E-mail: putorana05@mail.ru

Astakhova Marina A., Second Year Student of Master's Studies, Department of Biogeography, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie gory, Moscow 119991, Russian Federation.

E-mail: marastakhova@yandex.ru

Miklin Nikolay A., Graduate Student, Department of Zoology and Ecology, Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, 6 Kibalchicha str., k.3, Moscow 129164, Russian Federation.

E-mail: nikolaymik@gmail.com

Shemyakin Evgeniy V., Junior Researcher, Mountain and Subarctic Ecosystems Laboratory, Institute for Biological Problems of the Cryolithozone SB RAS, 41 Lenin Pr., Yakutsk 677000, Republic of Sakha (Yakutia), Russian Federation; Specialist, Ecology and Stability of Ecosystems of the North Laboratory, North-Eastern Federal University, 58 Belinsky Str., Yakutsk 677027, Republic of Sakha (Yakutia), Russian Federation.

E-mail: shemyakine@mail.ru

УДК 595.754+ 574.4

doi: 10.17223/19988591/43/8

Е.В. Софронова¹, А.П. Софронов^{1,2}

¹Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, г. Иркутск, Россия

²Педагогический институт Иркутского государственного университета,
г. Иркутск, Россия

Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) реликтовых ильмовых рощ в низовьях реки Селенги (Республика Бурятия)

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда
фундаментальных исследований в рамках проекта № 18-05-00557 А
и в соответствии с проектом плана НИР № 0347-2016-0003.

Описано 5 основных типов растительных ассоциаций, которые слагают ильмовые леса и непосредственно прилегающие к ним окрестности, в которых проведены сборы полужесткокрылых насекомых. Ранее для ильмовников достоверно известно лишь 6 видов клопов, с нашими исследованиями число выявленных видов возросло до 88. Приведен аннотированный фаунистический список, где для каждого вида указаны растительные ассоциации и тип географического распространения. Сравнение видового состава клопов разных растительных ассоциаций с использованием коэффициента Чекановского–Серенсена показало невысокие значения коэффициентов сходства, что говорит об относительно хорошо выраженной специфичности фауны каждой ассоциации. В исследованной фауне выделено 6 редких видов клопов для Байкальской Сибири и 1 новый вид для Бурятии.

Ключевые слова: *Heteroptera*; фауна; рефугиум; *Ulmus japonica*; Байкальская Сибирь.

Введение

Территория исследования находится в Восточной Сибири в непосредственной близости от оз. Байкал. Байкальская Сибирь (Иркутская область и Республика Бурятия) обладает повышенным биологическим разнообразием, которое обусловлено рядом факторов (географическое расположение, особенности рельефа и климата и т.д.). В геологическом прошлом Байкал с его горным обрамлением часто был барьером на пути распространения видов и сообществ, некоторые из них сохранились до наших дней в качестве реликтовых популяций в рефугиумах (рефугиях). Особый интерес вызывают представители неморального комплекса, так как в настоящее время ареал европейских широколиственных лесов выклинивается на юге Западной Си-

бири, а восточнопалеарктические широколиственные леса доходят на запад до Среднего Приамурья и через Маньчжурию не далее Восточного Забайкалья [1].

Ильм (или вяз) японский разными исследователями рассматривается как отдельный вид *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg. или как разновидность *Ulmus davidiana* Planch. var. *japonica* (Rehder) Nakai. Это единственный в Байкальском регионе восточноазиатский вид-эдификатор, формирующий рефугиумы. Основной ареал этого вида охватывает восток Забайкальского края, юг российского Дальнего Востока, северо-восток Китая, Корейский полуостров и Японию.

В настоящее время в долине Селенги имеется несколько пространственно разобщенных роц (небольших лесов) ильма японского, которые обычно не превышают по площади 25 га и могут быть существенно удалены друг от друга. Экологические особенности и обитающие там реликтовые виды (лишайники, мхи, ксилотрофные грибы, высшие растения, насекомые) показывают ярко выраженный реликтовый характер этих сообществ во всей совокупности образующих их структур [2]. К сожалению, в настоящее время ильмовники подвергаются активному антропогенному прессингу в виде рекреационного и сельскохозяйственного использования.

Несмотря на хорошую доступность большинства известных группировок ильма японского в Западном Забайкалье, эти сообщества практически не рассмотрены как единый биоценотический комплекс. Недостаточно изучены сопутствующие ильмовникам реликтовые элементы флоры и фауны. Первые краткие описания ильмовников как сообществ даны в работах А.С. Плешанова с соавт. [1, 2].

Изученность энтомофауны ильмовников слабая и неоднородная. Среди прочих практически не изучены полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) этого рефугиума. Полужесткокрылые, или клопы, – крупнейший отряд насекомых с неполным превращением, представители которого населяют большинство типов наземных биотопов, а также некоторые водные. Разнообразны клопы и по широте пищевой специализации [3]. Таким образом, полужесткокрылые насекомые представляют собой один из важнейших объектов исследований в фаунистическом, экологическом и географическом аспектах.

До наших исследований сведения о полужесткокрылых насекомых ильмовых роц Западного Забайкалья содержатся лишь в одной обзорной публикации, посвящённой редким видам этих насекомых в Байкальском регионе [4]. Впоследствии одним из авторов данной статьи опубликованы находки новых для Бурятии видов клопов, собранных в ильмовниках [5–7].

Цель данной работы – инвентаризация наземных полужесткокрылых насекомых, связанных с сообществами ильма японского и их ближайшими окрестностями в низовьях р. Селенги. В связи с этим необходимо выявить основные сообщества ильмовников и примыкающих к ним ценозов как ме-

стообитаний клопов; составить список полужесткокрылых; сравнить группировки клопов из разных растительных сообществ ильмовников; установить редкие для Байкальского региона виды.

Материалы и методики исследования

Основным материалом для работы послужили сборы авторов, проведённые в 2014–2016 гг. в Прибайкальском районе Бурятии в ильмовых рощах около населённых пунктов Мостовка, Таловка, Югово, Ильинка. В список добавлены несколько видов, известных по литературным данным [4], собранных с ильма японского в окрестностях пос. Татаурово (рис. 1).

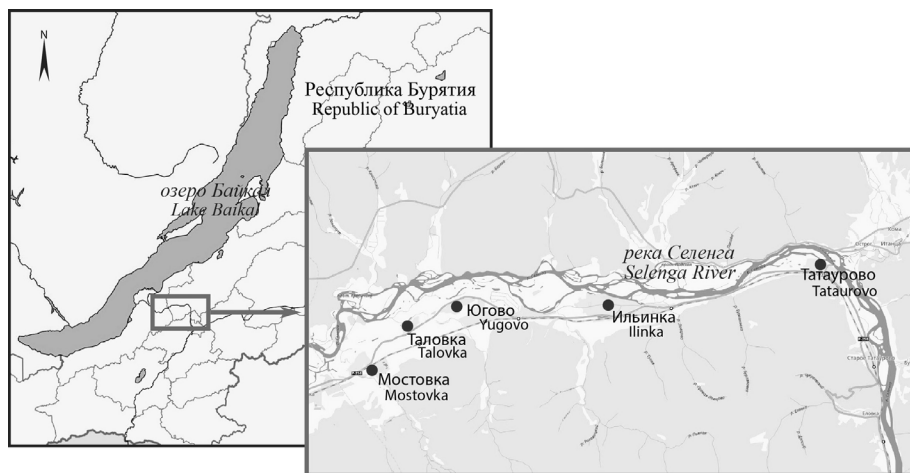


Рис. 1. Карта-схема района исследования с населёнными пунктами, в окрестностях которых собран материал

[Fig. 1. A schematic map of the study area with settlements, near which the material was collected]

Для сбора насекомых использованы стандартные энтомологические методы: кошение энтомологическим сачком, отряхивание деревьев и кустарников, разбор растительного опада, почвенные ловушки [8]. Таким образом, собрано порядка 2 300 экземпляров клопов в основных растительных ассоциациях. Определение видовой принадлежности экземпляров проведено по специальной литературе [9], а также с помощью эталонной энтомологической коллекции Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург). Географическое распространение видов основано на данных каталогов полужесткокрылых азиатской части России и Палеарктики. Сведения об ареалах насекомых представлены в виде долготной составляющей и даны в соответствии с классификацией, предложенной К.Б. Городковым [10].

Определение общности фаун разных растительных сообществ проводилось с использованием коэффициента Чекановского–Серенсена, который

наиболее удобен при оценке сходства совокупности данных [11]. Вычисления и построение дендрограммы выполнены при помощи компьютерной программы PAST версии 3.17 по алгоритму Paired group.

Исследование структуры растительного покрова проведено классическими геоботаническими методами, дополненными современными методами ГИС и геоботанического картографирования растительности [12]. Названия видов флоры приведены в соответствии со сводкой С.К. Черепанова [13].

Результаты исследования и обсуждение

Ильмовые леса занимают одно из наиболее продуктивных местообитаний и приурочены к верхней пойме Селенги. В первом ярусе доминирование принадлежит ильму японскому, иногда в качестве содоминанта появляется тополь душистый (*Populus suaveolens* Fisch.) и береза (*Betula pendula* Roth), под пологом обычно яблоня ягодная (*Malus baccata* (L.) Borkh.). В составе ильмовников наблюдаются луговины, представляющие, по-видимому, бывшие покосы. Прилегающие территории по большей части покрыты травяными сообществами: на возвышенностях развиваются степи, в понижениях и у стариц сменяемые осоковыми лугами и ивняками.

Таким образом, выявлено 5 основных растительных ассоциаций:

Ильмовый кустарниково- (*Padus avium* Mill., *Crataegus sanguinea* Pall., *C. dahurica* Koehne ex С.К. Schneid., *Salix schwerinii* E.L. Wolf, *Rosa davurica* Pall., *Rosa acicularis* Lindl., *Ribes spicatum* E. Robson, *Swida alba* (L.) Opiz)-травяной (*Anemonastrum crinitum* (Juz.) Holub, *Urtica dioica* L., *Thalictrum minus* L., *Equisetum arvense* L., *Carex sp.*, *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Poa sibirica* Roshev. и др.) лес. Следует отметить, что сообщество сложено не однородно и наблюдаются некоторые различия, по-видимому, вызванные антропогенным влиянием. Может иметь место неодинаковое соотношение видов в составе кустарникового и травяного ярусов при сохранении общей структуры.

В составе степей преобладают разнотравно- (*Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Silene amoena* L., *Papaver nudicaule* L. и др.) тимьяново- (*Thymus* ssp.) житняковые (*Agrimonia pilosa*) сообщества.

Луговая растительность представлена разнотравно- (*Medicago falcata* L., *Mentha arvensis* L., *Achillea millefolium* L., *Plantago media* L., *Trifolium repens* L. и др.) злаковыми (*Poa sibirica*, *Alopecurus pratensis* L. и др.) сообществами.

Ограниченными сообществами встречаются тополевые разнотравно- (*Equisetum arvense*, *Cirsium setosum*, *Vicia cracca* L.) злаковые (*Poa sibirica*) роши. Ярус кустарников часто слабо выражен, присутствуют кустарниковые формы березы (*Betula pendula*) и шиповник (*Rosa acicularis*). Травяной ярус в видовом отношении обедненный, но пышный.

Вдоль русел временных проток и у стариц отмечены плотно сомкнутые ивовые (*Salix viminalis* L., *S. rorida* Laksch.) порослевые сообщества, со слабо развитым травяным покровом, представленным, в основном, видами

осок (*Carex* spp.), хвощом полевым (*Equisetum arvense*), вейником тонким (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) и другими видами.

В исследованных растительных ассоциациях собрано 88 видов полужесткокрылых насекомых из 14 семейств и 58 родов, среди которых один вид – *Sehirus morio* (Linnaeus, 1758) из семейства Cydnidae – впервые указывается для Республики Бурятия. Для двух видов семейства Saldidae растительные ассоциации не приводятся, так как они собраны на открытых берегах рек и заводей (песок, галька) и не связаны с растительностью. Ниже в табличной форме представлен список видов клопов, где для каждого вида даются название, растительные ассоциации и тип географического распространения (табл. 1).

Таблица 1 [Table 1]

**Видовой состав полужесткокрылых насекомых лесов
из ильма японского в низовьях Селенги**
[Heteroptera species composition of the Japanese elm forests
in the lower reaches of the Selenga River]

№ п/п	Семейство, вид [Family, species]	Растительные ассоциации [Plant communities]	Ареал [Distribution]
Saldidae			
1	<i>Saldula arenicola arenicola</i> (Scholtz, 1847)	–	ZCP
2	<i>Saldula saltatoria</i> (Linnaeus, 1758)	–	G
Семейство Nabidae			
3	<i>Nabis flavomarginatus</i> Scholtz, 1847	Ilm, St, Lug, Top	G
4	<i>Nabis brevis brevis</i> Scholtz, 1847	Lug, Iv	ES
5	<i>Nabis punctatus mimosiferus</i> Hsiao, 1964	Lug, Iv	VP
Anthocoridae			
6	<i>Anthocoris nemorum</i> (Linnaeus, 1761)	Ilm	TE
7	<i>Xylocoris tesquorum</i> Kerzhner et Elov, 1976	St	VP
Miridae			
8	<i>Deraeocoris punctulatus</i> (Fallén, 1807)	Ilm, St, Lug	G
9	<i>Deraeocoris annulipes</i> (Herrich-Schaeffer, 1842)	Ilm	TE
10	<i>Deraeocoris olivaceus</i> (Fabricius, 1777)	Ilm	TE
11	<i>Deraeocoris ventralis ventralis</i> Reuter, 1904	St	ES
12	<i>Polymerus brevicornis</i> (Reuter, 1879)	St	ES
13	<i>Polymerus cognathus</i> (Fieber, 1858)	Ilm, Lug, Iv	G
14	<i>Polymerus unifasciatus</i> (Fabricius, 1794)	St, Lug, Iv	G
15	<i>Polymerus nigrata</i> (Fallén, 1807)	Ilm, Lug	ES
16	<i>Adelphocoris lineolatus</i> (Goeze, 1778)	Ilm, St, Lug	TP
17	<i>Adelphocoris quadripunctatus</i> (Fabricius, 1794)	Lug	TP
18	<i>Adelphocoris seticornis</i> (Fabricius, 1775)	Ilm	ES
19	<i>Adelphocoris tenebrosus</i> (Reuter, 1875)	Ilm	SDV
20	<i>Capsus pilifer</i> (Remane, 1950)	Lug	TE
21	<i>Capsus wagneri</i> (Remane, 1950)	Lug	TE
22	<i>Lygus rugulipennis</i> Poppius, 1911	Ilm, Lug, Top	G
23	<i>Lygus wagneri</i> Remane, 1955	Lug, Iv, Top	TE
24	<i>Orthops</i> sp.	Lug	-
25	<i>Phytocoris nowickyi</i> Fieber, 1870	Ilm, Lug	TE

Продолжение табл. 1 [Table 1 (cont.)]

№ п/п	Семейство, вид [Family, species]	Растительные ассоциации [Plant communities]	Ареал [Distribution]
26	<i>Phytocoris intricatus</i> Flor, 1861	Илм	TP
27	<i>Leptopterna dolabrata</i> (Linnaeus, 1758)	Луг	G
28	<i>Stenodema calcarata</i> (Fallén, 1807)	Илм, Луг	TE
29	<i>Stenodema holsata</i> (Fabricius, 1787)	Илм, Луг	TE
30	<i>Stenodema sibirica</i> Bergroth, 1914	Илм, Луг	SDV
31	<i>Labops sahlbergi</i> (Fallén, 1829)	Илм, Луг	TP
32	<i>Myrmecophyes alboornatus</i> (Stål, 1858)	Ст	ES
33	<i>Orthocephalus vittipennis</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	Луг	ES
34	<i>Excentricus planicornis</i> (Herrich-Schaeffer, 1836)	Луг, Top	TP
35	<i>Globiceps flavomaculatus</i> (Fabricius, 1794)	Илм, Луг	TE
36	<i>Pilophorus confusus</i> (Kirschbaum, 1856)	Илм	TE
37	<i>Pilophorus mongolicus</i> Kerzhner, 1984	Илм	Sib
38	<i>Criocoris quadrimaculatus</i> (Fallén, 1807)	Илм, Луг	TE
39	<i>Excentricoris pictipes</i> (Reuter, 1878)	Ст	DM
40	<i>Megalocoleus molliculus</i> (Fallén, 1807)	Илм, Луг	TP
41	<i>Monosynamma bohemanni</i> (Fallén, 1829)	Ив	G
42	<i>Plagiognathus chrysanthemi</i> (Wolff, 1804)	Ст	TP
43	<i>Psallus ulmi</i> Kerzhner et Josifov, 1966	Илм	SDV
Tingidae			
44	<i>Dictyla platyoma</i> (Fieber, 1861)	Илм, Ст, Top	TP
45	<i>Galeatus affinis</i> (Herrich-Schaeffer, 1835)	Илм	G
46	<i>Physatocheila smreczynskii</i> China, 1952	Илм	TP
47	<i>Tingis ampliata</i> (Herrich-Schaeffer, 1838)	Луг	TP
48	<i>Tingis pilosa</i> Hummel, 1825	Луг	TP
Reduviidae			
49	<i>Rhynocoris leucospilus</i> (Stål, 1859)	Луг	SN
Aradidae			
50	<i>Aradus hieroglyphicus</i> J. Sahlberg, 1878	Илм	VP
51	<i>Aradus lugubris</i> Fallén, 1807	Top	G
Berytidae			
52	<i>Berytinus clavipes</i> (Fabricius, 1775)	Илм	TE
Lygaeidae			
53	<i>Nithecus jacobaeae</i> (Schilling, 1829)	Ст, Луг, Top	TP
54	<i>Nysius ericae ericae</i> (Schilling, 1829)	Ст, Top	G
55	<i>Nysius helveticus</i> (Herrich-Schaeffer, 1850)	Илм, Ст, Луг, Top	TE
56	<i>Nysius thymi thymi</i> (Wolff, 1804)	Илм, Ст, Луг, Ив, Top	G
57	<i>Kleidocerys resedae resedae</i> (Panzer, 1797)	Илм	TP
58	<i>Cymus glandicolor</i> Hahn, 1832	Ив	TE
59	<i>Geocoris grylloides</i> (Linnaeus, 1761)	Ст	TE
60	<i>Geocoris itonis</i> Horváth, 1905	Ст	VP
61	<i>Panaorus adpersus</i> (Mulsant et Rey, 1852)	Ив	TE
62	<i>Peritrechus convivus</i> (Stål, 1858)	Ст	G
63	<i>Rhyparochromus pini</i> (Linnaeus, 1758)	Илм, Луг, Top	TE
Coreidae			
64	<i>Bathysolen nubilus</i> (Fallén, 1807)	Илм, Ст, Луг	ZCP
65	<i>Coriomeris scabricornis scabricornis</i> (Panzer, 1805)	Ст, Луг	TE

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

№ п/п	Семейство, вид [Family, species]	Растительные ассоциации [Plant communities]	Ареал [Distribution]
66	<i>Spathocera lobata</i> (Herrich-Schaeffer, 1840)	St	ZCP
Rhopalidae			
67	<i>Brachycarenum tigrinus</i> (Schilling, 1829)	Lug	ZCP
68	<i>Rhopalus maculatus</i> (Fieber, 1837)	Ilm, Lug, Iv	TE
69	<i>Rhopalus distinctus</i> (Signoret, 1859)	St	TP
70	<i>Stictopleurus crassicornis</i> (Linnaeus, 1758)	Ilm, Iv	TE
71	<i>Stictopleurus punctatonevrosus</i> (Goeze, 1778)	Lug, Iv	TP
72	<i>Stictopleurus sericeus</i> (Horváth, 1896)	Lug, Top	CP
73	<i>Stictopleurus viridicatus</i> (Uhler, 1872)	St	G
74	<i>Myrmus miriformis miriformis</i> (Fallén, 1807)	St, Lug, Top	TE
Acanthosomatidae			
75	<i>Acanthosoma haemorrhoidalis angulatum</i> Jakovlev, 1880	Ilm	SDV
76	<i>Elasmotherus interstinctus</i> (Linnaeus, 1758)	Ilm, Iv	G
77	<i>Elasmucha grisea</i> (Linnaeus, 1758)	Ilm, Iv	TE
Cydnidae			
78	<i>Ochetostethus opacus</i> (Scholtz, 1847)	Top	ES
79	<i>Sehirus morio</i> (Linnaeus, 1758)	Lug	ZCP
Pentatomidae			
80	<i>Aelia acuminata</i> (Linnaeus, 1758)	St, Lug	ZCP
81	<i>Neottiglossa metallica</i> (Jakovlev, 1876)	Lug, Iv	SDV
82	<i>Neottiglossa pusilla</i> (Gmelin, 1790)	Iv, Top	TE
83	<i>Carpocoris coreanus</i> Distant, 1899	St	CP
84	<i>Carpocoris purpureipennis</i> (De Geer, 1773)	Lug	TP
85	<i>Dolycoris baccarum</i> (Linnaeus, 1758)	Lug, Top	TP
86	<i>Pentatoma rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Ilm	TP
87	<i>Sciocoris distinctus</i> Fieber, 1851	Ilm, Lug	TP
88	<i>Graphosoma lineatum</i> (Linnaeus, 1758)	Lug	ZCP

Примечание. Здесь, а также далее в табл. 2 и на рис. 2: **Растительные ассоциации:** Ilm – ильмовые леса, Iv – ивовые сообщества, Lug – луга, St – степи, Top – тополёвые рощи. **Ареалы:** CP – центрально-палеарктический, DM – дауро-монгольский, ES – европейско-сибирский, G – голарктический, SDV – сибирско-дальневосточный, Sib – сибирский, SN – сибирско-неарктический, TE – трансевразийский, TP – транспалеарктический, VP – восточно-палеарктический, ZCP – западно-центрально-палеарктический.

[Note. Here and below in Table 2 and Figure 2: **Plant communities:** Ilm - Japanese elm forests, Iv - Willow communities, Lug - Meadows, St - Steppes, Top - Poplar groves. **Distribution:** CP - Central Palearctic, DM - Dauro-Mongolian, ES - European Siberian, G - Holarctic, SDV - Siberian-Far-Eastern, Sib - Siberian, SN - Siberian-Nearctic, TE - Trans-Eurasian, TP - Transpalearctic, VP - Eastern Palearctic, ZCP - Western-Central Palearctic].

По числу видов доминируют наиболее крупные семейства: Miridae (36 видов, 41%), Lygaeidae (11 видов, 12,5%) и Pentatomidae (9 видов, 10%). По типу географического распространения преобладают виды с трансевразийскими (24 вида, 27,3%), транспалеарктическими (19 видов, 22%), голарктическими (15 видов, 17%) и европейско-сибирскими (8 видов, 9%) ареалами.

Наибольшее количество видов клопов характерно для лугов (46) и ильмовников (40). Луга и японскоильмовые леса наиболее разнообразны по составу растительности и благоприятны для обитания многих видов клопов. Часть луговых видов заходит под полог ильмов. Степи (26 видов), ивовые и тополёвые сообщества (по 16 видов) обладают более специфическими условиями и более узким видовым составом слагающих их растений.

Проведено сравнение видовых списков клопов разных растительных ассоциаций. Расчёты установили относительно невысокие значения (менее 0,5) индексов Чекановского–Серенсена, которые варьируют от 0,1 между ивовыми и степными сообществами до 0,45 между ильмовыми лесами и лугами (табл. 2). Такие показатели говорят о достаточно отчётливом разграничении группировок клопов по растительным ассоциациям.

Таблица 2 [Table 2]

Показатели сходства фаун полужесткокрылых насекомых разных растительных ассоциаций
[Similarity rates between Heteroptera faunas of different plant associations]

	Илм	Ст	Луг	Ив	Топ
Илм	1	0,21212	0,44706	0,21429	0,21429
Ст		1	0,30986	0,095238	0,33333
Луг			1	0,29508	0,36066
Ив				1	0,1875
Топ					1

На основе кластерного анализа построена дендрограмма, которая наглядно демонстрирует наибольшее сходство группировок клопов ильмовых лесов и луговых сообществ (рис. 2). Как говорилось выше, это объясняется наличием некоторого числа луговых видов растений под пологом ильмового леса. Тем не менее полученный индекс сходства не очень высокий (0,45), что говорит о существенном своеобразии каждой ассоциации. Ряд видов клопов обитает только на ильме японском, либо предпочитают эту породу другим деревьям и кустарникам. Например, хищный слепняк *Deraeocoris olivaceus* отмечен только на ильмах, тогда как в их отсутствие обитает и на других деревьях. Широко распространённый щитник *Pentatoma rufipes* также обычен для многих лиственных деревьев, но на изучаемой территории предпочитает ильм японский, на котором встречается в больших количествах. Трофически тесно связан с ильмом слепняк *Psallus ulmi*, следовательно, он отмечен только в ильмовых лесах.

Наибольшим своеобразием отличаются ивовые прирусловые сообщества, которые включают много специфических видов клопов гигрофилов и гигромезофилов, обитающих преимущественно на осоках и на самих ивах (см. рис. 2, табл. 2).

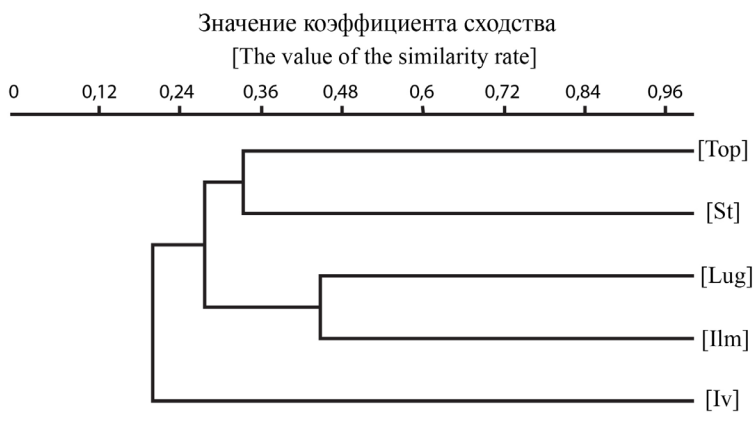


Рис. 2. Дендрограмма сходства фаунистических комплексов разных растительных ассоциаций
[Fig. 2. Similarity dendrogram of faunal complexes of different plant associations]

Отдельно стоит упомянуть виды полужесткокрылых насекомых, собранных в ильмовых рощах и их ближайших окрестностях, которые мы считаем редкими в Байкальском регионе.

Семейство Miridae

Phytocoris nowickyi Fieber, 1870. Вид с трансевразийским ареалом. Наибольшее количество находок приходится на Дальний Восток. В Байкальской Сибири известен по единичным находкам в Иркутской области [3]. В Бурятии данный вид пока известен только из окрестностей ильмовых лесов [5].

Pilophorus mongolicus Kerzhner, 1984. Вид распространён, в основном, в Монголии. В Бурятии собрано всего 6 экземпляров [4]. Несколько из них в окрестностях с. Торей (12 км севернее границы с Монголией), остальные – в окрестностях с. Татаурово с ильма японского, что на данный момент является самой северной точкой распространения этого вида.

Megalocoleus molliculus (Fallen, 1807). Транспалеарктический вид. Наиболее широко распространён в европейской части материка, в Байкальской Сибири редок. В Бурятии в настоящее время отмечен только в окрестностях ильмовых лесов [5].

Семейство Coreidae

Bathysolen nubilus (Fallén, 1807). Вид с западно-центрально-палеарктическим ареалом. Широко распространён в Европе, встречается на севере Африки (Египет), в Азии доходит до юга Сибири [3, 14]. Ранее восточной границей распространения вида считались окрестности Красноярска и Минусинска (Красноярский край). В Иркутской области пока не отмечен. В Бу-

рятии массово встречается в окрестностях ильмовых лесов, что в настоящий момент является самой восточной находкой [6].

Spathocera lobata (Herrich-Schaeffer, 1840). Западно-центрально-палеарктический вид. Распространён в остепнённых биотопах от Европы, Передней Азии и Северной Африки на западе и до Центральной Якутии на востоке [3, 15]. В Иркутской области не обнаружен. В Бурятии в окрестностях ильмовых лесов собрана одна самка [7].

Семейство Cydnidae

Sehirus morio (Linnaeus, 1758). Западно-центрально-палеарктический вид. Распространён от Европы, Передней Азии и Северной Африки на западе до Иркутской области на востоке [3, 15]. В настоящей работе вид впервые приводится для Бурятии, где собран один самец на лугу рядом с ильмовым лесом.

Заключение

В результате работы в японскоильмовых лесах Бурятии выделено 5 основных растительных ассоциаций, в которых по собственным и литературным данным зарегистрировано 88 видов наземных полужесткокрылых насекомых из 14 семейств и 58 родов. Отмечено 6 редких для Байкальской Сибири видов, среди которых 1 вид – новый для Бурятии. Наибольшее видовое разнообразие клопов характерно для лугов и собственно ильмовников.

Видовой состав полужесткокрылых насекомых каждой растительной ассоциации достаточно специфичен, наиболее схожи между собой фауны клопов ильмовых лесов и лугов.

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук, в.н.с. Н.Н. Винокурову (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск) и канд. биол. наук, доценту Ф.В. Константинову (Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург).

Литература

1. Плешанов А.С., Плешанова Г.И., Шаманова С.И. Ландшафтно-климатические закономерности пространственного размещения рефугиев в Байкальском регионе // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 5. С. 603–610.
2. Плешанов А.С., Плешанова Г.И. Структура лесов из вяза японского в Прибайкалье // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. Кемерово : Кузбассвуиздат, 1997. С. 136–137.
3. Винокуров Н.Н., Голуб В.Б., Канюкова Е.В. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) азиатской части. Новосибирск : Изд-во СО АН, 2010. 319 с.
4. Винокуров Н.Н., Плешанов А.С., Агафонова Т.А. Редкие и малоизвестные полужесткокрылые (Heteroptera) Байкальского региона // Энтомологические

- исследования в Северной Азии : материалы VII межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока в рамках Сибирской зоологической конференции. Новосибирск, 2006. С. 43–45.
5. Софронова Е.В. К изучению фауны полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) северного макросклона хребта Хамар-Дабан (Восточная Сибирь) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 2(30). С. 82–95. doi: [10.17223/19988591/30/6](https://doi.org/10.17223/19988591/30/6)
 6. Sofronova E.V. Bathysolen nubilus (Fallen, 1807) (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae): first record from the Republic of Buryatia (Eastern Siberia, Russian Federation) and extension of distribution // Check List. 2017. Vol. 13, № 1. P. 2050. doi: [10.15560/13.1.2050](https://doi.org/10.15560/13.1.2050)
 7. Софронова Е.В., Махов И.А. Новые данные по фауне полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) реликтовых ильмовых рощ в низовьях реки Селенги (Республика Бурятия) // Известия Иркутского государственного университета. Биология. 2017. Т. 20. С. 99–101.
 8. Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 339 с.
 9. Винокуров Н.Н., Каниюкова Е.В. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск : Наука, 1995. 237 с.
 10. Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Л. : Наука, 1984. С. 3–20.
 11. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях М. : Наука, 1982. 287 с.
 12. Белов А.В., Лямкин В.Ф., Соколова Л.П. Картографическое изучение биоты. Иркутск : Облмашинформ, 2002. 160 с.
 13. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
 14. Namouly H., Sawaby R.F., Fadl H.H. Taxonomic review of the subfamily Pseudophloeinae (Hemiptera: Coreidae) from Egypt // Egyptian Journal of Biology. 2010. Vol. 12. PP. 108–124.
 15. Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic Region. Supplement / eds. B. Aukema, Chr. Rieger. Netherlands Entomol. Soc. Amsterdam, 2013. Vol. 6. 629 p.

Авторский коллектив:

Софронова Елена Валерьевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории физической географии и биогеографии, Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН (664033, г. Иркутск, Россия, ул. Улан-Баторская, 1).

E-mail: aronia@yandex.ru

Софронов Александр Петрович – канд. геогр. наук, с.н.с. лаборатории физической географии и биогеографии, Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН (664033, г. Иркутск, Россия, ул. Улан-Баторская, 1); старший преподаватель, Педагогический институт Иркутского государственного университета (664011, г. Иркутск, Россия, ул. Нижняя Набережная, 6).

E-mail: alesofronov@yandex.ru

*Поступила в редакцию 23.04.2018 г.; повторно 05.06.2018 г.;
принята 25.07.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.*

For citation: Sofronova EV, Sofronov AP. True bugs (Heteroptera) of relict elm groves in the lower reaches of the Selenga River (Republic of Buryatia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:159-173. doi: [10.17223/19988591/43/8](https://doi.org/10.17223/19988591/43/8). In Russian, English Summary

Elena V. Sofronova¹, Alexandr P. Sofronov^{1,2}

¹ VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russian Federation

² Pedagogical Institute of Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

True bugs (Heteroptera) of relict elm groves in the lower reaches of the Selenga River (Republic of Buryatia)

At present, a comprehensive study of refugia is becoming more and more urgent. One of the most interesting refugia of the nemoral biota in Baikal Siberia is the groves (or small forests) of the Japanese elm that grow in the lower reaches of the Selenga River (Republic of Buryatia). Different researchers consider the Japanese elm as a separate species *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg. or as a variety of *Ulmus davidiana* Planch. var. *japonica* (Rehder) Nakai. It is a relict species for Siberia, the main area of which extends to the east of Zabaykalskiy Kray. The communities formed by the Japanese elm are poorly understood according to many components. There is little information on the entomofauna of elm forests, in particular, on the fauna of true bugs (Heteroptera).

The objectives of this research were inventory of terrestrial Heteroptera of elm groves; identification of the main plant communities, as habitats of insects; comparison of Heteroptera groups from different plant communities; detection of rare species for the Baikal region.

We collected the material in Pribaykalskiy district of Buryatia in elm groves near the settlements Mostovka, Talovka, Yugovo, and Ilinka in 2014-2016. The list comprised several species, known from literature, collected from the Japanese elm in the vicinity of Tataurovo village (See Fig. 1). To collect insects, we used standard entomological methods: using an insect sweep net, shaking trees and shrubs, examining plant litter, and soil traps. Thus, we collected approximately 2300 specimens of bugs in the main plant associations. We determined the species of the specimens according to Vinokurov NN and Kanyukova EV (1995), as well as using the reference insect collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences (Saint Petersburg). The geographic distribution of species is based on the data from Hemiptera Catalogue of the Asian part of Russia and the Palearctic (2013). Information on the habitats of insects is presented as a longitudinal component and is given in accordance with KB Gorodkov's classification (1984). To determine the similarity of faunas belonging to different plant communities, we used the Chekanovsky-Serensen index; calculations and construction of the dendrogram were performed with the PAST software version 3.17 using the Paired group algorithm. To study the structure of the vegetation cover, we used standard geobotanical methods and methods of geographic information system and geobotanical vegetation mapping. The names of flora species are given according to SK Cherepanov (1995).

As a result, we found five basic plant associations, in which true bugs were collected: 1). Elm bush (*Padus avium* Mill., *Crataegus sanguinea* Pall., *C. dahurica* Koehne ex C.K. Schneid., *Salix schwerinii* E.L. Wolf, *Rosa davurica* Pall., *Rosa acicularis* Lindl., *Ribes spicatum* E. Robson, *Swida alba* (L.) Opiz)-grass (*Anemonastrum crinitum* (Juz.) Holub, *Urtica dioica* L., *Thalictrum minus* L., *Equisetum arvense* L., *Carex* sp., *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Poa sibirica* Roshev. etc.) forest. 2). Forb (*Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Silene amoena* L., *Papaver nudicaule* L. etc.)-thyme (*Thymus* ssp.)-gramineous (*Agrimonia pilosa*) steppes. 3). Forb (*Medicago falcata* L., *Mentha arvensis* L., *Achillea millefolium* L., *Plantago media* L., *Trifolium repens* L.

etc.)-gramineous (*Poa sibirica*, *Alopecurus pratensis* L. etc.) meadows. 4). Poplar forb (*Equisetum arvense*, *Cirsium setosum*, *Vicia cracca* L.)- gramineous (*Poa sibirica*) groves. 5). Willow (*Salix viminalis* L., *S. rorida* Laksch.) communities with poorly developed grass cover (*Carex* spp., *Equisetum arvense*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. etc.). In these plant associations, 88 species of Heteroptera from 14 families and 58 genera were collected (See Table 1). In terms of the number, the following species dominate: Miridae, Lygaeidae, and Pentatomidae. According to the type of geographical distribution, species with wide ranges (Trans-Eurasian, Transpalaeartic, Holarctic, and European-Siberian) predominate. The greatest number of species of true bugs was collected in meadows and elm groves; these communities are most diverse in composition of vegetation and are favorable for the habitation of many insect species. Some meadow plant species come under the canopy of elms. Steppes (26 species), willow and poplar communities (16 species each) have more specific conditions and a narrower species composition of plants. A comparison of Heteroptera species lists from different plant associations was carried out. The calculations established relatively low values (less than 0.5) of the Chekanovsky-Serensen index, which range from 0.1 between willow and steppe communities to 0.45 between elm forests and meadows. Such rates indicate a fairly distinct delineation of groups of true bugs in different plant associations (See Table 2 and Fig. 2). The most similar groups are bugs of elm forests and meadows (0.45), because many species of meadow vegetation occur under canopy of elms. However, the similarity index is not very high (0.45), which indicates the essential specificity of each association. A part of species of true bugs only lives in the Japanese elm, or prefers this species to other trees and shrubs. For example, the predatory plant bug *Deraeocoris olivaceus* was noted in the studied territory only on elms, whereas in their absence it also lives on other trees. The widely spread shield bug *Pentatoma rufipes* is also common in many deciduous trees, but in the studied territory it prefers the Japanese elm, in which it occurs in large numbers. The plant bug *Psallus ulmi* feeds on the species of the genus *Ulmus*, so it was only noted in elm forests among the studied plant associations. Willow communities include many hygrophilic and hygromesophilic insects, which live, mainly, on sedges and willows, therefore these communities are most distinct from others in the species composition of Heteroptera. Six species of true bugs are identified from the list (See Table 1), which are rare for Baikal Siberia: *Phytocoris nowickyi* Fieber, 1870, *Pilophorus mongolicus* Kerzhner, 1984, *Megalocoleus molliculus* (Fallen, 1807), *Bathysolen nubilus* (Fallen, 1807), *Spathocera lobata* (Herrich-Schaeffer, 1840), and *Sehirus morio* (Linnaeus, 1758). Among them, one species, *Sehirus morio*, from the family Cydnidae was first indicated for the Republic of Buryatia.

The paper contains 2 Figures, 2 Tables and 15 References.

Key words: Heteroptera; fauna; refugia; *Ulmus japonica*; Baikal Siberia.

Acknowledgments: The authors are grateful to NN Vinokurov, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher (Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk) and FV Konstantinov, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof. (Saint Petersburg State University, St. Petersburg) for their assistance in identification of insects.

Funding: The reported study was funded by the RFBR according to the research project No 18-05-00557 A. This research was carried out in accordance with the project of the research plan No 0347-2016-0003.

References

1. Pleshanov AS, Pleshanova GI, Shamanova SI. Landshaftno-klimaticheskie zakonomernosti prostranstvennogo razmeshcheniya refugiev v Baykal'skom regione [Landscape and climate regularities of spatial distribution of refugia in the Baikal region]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2002;5:603-610. In Russian
2. Pleshanov AS, Pleshanova GI. Struktura lesov iz vyaza yaponskogo v Pribaykal'e [The structure of the Japanese elm forests in the Baikal region]. In: *Problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya Yuzhnoy Sibiri* [Problems of conservation of biological diversity in Southern Siberia]. Pleshanov AS and Pleshanova GI, editors. Kemerovo: Kuzbassvuzizdat Publ.; 1997. pp. 136-137. In Russian
3. Vinokurov NN, Golub VB, Kanyukova EV. Katalog poluzhestkokrylykh nasekomykh (Heteroptera) Aziatskoy chasti [Catalogue of the Heteroptera of the Asian part]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1995. 319 p. In Russian
4. Vinokurov NN, Pleshanov AS, Agafonova TA. Redkie i maloizvestnye poluzhestkokrylye (Heteroptera) Baykal'skogo regiona [Rare and little known Heteroptera of the Baikal region]. In: *Entomologicheskie issledovaniya v Severnoy Azii* [Entomological studies in North Asia]. Vinokurov NN, Pleshanov AS and Agafonova TA and editors. Novosibirsk: Taler- Press; 2006. pp. 43-45. In Russian
5. Sofronova EV. On studying Heteroptera fauna from the northern slope of the Khamar-Daban Ridge (Eastern Siberia). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;2(30):82-95. doi: [10.17223/19988591/30/6](https://doi.org/10.17223/19988591/30/6). In Russian, English Summary
6. Sofronova EV. *Bathysolen nubilus* (Fallen, 1807) (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae): First record from the Republic of Buryatia (Eastern Siberia, Russian Federation) and extension of distribution. *Check List*. 2017;13(1):2050. doi: [10.15560/13.1.2050](https://doi.org/10.15560/13.1.2050)
7. Sofronova EV, Makhov IA. New data on the heteroptera fauna of Republic of Buryatia. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2017;20:99-101. In Russian
8. Golub VB, Tsurikov MN, Prokin AA. Kollektzii nasekomykh: sbor, obrabotka i khranenie materiala [Collections of Insects: Collection, processing and storage of material]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2012. 339 p. In Russian
9. Vinokurov NN, Kanyukova EV. Poluzhestkokrylye nasekomye (Heteroptera) Sibiri [True bugs (Heteroptera) of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1995. 237 p. In Russian
10. Gorodkov KB. Tipy arealov nasekomykh tundry i lesnykh zon evropeyskoy chaste [Types of insect habitats in tundra and forest zones of the European part]. In: *Arealny nasekomykh evropeyskoy chasti USSR. Atlas* [Insect habitats in the European part of the USSR. Atlas]. Leningrad: Nauka Publ.; 1984. 3-20 p. In Russian
11. Pesenko YuA. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka Publ.; 1982. 287 p. In Russian
12. Belov AV, Lyamkin VF, Sokolova LP. Kartograficheskoe izuchenie bioty [Cartographical study of biota]. Snytko VA, editor. Irkutsk: Oblmashinform Publ.; 2002. 160 p. In Russian
13. Cherepanov 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. 991 p. In Russian
14. El Hamouly H, Sawaby RF, Fadl HH. Taxonomic review of the subfamily Pseudophloeinae (Hemiptera: Coreidae) from Egypt. *Egyptian Journal of Biology*. 2010;12:108-124.

15. Schaefer CW. Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic Region. Aukema B, Rieger C and Rabitsch W, editors. Amsterdam: Netherlands Entomological Society. 2013. Vol. 6. 629 p.

*Received 23 April 2018; Revised 05 June 2018;
Accepted 25 July 2018; Published 12 October 2018*

Author info:

Sofronova Elena V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Physical Geography and Biogeography, VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Ulan-Batorskaya Str., Irkutsk 664033, Russian Federation.

E-mail: aronia@yandex.ru

Sofronov Alexandr P, Cand. Sci. (Geogr.), Senior Researcher, Laboratory of Physical Geography and Biogeography, VB Sochava Institute of Geography, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1 Ulan-Batorskaya Str., Irkutsk 664033, Russian Federation; Senior Lecturer, Pedagogical Institute of the Irkutsk State University, 6 Nizhniaya Naberezhnaya Str., Irkutsk 664011, Russian Federation.

E-mail: alesofronov@yandex.ru

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 630*232:622.882

doi: 10.17223/19988591/43/9

И.А. Лиханова, В.А. Ковалева

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

Управляемое восстановление лесных экосистем на песчаных техногенных субстратах крайнесеверной тайги Европейского северо-востока России

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН «Выявление общих закономерностей формирования и функционирования торфяных почв на территории Арктического и Субарктического секторов Европейского северо-востока России» (AAAA-A17-117122290011-5)

Приведены данные по восьмилетней динамике искусственного фитоценоза, почвы и почвенного микробоценоза, формирующихся на песчаных техногенных субстратах в биоклиматических условиях крайнесеверной тайги Европейского северо-востока России после применения традиционной (посадка древесных растений без дополнительных агроприемов) и оптимизированной (посадка древесных растений с посевом трав и внесением удобрений) технологий лесной рекультивации. Показана целесообразность сочетания посадки древесных растений и создания искусственного травостоя при обязательном управлении его развитием в последующем. Для закрепления техногенного субстрата, накопления органического материала, с одной стороны, и удовлетворительного роста древесных растений – с другой, целесообразно создание травостоя с наземной фитомассой в пределах 150–200 г/м². Биологический способ улучшения субстрата позволяет к восьмому году управляемой сукцессии аккумулировать более 780 г/м² органического вещества на/в почве рекультивированного участка. Значительно снизить риски при формировании древесного яруса в посттехногенных экосистемах позволяет использование крупномерного посадочного материала местного происхождения, высаживаемого на рекультивируемой территории с комом земли.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; лесная рекультивация; управляемая сукцессия; искусственный травостой; песчаный техногенный субстрат; экосистема; почвенный микробоценоз.

Введение

В связи с увеличением площади нарушенных земель на севере таежной зоны европейской части России требуется разработка результативных технологий их восстановления. К настоящему времени основным и наиболее

разработанным приемом рекультивации в данном регионе стал метод «залужения» – искусственного создания на техногенных территориях травянистых сообществ [1–3]. Лесная рекультивация на нарушенных землях северных регионов исследована недостаточно. Первые опыты по посадке культур на нарушенных землях Европейского Севера начаты Л.П. Капелькиной [4], В.И. Парфенюком [5], однако эти и более поздние публикации [6, 7] дают отрывочные данные об управляемом восстановлении лесных экосистем на нарушенных землях таежной зоны Европейского Севера. В имеющиеся региональные руководства по биологической рекультивации на северо-востоке европейской части России мероприятия по посадке древесных растений не включены, основное внимание в них уделено созданию травянистых экосистем [8, 9]. Однако в последнее время многими исследователями подчеркивается важность восстановления экологических функций экосистем на нарушенных землях [10, 11]. В таежной зоне это может быть достигнуто за счет формирования на техногенно нарушенных территориях лесных экосистем, сходных по своему строению с природными экосистемами, уничтоженными в результате антропогенной деятельности [12]. Применение метода «залужения» недостаточно для решения задачи формирования на посттехногенных территориях древесного яруса. Более того, в ряде случаев развитый травостой может быть фактором, ограничивающим внедрение в сообщество древесных растений [13]. С другой стороны, традиционная технология лесорекультивационных работ, предусматривающая посадку только древесных растений [12], малоэффективна в целях защиты нарушенных земель от эрозии. В связи с этим исследователи рекомендуют в мероприятия по лесной рекультивации включать посев трав [13, 14]. Отмечено благоприятное влияние посевов колосняка песчаного на культуры сосны, созданные на песчаных пустошах Кольского полуострова [15]. Включение посева многолетних трав в комплекс лесорекультивационных работ широко используется для нарушенных территорий восточной части США [14]. Травосеяние позволяет прекратить эрозионные процессы, активизировать процессы почвообразования и развития почвенного микробного сообщества [16]. Однако густые покровы травянистых растений могут неблагоприятно влиять на рост высаженных древесных растений из-за конкуренции, снижать биоразнообразие и препятствовать накоплению биомассы в формирующихся экосистемах [17, 18]. Более оптимальным считается применение местных видов трав, по сравнению с интродуцированными [19]. Для биологической рекультивации используются как сеянцы, так и крупномерный посадочный материал – саженцы и дички древесных пород [7, 16, 20].

Цель работы – обосновать целесообразность применения в биоклиматических условиях крайнесеверной тайги оптимизированной технологии лесной рекультивации нарушенных земель, заключающейся в посадке древесных пород одновременно с созданием искусственного травостоя из многолетних злаков.

Материалы и методики исследования

Экспериментальные работы проведены на территории Усинского района Республики Коми (подзона крайнесеверной тайги, Европейский северо-восток России). Выбор района исследований обусловлен как активизацией в последние годы его промышленного освоения, так и суровостью природно-климатических условий, усложняющих процессы лесовосстановления на рекультивируемых территориях. Среднегодовая температура воздуха $-3,2^{\circ}\text{C}$. На водоразделах господствуют разреженные еловые и елово-березовые леса. Небольшими массивами располагаются сосняки. Сомкнутость крон 0,3–0,5, высота 8–15 м, бонитет – преимущественно Va [21]. Лесные экосистемы находятся здесь на северной границе своего распространения и поэтому крайне неустойчивы.

Полевой опыт заложен в 2006 г. на типичном техногенном объекте – песчаном карьере площадью 32 га ($66^{\circ}16'43''\text{N}$, $57^{\circ}16'41''\text{E}$). Карьер разработан на территории березово-елового бруснично-зеленомошного леса с примесью сосны и лиственницы. Почвенный покров представлен подзолами иллювиально-железистыми. Оработка карьера закончена в 1984 г. В 1986 г. после технической рекультивации, включающей планировку поверхности, большая часть карьера оставлена под самозарастание. За двадцатилетний период самовосстановления растительный покров на площадке карьера не сформировался. Песчаный субстрат (содержание частиц мелкого песка 80%, крупного песка 10–11%, физической глины 5–7%) легко перевивался под действием воздушных потоков. Содержание в нем органического углерода (менее 0,1%), азота (менее 0,01%) и оксида калия (2,2–3,2 мг/100 г в.с.п.) низкое, величина pH близка к нейтральной. Верхний десятисантиметровый слой субстрата отличался низкой полевой влажностью (3–4%), сильной контрастностью температур. Неблагоприятные свойства субстрата в сочетании с суровыми биоклиматическими условиями определяют крайне медленное самозарастание песчаных обнажений антропогенного происхождения лесотундры и северной тайги [22].

В опыте испытывали две технологии лесной рекультивации: 1) традиционную (с посадкой древесных растений без дополнительных агроприемов) и 2) оптимизированную (с посадкой древесных растений, сопровождающейся одновременным посевом трав и внесением удобрений). В качестве посадочного материала использовали сеянцы и дички сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в связи с её засухоустойчивостью и малой требовательностью к почвенному плодородию [23]. Опыт включал 6 вариантов (табл. 1) [24]. В вариантах 1–4 высаживали 2-летние сеянцы из Удорского лесхоза высотой $4,6 \pm 0,2$ см с открытой корневой системой с размещением – 1×2 м. В вариантах 5–6 использованы 7–15-летние дички высотой $50,6 \pm 4,9$ (вар. 5) – $54,7 \pm 6,2$ см (вар. 6), изъятые на сильно нарушенных краевых участках близлежащего леса с комом земли $30 \times 30 \times 20$ см и фрагментами напочвен-

ного покрова и сразу же высаженные на опытные делянки с размещением 2×2 м. В вариантах 1–4 на опытные делянки высаживалось по 45 семян, в 5–6 – по 24 дичка, повторность трехкратная. Варианты 1, 6 включали только посадку сосны. В вариантах 2–5 одновременно с посадкой вносили комплексное минеральное (азофоска из расчета 60 кг д.в./га по азоту, фосфору и калию) и органическое («БИАК» – биологически активный компост, продукт биотехнологической переработки гидролизного лигнина – в дозе 5 т/га, либо лесная подстилка в дозе 3 т/га) удобрения, а также проводили посев травосмеси многолетних злаков (*Poa pratensis* L., *Festuca rubra* L., *Festuca pratensis* Huds., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Phleum pratense* L. в равных соотношениях при норме высева семян 20 кг/га). Посев трав осуществляли поверхностно с последующим прикатыванием. Система ухода в вариантах с посадкой семян (1–4) включала дополнение культур на второй и третий год после закладки опыта, в вариантах с посевом трав (2–5) – внесение минеральных подкормок на второй – пятый годы (табл. 1), а также подсев трав в местах выдува семян на второй год. В контрольном варианте никаких рекультивационных мероприятий не проводили.

Таблица 1 [Table 1]

**Схема опыта по отработке приемов управляемого
восстановления лесных экосистем**

[Experiment scheme of using techniques for controlled restoration of forest ecosystems]

Вариант, № [Trial]	Посадочный материал [Planting material]	Посевной материал [Seed material]	Внесение удобрений [Fertilizers]	Уход [Care]		
				Дополнение [Addition]	Подкормки [Top-dressing]	
					Весенние [Spring]	Осенние [Autumn]
Традиционная технология (посадка древесных растений без дополнительных агроприемов) [Traditional technology (planting of woody plants without additional agro-practices)]						
1	Сеянцы [Seedlings]	–	–	+	–	–
6	Дички [Wildings]	–	–	–	–	–
Оптимизированная технология (посадка древесных растений с созданием искусственного травостоя) [Optimized technology (planting of woody plants with creation of artificial grass)]						
2	Сеянцы [Seedlings]	Травосмесь [Grass mixture]	N60P60K60, «БИАК» ["BIAC"]	+	На 2–5-й гг. N45P45K45 [for 2-5 years]	На 2-й г. – N45 [for 2 year], на 3-й г – N45P 45K45 [for 3 year]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Вариант, № [Trial]	Посадочный материал [Planting material]	Посевной материал [Seed material]	Внесение удобрений [Fertilizers]	Уход [Care]		
				Дополнение [Addition]	Подкормки [Top-dressing]	
					Весенние [Spring]	Осенние [Autumn]
3	-/-/-	-/-/-	N60P60K60, Подстилка [Litter]	+	-/-/-	-/-/-
4	-/-/-	-/-/-	-/-/-	+	На 2-й, 4-й г. N45P45K45 [for 2, 4 years] на 3-й, 5-й г. N45 [for 3,5 years]	–
5	Дички [Wildings]	-/-/-	-/-/-	–	-/-/-	–

Примечание. «+» – агротехническое мероприятие проводилось; «–» – не проводилось.

[Note. + an agrotechnical event was conducted; - an agrotechnical event was not conducted].

За восьмилетний период наблюдений в вариантах опыта оценивали динамику биометрических параметров посадок древесных пород [25] и их фитопатологическое состояние [26]. Ежегодно у всех выживших растений измеряли высоту, диаметр стволика, ширину кроны, степень пораженности грибными заболеваниями и энтомовредителями. Сохранность рассчитывалась как доля выживших растений. Ежегодно определяли проективное покрытие и среднюю высоту травостоя. Надземную фитомассу учитывали методом укосов, подземную фитомассу – методом монолитов в пятикратной повторности [27]. В образцах почвогрунтов определяли pH водной вытяжки потенциометрически, содержание органического углерода и азота – методом газовой хроматографии; подвижных форм соединений калия и фосфора – методом Кирсанова; обменных оснований (Ca^{2+} , Mg^{2+}) – вытеснением $1\text{н NH}_4\text{Cl}$ с последующим атомно-абсорбционным определением [28]. Названия почв даны в соответствии с «Классификацией и диагностикой почв России» [29]. Численность почвенных микроорганизмов определяли методом разведения почвенной суспензии с последующим высевом ее на твердые питательные среды. Микроорганизмы-аммонификаторы учитывали на среде МПА (мясо-пептонный агар), минерализаторы азота – на КАА (крахмало-аммиачный агар), олиготрофы – на голодном агаре, олигонитрофилы – на среде Эшби, грибы – на подкисленной среде Чапека [30]. Проведена статистическая обработка полученных результатов. Вычислены средние арифметические значения изучаемых параметров, их ошибки и границы доверительных интервалов. Для оценки значимости различий биометрических параметров сосны в вариантах опыта использовали непараметрические критерии Краскела–Уоллиса и Уилкоксона при $p=0,05$ [24].

Результаты исследования и обсуждение

Рассмотрим формирование древесного яруса в вариантах опыта при применении разного посадочного материала. В культурах сеянцев сосны (вар. 1–4) приживаемость / сохранность ежегодно сокращалась, стабилизируясь на шестой год только в вариантах с посевом трав (табл. 2). В первые годы после посадки из-за небольших размеров сеянцев некоторая их часть (около 10%) погребена песком в результате ветровой эрозии. Фактором, еще сильнее повлиявшим на культуры, стал патогенный: заражение сосны грибами *Phacidium infestans* Karst и *Lophodermium seditiosum* Mint. Распространенность болезней типа шютте в культурах сеянцев варьировала по годам наблюдений от 20–30% (вар. 2–4) до 40% (вар. 1). При этом порядка 87% погибших экземпляров сосны имели признаки грибного поражения ассимиляционного аппарата. Поражение сосны энтомо вредителями отмечалось только на четвертый год опыта, когда 8% растений потеряли хвою из-за лжегусениц пилильщика-ткача (*Acantholyda hieroglyphica* Christ.). Значительное ослабление сосны вызывало физиологическое иссушение хвои. Те же причины гибели сосны отмечены при лесомелиорации Кузоменских песков Кольского полуострова [15].

Таблица 2 [Table 2]

Динамика приживаемости / сохранности (% от общего количества сеянцев / дичков) культур сосны в вариантах опыта (цифрами отмечены варианты опыта в соответствии с табл. 1)
[Survival/safety dynamics (% of the total number of seedlings/wild seedlings) of pine cultures in trials (numbers indicate the trials in accordance with Table 1)]

Вариант, № [Trial]	Посадочный материал [Planting material]	Годы опыта [Years of the experiment]						
		2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
1	Сеянцы [Seedlings]	85	83	54	54	27	27	12
2		93	73	42	42	22	22	22
3		82	78	58	38	33	31	31
4		78	67	49	45	42	42	42
5	Дички [Wildings]	100	100	96	96	96	96	96
6		100	100	96	92	92	92	92

По мере роста высаженных сеянцев наблюдалось усиление дифференциации биометрических показателей культур между вариантами опыта (табл. 3). Максимальными значениями показателей характеризовались культуры сосны в варианте 4. По высоте стволика сосны различия стали статистически значимыми начиная с четвертого года наблюдений, по его диаметру – с шестого года опыта, по диаметру кроны – с седьмого. Темпы роста деревьев в варианте 4 сопоставимы с темпами роста культур сосны на вырубках северотаежных сосняков лишайниковых, в вариантах 1–3 они значительно ниже [31].

Таблица 3 [Table 3]

**Динамика биометрических показателей культур сосны
в вариантах опытов с посадкой сеянцев (1–4)**
[Dynamics of biometric parameters of pine cultures in trials with planting seedlings (1-4)]

Вариант, № [Trial]	Годы опыта [Years of the experiment]							
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
Высота, см [Height, cm]								
1	4,3±0,3	5,6±0,5	9,9±1,1	14,5±2,1	18,6±3,1	22,4±3,2	28,0±5,7	31,8±10,1
2	4,5±0,3	5,7±0,8	10,6±1,8	14,7±2,9	16,7±4,6	23,2±4,3	28,5±5,3	32,8±8,8
3	4,6±0,5	5,4±0,6	8,6±1,3	12,5±2,4	15,0±1,4	20,3±3,2	27,5±5,5	30,3±7,7
4	4,3±0,3	6,3±0,6	10,1±0,8	17,7±2,5	22,4±3,2	28,9±5,0	38,9±5,6	50,3±7,5
H	2,2	4,5	6,4	9,2	9,6	8,3	8,6	12,9
p	0,516	0,213	0,092	0,026*	0,022*	0,040*	0,035*	0,005*
Диаметр стволика у корневой шейки, см [Stipitate diameter at the root neck, cm]								
1	0,1±0,0	0,1±0,0	0,3±0,0	0,5±0,1	0,6±0,1	0,7±0,2	0,9±0,2	0,9±0,4
2	0,1±0,0	0,1±0,0	0,3±0,1	0,5±0,1	0,6±0,1	0,8±0,2	0,9±0,2	0,9±0,3
3	0,1±0,0	0,1±0,0	0,3±0,1	0,4±0,1	0,6±0,1	0,7±0,2	0,8±0,3	0,9±0,2
4	0,1±0,0	0,1±0,0	0,3±0,1	0,5±0,1	0,7±0,1	0,9±0,1	1,1±0,2	1,3±0,2
H	5,0	4,2	3,96	6,2	4,3	7,8	7,9	8,5
p	0,172	0,245	0,276	0,100	0,228	0,050*	0,048*	0,037*
Ширина кроны, см [Crown diameter, cm]								
1	–	–	–	–	11,7±2,5	13,2±3,5	14,1±3,5	21,8±9,8
2	–	–	–	–	9,7±5,3	12,4±5,0	14,4±3,7	22,3±7,2
3	–	–	–	–	8,0±2,8	10,5±4,9	12,9±5,4	19,5±6,4
4	–	–	–	–	14,3±4,8	16,1±2,5	22,3±4,3	40,6±7,7
H	–	–	–	–	6,45	5,6	11,3	15,9
p	–	–	–	–	0,091	0,135	0,010*	0,001*

Примечание. Приведены средние арифметические значения и доверительные интервалы при $p = 0,05$; H – критерий Краскелла–Уоллиса; p – уровень значимости; * – отличия статистически значимы при $p = 0,05$; прочерк – крона не сформирована.

[Note. Arithmetic mean values and confidence intervals at $p=0.05$; H - Kraskella-Wallace's criterion; p - level of significance; * differences are reliable at $p=0.05$; the dash-crown is not formed].

Таблица 4 [Table 4]

**Значимость различий биометрических параметров сосны между вариантами
опыта с посадкой сеянцев (1–4) на восьмой год опыта (критерий Уилкоксона)**
[Significance of differences in pine biometric parameters between the trials
with planting seedlings (1-4) for the eighth year of the experiment (Uilkokson's criterion)]

Сравниваемые варианты [Compared trials]	Высота, см [Height]		Диаметр стволика, см [Stipitate diameter]		Ширина кроны, см [Crown diameter]	
	U	p	U	p	U	p
1–2	17,0	0,931	20,0	0,941	20,0	0,940
1–3	31,5	0,910	25,0	0,622	27,0	0,580
1–4	38,5	0,036*	51,5	0,121	35,0	0,024*
2–3	29,5	0,760	29,5	0,623	30,5	0,497
2–4	40,5	0,044*	60,0	0,101	41,5	0,017*
3–4	60,5	0,003*	68,5	0,014*	51,0	0,001*

Примечание. U – критерий Уилкоксона; p – уровень значимости; * – отличия статистически значимы при $p = 0,05$.

[Note. U - Uilkokson's criterion; p - level of significance; * differences are reliable at $p = 0.05$].

В вариантах 5–6 с посадками культур дичков наблюдалась высокая сохранность (см. табл. 1). Качественный крупномерный посадочный материал оказался устойчив к прессу абиогенных и биогенных факторов. Распространенность болезней типа шютте, как правило, не превышала 12%. Основные причины отпада единичных растений – болезни типа шютте и удущье, вызываемое *Thelephora terrestris* Ehrh. Минимальный прирост в высоту дичков отмечен на второй год после посадки, в последующем темпы роста неуклонно возрастали (табл. 5). Различия между культурами в вариантах с посадкой дичков сосны статистически не значимы. Однако необходимо отметить тенденцию к ускорению роста сосны в варианте 5 с улучшением свойств техногенного субстрата (посев трав и внесение удобрений) по сравнению с вариантом 6 (см. табл. 5).

Таблица 5 [Table 5]

**Динамика биометрических показателей культур
сосны в вариантах опытов с посадкой дичков**

[Dynamics of biometric parameters of pine cultures in the trials with planting wildings]

Вариант, № [Trial]	Год опыта [Year of the experiment]							
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
Высота, см [Height, cm]								
5	59,8±5,3	60,9±5,8	69,0±6,6	79,7±6,1	96,7±9,1	116,4±10,7	136,6±12,9	161,1±17,0
6	65,6±5,8	67,6±4,9	77,0±5,9	87,7±5,9	97,8±7,4	112,2±10,2	130,2±12,7	149,6±14,2
Диаметр стволика у корневой шейки, см [Stipitate diameter at the root neck, cm]								
5	1,5±0,2	1,5±0,1	1,7±0,2	1,9±0,2	2,3±0,3	2,8±0,3	3,3±0,4	3,8±0,4
6	1,6±0,2	1,6±0,2	1,8±0,2	2,0±0,2	2,3±0,2	2,8±0,2	3,3±0,3	3,7±0,4
Диаметр кроны, см [Crown diameter, cm]								
5	36,2±3,2	36,8±3,3	46,4±4,7	50,4±4,9	56,7±6,0	65,2±6,6	75,1±8,4	86,9±8,4
6	39,7±3,4	40,8±3,8	49,0±4,6	52,3±5,3	58,1±5,9	64,0±6,0	72,8±7,0	85,4±7,5

Примечание. Приведены средние арифметические значения и доверительные интервалы при $p = 0,05$.

[Note. Arithmetic mean values and confidence intervals at $p=0.05$].

У восьмилетних культур сосны, созданных посадкой семян, наблюдается высокая изменчивость таксационных показателей (табл. 6), у культур, созданных посадкой дичков, – средняя, что можно объяснить не только возрастом древесных растений, но и лучшей их приспособляемостью к экстремальным условиям посттехногенной территории [31]. Успешность посадки дичков, по-видимому, связана с местным происхождением сосны, оптимальной высотой посадочного материала, целостностью кома земли, минимальным промежутком времени между выкапыванием растений и их пересадкой.

Таблица 6 [Table 6]

Таксационные показатели опытных восьмилетних рекультивационных культур
[Taxation parameters of experimental eight-year reclamation cultures]

Вариант, № [Trial]	Высота, см [Height]				Диаметр стволика, см [Stipitate diameter]				Ширина кроны, см [Crown diameter]			
	$M \pm m_M$	$Min-max$	σ	C_v	$M \pm m_M$	$Min-max$	σ	C_v	$M \pm m_M$	$Min-max$	σ	C_v
Культуры, созданные посадкой семянцев [Cultures, created by planting seedlings]												
1	31,8 ±3,9	17–47	10,1	30,5	0,9 ±0,1	0,5– 1,3	0,37	39,7	21,8 ±3,8	12–37	9,3	42,6
2	32,8 ±3,9	20–47	9,6	29,0	0,9 ±0,1	0,5– 1,3	0,31	33,3	22,3 ±3,1	10–35	8,3	37,2
3	30,3 ±3,6	18–50	11,8	39,3	0,9 ±0,1	0,5– 1,4	0,26	30,5	19,5 ±3,0	7–39	9,8	50,5
4	50,3 ±3,7	20–95	19,8	39,1	1,3 ±0,1	0,5– 2,6	0,57	44,1	40,6 ±3,8	14–89	20,3	49,9
Культуры, созданные посадкой дичков [Cultures, created by planting wildlings]												
5	161,1 ±8,3	89– 230	40,5	25,1	3,8 ±0,2	1,9– 5,1	0,94	24,7	86,9 ±4,1	41– 123	19,7	22,7
6	149,6 ±6,9	96– 223	34,4	23,0	3,7 ±0,2	2,1– 4,9	0,85	24,1	85,4 ±3,6	50– 121	17,4	20,4

Примечание. M – средний диаметр, см; m_M – стандартная ошибка среднего диаметра, см; $Min-max$ – максимальное и минимальное значения параметра; σ – среднее квадратичное отклонение от среднего диаметра, см; C_v – коэффициент вариации, %.

[Note. M - mean diameter, cm; m_M - standard error of the mean diameter, cm; $Min-max$ - maximum and minimum parameter value; σ - standard deviation from the mean diameter, cm; C_v - coefficient of variation, %]

На контрольном участке и в вариантах опыта с применением традиционной технологии (1, 6) в течение рассматриваемого периода в напочвенном покрове зафиксировано внедрение только единичных пионерных и ксерофильных видов (*Equisetum arvense* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop, *Festuca ovina* L.). В варианте 6, помимо них, отмечены также кустарнички (*Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup, *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.), которые сохранились на комьях земли, привнесенных при посадке дичков. В вариантах с оптимизированной технологией проведения рекультивационных работ (вар. 2–5) применение агротехнических приемов, включающих посев трав, позволило в короткие сроки сформировать травянистый покров с доминированием овсяницы красной (*Festuca rubra*). В период ухода проективное покрытие трав последовательно возрастало, достигнув максимума на пятый год опыта, затем с прекращением внесения удобрений стало быстро сокращаться и к концу наблюдений составило всего около 10–15% (рис. 1). Начиная с третьего года проведения работ и до окончания внесения минеральных подкормок высеянные злаки, за исключением овсяницы луговой (*Festuca pratensis*), проходят полный цикл развития. Высота их вегетативных побегов достигает 50 см, генеративных – 80 см. С прекращением ухода высота злаков уменьшилась до 10–20 см, при этом во всех вариантах опыта присутствовали только вегетативные побеги. Аналогичную картину

медленного развития искусственных травостоев и их быструю деградацию без внесения удобрений отмечали Н.И. Подлесная и В.Н. Переверзев [32] на нефелиновых песках Кольского полуострова.

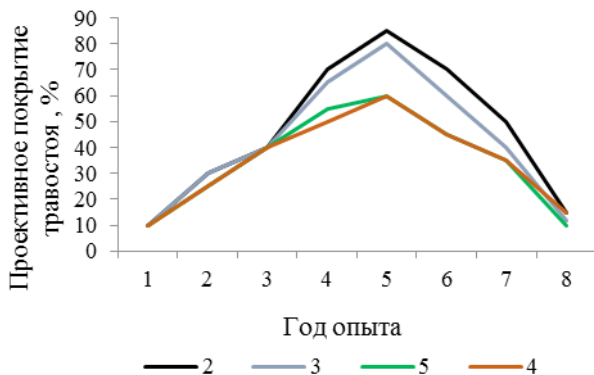


Рис. 1. Динамика проективного покрытия травостоя в вариантах опыта (2...5)

[Fig. 1. Dynamics of the projective cover of the grass stand (2...5).

On the X-axis - Year of the experiment; on the Y-axis - Projective cover of the grass stand]

Динамика проективного покрытия искусственного травостоя коррелирует с динамикой наземной фитомассы (рис. 2, а). В вариантах 4 и 5 фитомасса искусственного травостоя в пик ее развития составила 170 и 189 г/м² соответственно, в вариантах 2 и 3 – в 1,4–1,8 раза выше, что может быть обусловлено дополнительными осенними подкормками травостоев минеральными удобрениями. Несмотря на снижение в последующие годы живой наземной фитомассы, на опытных участках наблюдалось постепенное возрастание величины мортмассы (рис. 2, б) и общей подземной фитомассы (рис. 2, с). В начале опыта соотношение общей подземной к общей наземной фитомассе составляло около 1, в конце наблюдений оно увеличилось до 2,5 (вар. 2, 3) – 3,5 (вар. 4, 5).

Уже в первые годы опыта в искусственный травостой начинают внедряться местные растения (апофиты). Сначала это единичные сорные одно-двулетники (*Tripleurospermum perforatum* (Merat.) M.Lainz, *Crepis tectorum* L. и др.). На второй–третий годы опыта появляются корневищные и корнеотпрысковые многолетники (*Equisetum arvense*, *Chamaenerion angustifolium* и др.) и задерживающие злаки (*Festuca ovina*, *Calamagrostis epigeios* (L.), *Agrostis tenuis* Sibth., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. и др.). Последние зафиксированы нами во все годы наблюдений при незначительной величине их проективного покрытия. В вариантах 2 и 3 на второй год опыта насчитывалось 4 вида внедрившихся сосудистых растений, с третьего по восьмой – по 6–5 видов. В варианте 4 на второй год – 4 вида, на третий – четвертый годы – по 5, на пятый – восьмой – 7–9. Максимальное видовое разнообразие сосудистых растений (без учета видов сеяных трав) отмечено в варианте

5: в первые два года – 9–10, на третий – пятый – 12, на шестой – седьмой – 15–17 видов, что связано с развитием части из них в составе фрагментов напочвенного покрова, внедренных на участок при посадке дичков с комом земли (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. и др.). Со второго года опыта во всех вариантах отмечена протонема мхов. К концу наблюдений, в зависимости от силы подавления мхов искусственным травостоем, в вариантах 2, 3, 4, 5 проективное покрытие мохового яруса из пионерных *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. и *Polytrichum piliferum* Hedw. составляло 30, 50, 60, 70 %, при массе живых мхов 10, 28, 32, 39 г/м² соответственно. Выявленные нами на опытных участках виды мхов и сосудистых растений – активные пионеры зарастаний нарушенных земель [33–35].

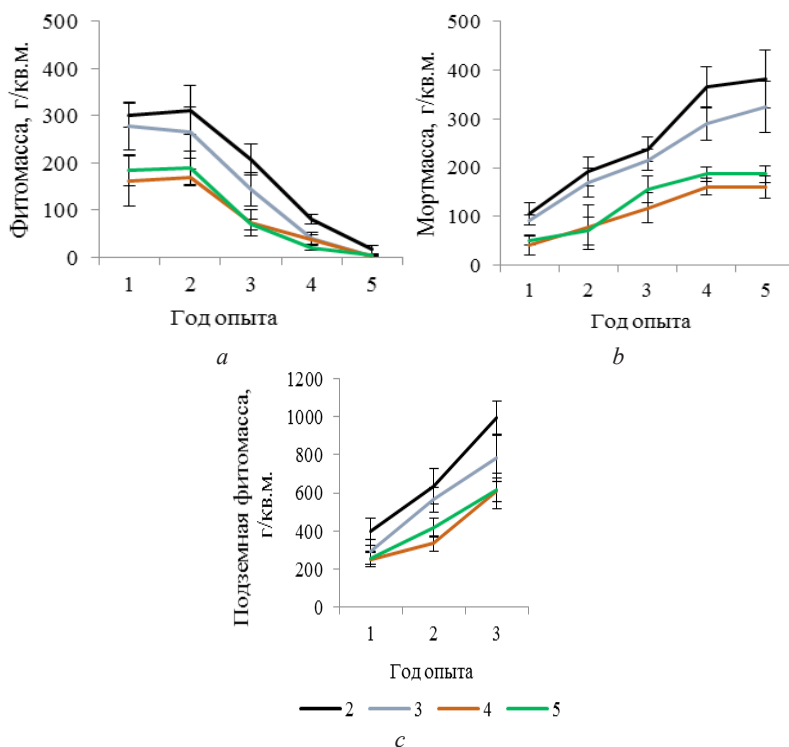


Рис. 2. Динамика живой (a) и отмершей (b) наземной фитомассы и общей подземной фитомассы (c) (г/м² абс. сух. вещества) искусственного травостоя по годам в вариантах опыта. Пределы погрешности отражают величину ошибки среднего арифметического значения

[Fig. 2. Dynamics of live (a) and dead (b) phytomass and total underground phytomass (c) (g/m² of absolutely dry matter) of the artificial grass stand by years. The limits of error reflect the magnitude of the error of the mean of the arithmetic mean. On the Y-axis - Live phytomass, g/m² (a); dead phytomass, g/m² (b); underground phytomass, g/m² (c); on the X-axis - Year of the experiment]

Морфологические и агрохимические свойства (табл. 7) субстрата в ходе опыта не изменились в вариантах с применением традиционной технологии и на контрольном участке, в связи с крайне незначительным поступлением органического материала в песчаный грунт. В вариантах с оптимизированной технологией рекультивации, включающей создание искусственного травостоя, уже к пятому году опыта на поверхности субстрата отмечено формирование рыхлого слоя ветоши, под ним – пронизанного корнями травянистых растений одернованного слоя. К восьмому году опыта существование искусственного травостоя позволило аккумулировать порядка 780 г/м² и более растительного материала (в расчете на абсолютно сухую массу) в форме суммарного запаса надземной и подземной фитомасс. Его включение в процессы трансформации и гумусообразования способствовало формированию слабо развитого гумусового горизонта W, характерного для псаммоземов гумусовых типичных. В гумусово-слабо развитом горизонте и залегающем под ним корнеобитаемом слое (глубина 5–10 см от поверхности формирующейся почвы) аккумулируются элементы-биогены и органические соединения (см. табл. 7). В вариантах с созданием травостоя отмечено прекращение эрозионных процессов, полевая влажность почв характеризуется величинами порядка 6–14%. Формирование искусственного травостоя как способ улучшения техногенного субстрата может быть рекомендован при отсутствии возможности применения более эффективных в целях ускорения восстановительной сукцессии приемов: нанесения на техногенную площадь 10-сантиметрового слоя торфа или 20–50-сантиметрового органо-минерального слоя [19, 36].

Таблица 7 [Table 7]

Агрохимические показатели субстрата / почвы на седьмой год опыта
[Agrochemical parameters of the substrate / soil in the seventh year of the experiment]

Горизонт [Horizon]	Глубина, см [Depth, cm]	pH	C, %	N, %	Подвижные формы [Mobile forms]		Обменные формы [Exchange forms]	
					P ₂ O ₅	K ₂ O	Ca ²⁺	Mg ²⁺
					мг/100г в.с.п. [mg/100 g]		смоль/кг [smol/kg]	
Контроль. Нулевая стадия почвообразования [Control. Zero stage of soil formation]								
C	0–5	5,6	<0,1	<0,01	8,7±1,3	3,23±0,5	0,65±0,11	0,26±0,03
C	5–10	5,7	<0,1	<0,01	10,1±1,5	3,23±0,5	0,51±0,09	0,24±0,02
C	10–20	5,6	<0,1	<0,01	9,5±1,5	2,45±0,4	0,45±0,08	0,23±0,02
Традиционная технология (посадка древесных растений без дополнительных агроприемов) [Traditional technology (planting of woody plants without additional agro-practices)]								
Вариант 1. Нулевая стадия почвообразования [Trial 1. Zero stage of soil formation]								
C	0–5	6,1	<0,1	<0,01	10,8±1,6	2,2±0,3	0,51±0,09	0,22±0,02
C	5–10	6,1	<0,1	<0,01	11,4±1,7	2,2±0,3	0,52±0,09	0,23±0,02
C	10–20	5,8	<0,1	<0,01	11,7±1,8	2,2±0,3	0,49±0,08	0,25±0,03

Окончание табл. 7 [Table 7 (end)]

Гори- зонт [Hori- zon]	Глуби- на, см [Depth, cm]	pH	C, %	N, %	Подвижные формы [Mobile forms]		Обменные формы [Exchange forms]	
					P ₂ O ₅	K ₂ O	Ca ²⁺	Mg ²⁺
					мг/100г в.с.п. [mg/100 g]		смоль/кг [smol/kg]	
Оптимизированная технология (посадка древесных рас- тений с созданием искусственного травостоя) [Optimized technology (planting of woody plants with creation of artificial grass)]								
Вариант 2. Почва: псаммозем гумусовый типичный [Trial 2. Soil: typical humic psammozem]								
W	0–1(2)	5,9	0,23± 0,05	0,021± 0,006	18,4±2,8	12,2±1,2	0,42±0,07	0,14±0,03
C	2–5	5,9	0,12± 0,03	0,016± 0,004	19,9±3,0	10,5±1,6	0,32±0,05	0,09±0,02
C	5–10	5,8	<0,1	0,012± 0,003	12,0±1,8	6,7±1,0	0,40±0,07	0,10±0,02
C	10–20	5,7	<0,1	<0,01	13,0±2,0	2,5±0,4	0,57±0,10	0,17±0,03
C	20–30	6,0	<0,1	<0,01	14,3±2,2	3,4±0,5	0,42±0,07	0,14±0,03
Вариант 5. Почва: псаммозем гумусовый типичный [Trial 5. Soil: typical humic psammozem]								
W	0–1(2)	5,8	0,18± 0,04	0,020± 0,006	19,7±3,0	12,9±1,3	0,91±0,15	0,25±0,03
C	2–5	6,1	0,10± 0,02	0,016± 0,004	13,0±2,0	8,0±1,2	0,82±0,14	0,15±0,03
C	5–10	6,0	<0,1	0,014± 0,003	7,8±1,2	6,0±0,9	0,86±0,15	0,17±0,03
C	10–20	6,1	<0,1	<0,01	9,8±1,5	5,6±0,8	0,71±0,12	0,23±0,02
C	20–30	5,9	<0,1	<0,01	9,8±1,5	3,2±0,5	0,45±0,08	0,24±0,02

Примечание. Приведены значения показателя с границами интервала абсолютной погрешности при $p = 0,05$.

[Note. Arithmetic mean values and confidence intervals at $p=0.05$].

На восьмой год опыта численность разных эколого-трофических групп микробоценоза субстрата варианта 1 с применением традиционной технологии лесной рекультивации по сравнению с исходным субстратом практически не изменилась (табл. 8). В связи с дефицитом питательных элементов, низким содержанием почвенного органического вещества и неблагоприятными гидротермическими условиями значительную роль в микробном сообществе продолжают играть олиготрофные и олигонитрофильные микроорганизмы. В вариантах 2 и 5 с применением оптимизированной технологии в верхнем органо-аккумулятивном слое выявлено увеличение общей численности почвенных микроорганизмов в 4–6 раз по сравнению с контролем и вариантом 1, при этом наиболее значительное увеличение численности отмечено среди микроорганизмов азотного цикла. Это свидетельствует об активном протекании процессов как минерализации, так и аккумуляции органического вещества в субстрате. Таким образом, развитие микробного сообщества взаимосвязано с формированием фитоценоза, определяющего фитосреду и поступление растительной морт-массы [37–39]. Сходная взаи-

мосьвязь численности почвенных микроорганизмов с развитием растительности техногенных местообитаний показана целым рядом исследователей [40–42].

Таблица 8 [Table 8]

Численность эколого-трофических групп микроорганизмов
(восьмой год опыта), тыс. КОЕ/г а.с.п.
[The number of ecological-trophic groups of microorganisms (the eighth year of the experiment), thousands of CFU / g of completely dry soil]

Глубина, см [Depth, sm]	Аммонификаторы [Ammonifying agents]	Минерализаторы азота [Nitrogen mineralizers]	Олиготрофы [Oligotrophs]	Олигонитрофилы [Oligonitrophils]	Микромицеты [Mycromycetes]
Исходный песчаный субстрат [Initial sandy substrate]					
0–10	1091,2±104,9	942,0±88,9	1957,2±56,8	1642,0±111,0	–
Традиционная технология (посадка древесных растений без дополнительных агроприемов) [Traditional technology (planting of woody plants without additional agro-practices)]					
Вариант 1 [Trial 1]					
0–1	1294±62	768±70	1243±53	1597±76	40±2
1–5	706±103	539±66	830±240	743±35	2±1
5–10	448±65	206±11	306±81	345±35	–
10–20	39±5	22±3	15±6	21±2	–
Оптимизированная технология (посадка древесных растений с созданием искусственного травостоя) [Optimized technology (planting of woody plants with creation of artificial grass)]					
Вариант 2 [Trial 2]					
0–1	6347±615	4944±857	4409±341	4008±94	67±14
1–5	6187±710	6152±626	4657±54	4391±188	100±25
5–10	311±28	196±7	259±68	428±36	–
10–20	15±2	36±4	12±2	33±9	–
Вариант 5 [Trial 5]					
0–1	6805±198	7074±415	6468±191	7883±252	310±43
1–5	7469±429	6125±445	5719±177	7281±92	44±3
5–10	1288±51	1303±39	830±26	794±60	12±2
10–20	102±152	64±14	94±84	80±17	–

Примечание. Приведены средние арифметические значения и доверительные интервалы при $p = 0,05$. Прочерк – микроорганизмы не выделены.

[Note. Arithmetic mean values and confidence intervals at $p=0.05$. The dash - microorganisms are not isolated].

Создание искусственного травостоя из высейных многолетних злаков, несмотря на то, что использованные виды считаются малококонкурентоспособными по отношению к древесным растениям [14], несомненно, влияет на культуры сосны, созданные посадкой семян. Как показали наши наблюдения, в вариантах опыта с хорошо развитым травостоем (2, 3), наземная фитомасса которого в пик своего развития составляла около 300 г/м², а проективное покрытие – около 80%, биометрические показатели семян сосны не различались с таковыми в варианте опыта без посева трав (1). В вари-

анте опыта с умеренно развитым травостоем (4), величина наземной фитомассы которого не превышала 170 г/м^2 , а проективное покрытие – 60%, к концу наблюдений рассмотренные параметры состояния культур сосны оказались значимо выше, чем в других вариантах с посадкой семян (1–3). Следовательно, при посадке семян одновременно с посевом трав за счет агротехнических приемов создания и ухода (управления развитием травостоя) необходимо добиваться некоторого баланса конкурентных взаимоотношений между древесными растениями и травами в целях эффективного восстановления компонентов фитоценоза. Травостой наземной фитомассой более $150\text{--}200 \text{ г/м}^2$ и проективным покрытием более 60% тормозит рост семян и служит одной из причин их гибели, что подтверждается данными и других исследователей [18, 43]. Умеренно развитый травостой благоприятен для развития культур сосны, в связи со значительным улучшением свойств субстрата. Исследования подтвердили возможность положительного влияния посева многолетних злаков на высаженные деревья, отмеченного при рекультивации нарушенных земель Кольского полуострова [15] и восточной части США [14]. Снизить риски и ускорить темпы формирования древесного яруса возможно за счет посадки дичков с комом земли, в связи с их более крупными размерами, меньшим стрессом при пересадке, большей устойчивостью к прессу биогенных и абиогенных факторов. Формирование искусственного травостоя благоприятно влияет на рост крупномерного посадочного материала, что показано и другими авторами [18, 44].

Заключение

В целях активизации восстановительной сукцессии на техногенных песчаных субстратах необходимо проведение рекультивационных работ. В биоклиматических условиях крайнесеверной тайги целесообразно применение оптимизированной технологии лесной рекультивации нарушенных земель, включающей посадку древесных пород одновременно с созданием искусственного травостоя из многолетних злаков. Это обусловлено тем, что без дополнительных агроприемов посадка древесных растений в первые десятилетия управляемой сукцессии не обеспечивает закрепления песчаного субстрата, накопление органической массы, формирование напочвенного покрова. Применение оптимизированной технологии рекультивации при регулировании конкурентных взаимоотношений между компонентами искусственного фитоценоза позволяет одновременно ускорить формирование древесного яруса, напочвенного покрова, почвы и микробного комплекса.

Литература

1. Акульшина Н.П., Лобовиков Н.И., Менгалимов Х.Я. Опыт фитомелиорации эродированных почвогрунтов на трассе магистрального нефтепровода Возей–Уса–Ухта // Растительные ресурсы. 1981. Т. XVII, вып. 2. С. 175–183.

2. Биологическая рекультивация на Севере (Вопросы теории и практики) / отв. ред. И.Б. Арчегова. Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 1992. 104 с.
3. Турубанова Л.П., Лиханова И.А. Динамика растительности на посттехногенных территориях Усинского района Республики Коми при посеве разных видов многолетних трав // Сибирский экологический журнал. 2013. № 2. С. 223–233. doi: [10.1134/S1995425513020157](https://doi.org/10.1134/S1995425513020157)
4. Капелькина Л.П. Естественное и искусственное лесовозобновление на нарушенных землях Севера // Лесной журнал. 1983. № 1. С. 21–24.
5. Парфенюк В.И. Лесная рекультивация нарушенных земель в зоне крайнесеверной тайги Коми АССР // Освоение Севера и проблемы рекультивации : материалы I Междунар. конф. Сыктывкар, 1991. С. 155–156.
6. Соколов А.И., Федорен Н.Г., Кривенко Т.И., Лейбонен Е.Э., Новицкая Л.Л. Первичные этапы формирования биогеоценозов при разведении карельской березы на отвалах Костомукшского железорудного месторождения // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. Вып. 191. С. 2–31.
7. Федорец Н.Г., Соколов А.И., Крышень А.М., Медведева М.В., Костина Е.Э. Формирование лесных сообществ на техногенных землях севера-запада таежной зоны России. Петрозаводск : Карельский НЦ РАН, 2011. 130 с.
8. Рекультивация земель на Севере. Вып. 1. Рекомендации по рекультивации земель на Крайнем Севере / отв. ред. И.Б. Арчегова. Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 1997. 34 с.
9. Требования к технологиям рекультивации загрязненных нефтью земель. Сыктывкар : Комимелиоводхозпроект, 2014. 134 с.
10. Powter C.B., Chymko N.R., Dinwoodie G., Howat D., Janz A., Puhlmann R., Richens T., Watson D., Sinton H., Ball J.K., Etmanski A., Patterson D.B., Brocke L.K., Dyer R. Regulatory history of Alberta's industrial land conservation and reclamation program // Canadian Journal of Soil Science. 2012. № 92. PP. 39–51. doi: [10.4141/cjss2010-033](https://doi.org/10.4141/cjss2010-033)
11. Lima A.T., Mitchell K., O'Connell D.W., Verhoeven J., Cappellen P.V. The legacy of surface mining: Remediation, restoration, reclamation and rehabilitation // Environmental Science & Policy. 2016. № 66. PP. 227–233. doi: [10.1016/j.envsci.2016.07.011](https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.07.011)
12. Лиханова И.А., Арчегова И.Б. Развитие теоретических и практических аспектов процесса восстановления нарушенных земель на севере Республики Коми // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 3. С. 79–85.
13. Evans D.M., Zipper C.E., Burger J.A., Strahm B.D., Villamagna A.M. Reforestation practice for enhancement of ecosystem services on a compacted surface mine: Path toward ecosystem recovery // Ecological Engineering. 2013. № 51. PP. 16–23. doi: [10.1016/j.ecoleng.2012.12.065](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.065)
14. Zipper C.E., Burger J.A., Skousen J.G., Angel P.N., Barton C.D., Davis V., Franklin J.A. Restoring forests and associated ecosystem services on Appalachian coal surface mines // Environmental Management. 2011. № 47. PP. 751–765. doi: [10.1007/s00267-011-9670-z](https://doi.org/10.1007/s00267-011-9670-z)
15. Казаков Л.А., Вишняков Г.В., Чамин В.А. Лесомелиорация Кузоменских песков // Вестник Кольского научного центра РАН. 2011. № 2. С. 58–63.
16. Лиханова И.А., Арчегова И.Б., Хабибуллина Ф.М. Восстановление лесных экосистем на техногенно нарушенных территориях Севера. Екатеринбург : УрО РАН, 2006. 104 с.
17. Torbert J.L., Schoenholtz S.H., Burger J.A., Kreh R.E. Growth of three pine species on pre- and post-SMCRA land in Virginia // Northern Journal of Applied Forestry. 2000. № 17. PP. 95–99.
18. Skousen J., Ziemkiewicz P., Venable C. Tree recruitment and growth on 20-year-old, unreclaimed surface mined lands in West Virginia // International Journal of Mining, Reclamation and Environment. 2006. № 20. PP. 142–154. doi: [10.1080/17480930600589833](https://doi.org/10.1080/17480930600589833)
19. Franklin J.A., Zipper C.E., Burger J.A., Skousen J.G., Jacobs D.F. Influence of herbaceous ground cover on forest establishment and growth on eastern US coal surface mines // New Forests. 2012. № 43. PP. 905–924. doi: [10.1007/s11056-012-9342-8](https://doi.org/10.1007/s11056-012-9342-8)

20. Вараксин Г.С., Кузнецова Г.В. Особенности биологической рекультивации в Норильском промышленном регионе // Сибирский лесной журнал. 2016. № 2. С. 92–101. doi: [10.15372/SJFS20160209](https://doi.org/10.15372/SJFS20160209)
21. Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Чибисов Г.А., Елизаров Ф.П. Притундровые леса европейской части России. Архангельск : СевНИИЛХ, 1998. 332 с.
22. Капитонова О.А., Селиванов А.Е., Капитонов В.И. Структура растительных сообществ начальных стадий сукцессий на антропогенных песчаных обнажениях лесотундры и северной тайги Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2017. Т. 24, № 6. С. 731–745. doi: [10.15372/sej20170606](https://doi.org/10.15372/sej20170606)
23. Хватов Ю.А. Облесение земель, нарушенных при разработке месторождений полезных ископаемых. М. : ЦБНТИлесхоз, 1973. 56 с.
24. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
25. Огиевский В.В., Хиров В.В. Обследование и исследование лесных культур. М. : Лесн. пром-ть, 1964. 50 с.
26. Соколова Э.С., Ведерников Н.М. Указания по диагностике болезней хвойных пород в питомниках и молодняках. М. : Минлесхоз РСФСР, 1988. 77 с.
27. Методы изучения лесных сообществ / отв. ред. В.Т. Ярмишко, И.В. Лянгузова. СПб. : НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
28. Теория и практика химического анализа почв / отв. ред. Л.А. Воробьева. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
29. Классификация и диагностика почв России / отв. ред. Г.В. Добровольский. Смоленск : Ойкумена, 2004. 342 с.
30. Методы почвенной микробиологии и биохимии / отв. ред. Д.Г. Звягинцев. М. : Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
31. Ларин В.Б., Паутов Ю.А. Формирование хвойных молодняков на вырубках северо-востока европейской части СССР. Л. : Наука, 1989. 144 с.
32. Подлесная Н.И., Переверзев В.Н. Фитомелиорация территорий, нарушенных промышленностью // Мелиорация земель Крайнего Севера. М. : Колос, 1977. С. 227–234.
33. Rahmonov O., Snytko V.A., Szczypek T., Parusel T. Vegetation development on post-industrial territories of the Silesian Upland (Southern Poland) // Geography and Natural Resources. 2013. № 34. PP. 166–173. doi: [10.1134%2FS1875372813010137](https://doi.org/10.1134%2FS1875372813010137)
34. Патова Е.Н., Кулюгина Е.Е., Денева С.В. Процессы естественного восстановления почв и растительного покрова на отработанном угольном карьере (Большеземельская тундра) // Экология. 2016. № 3. С. 173–179. doi: [10.7868/S0367059716020116](https://doi.org/10.7868/S0367059716020116)
35. Железнова Г.В., Шубина Т.П. Видовой состав мхов техногенно нарушенных ландшафтов Республики Коми // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 2. С. 215–222.
36. Mackenzie D.D., Naeth M.A. The role of the forest soil propagule bank in assisted natural recovery after oil sands mining // Restoration Ecology. 2010. № 18. PP. 418–427. doi: [10.1111/j.1526-100X.2008.00500.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00500.x)
37. Lambers H., Mougél C., Jaillard B., Hinsinger P. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective // Plant and Soil. 2009. Vol. 321, № 1–2. PP. 83–115. doi: [10.1007/s11104-009-0042-x](https://doi.org/10.1007/s11104-009-0042-x)
38. Dimitriu P.A., Prescott C.E., Quideau S.A., Grayston S.J. Impact of reclamation of surface-mined boreal forest soils on microbial community composition and function // Soil Biology and Biochemistry. 2010. Vol. 42, № 12. PP. 2289–2297. doi: [10.1016/j.soilbio.2010.09.001](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.001)
39. Parmelee R.W., Ehrenfeld J.G., Tate R.L. III. Effects of pine roots on microorganisms, fauna, and nitrogen availability in two soil horizons of a coniferous forest spodosol // Biology and Fertility of Soils. 1993. Vol. 15, № 2. PP. 115–119. doi: [10.1007/BF00336428](https://doi.org/10.1007/BF00336428)
40. Сумина О.И., Власов Д.Ю., Долгова Л.Л., Сафронова Е.В. Особенности формирования сообществ микромицетов в зарастающих песчаных карьерах севера Западной Сибири // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2010. Вып. 2. С. 84–90.

41. Евдокимова Г.А., Калмыкова В.В. Биологическая активность рекультивированных промышленных отвалов в условиях северной тайги // *Агрохимия*. 2008. № 1. С. 63–67.
42. Гордеева Т.Х., Малюта О.В. Динамика параметров биологической активности почвы как показатель почвенно-экологических условий на объекте рекультивации // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2010. № 2 (40). С. 34–36.
43. Маркова И.А. Основные факторы успешного роста лесных культур на северо-западе России // *Лесовосстановление на Европейском Севере : материалы научного семинара*. Хельсинки : Изд-во НИИ леса Финляндии, 2000. С. 183–193.
44. Luoranen J., Rikala R. Field performance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings planted in disc trenched or mounded sites over an extended planting season // *New Forests*. 2013. № 44. PP. 147–162. doi: [10.1007/s11056-012-9307-y](https://doi.org/10.1007/s11056-012-9307-y)

*Поступила в редакцию 15.11.2017 г.; повторно 07.03.2018 г.; 08.05.2018 г.;
принята 23.08.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.*

Авторский коллектив:

Лиханова Ирина Александровна – канд. биол. наук., н.с. отдела почвоведения, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).
E-mail: likhanova@ib.komisc.ru

Ковалева Вера Александровна – м.н.с. отдела почвоведения, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28).
E-mail: kovaleva@ib.komisc.ru

For citation: Likhanova IA, Kovaleva VA. Controlled restoration of forest ecosystems on sandy technogenic substrates in the far northern taiga of the Russian European Northeast. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:174-195. doi: [10.17223/19988591/43/9](https://doi.org/10.17223/19988591/43/9). In Russian, English Summary

Irina A. Likhanova, Vera A. Kovaleva

Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktывkar, Russian Federation

Controlled restoration of forest ecosystems on sandy technogenic substrates in the far northern taiga of the Russian European Northeast

Effective methods for restoring damaged areas are required now due to the recent intensification of natural resource extraction in the north of the taiga zone of the European northeast of Russia. However, approaches of forest recultivation for this region are still under development. The aim of our research was to justify planting of trees simultaneously with creation of an artificial herb cover from perennial grasses.

We started an experiment including trials with planting of *Pinus sylvestris* L. (seedlings and large wide trees), without tree planting and with simultaneous planting of perennial herbs and application of organic and mineral fertilizers. Care of artificial communities included addition of plantings. In trials with herbs, it included addition of mineral fertilizers (See Table 1). The experimental plot was laid at a dry sandy quarry in the far northern taiga (66°16'43"N, 57°16'41"E). We studied the dynamics of biometric parameters and phytopathological state annually during eight years in tree plantings. We also estimated the projective cover and mean tree height. The aboveground phytomass was assessed by hay cutting, and the underground phytomass was by a monolith approach. It soil samples, we determined potentiometric water pH, organic carbon and

nitrogen by gas chromatography; labile potassium and phosphorus by Kirsanov's approach and exchangeable Ca^{2+} and Mg^{2+} by the displacement by NH_4Cl followed by atomic absorption analysis. Population of soil microorganisms was studied by diluting soil suspension followed by inoculation in standard media. In order to estimate the significance of differences in the trials, we used single-factor analysis of variance and a two-sample t-test with different variances.

Creation of pine cultures by local large wide trees with ground lump accelerated the formation of a tree layer in comparison with the use of seedlings (See Tables 2-6). In the trials without agricultural approaches, there was no vegetation cover and changes in the sandy substrate (See Tables 7 and 8). In the trials including tree and perennial herb planting with mineralization, a constant increase in the projective cover and phytomass was detected for the artificial herb layer, but this herb layer degraded quickly when these additions were stopped (See Fig. 1 and 2a). Due to this addition, by the 8th year of controlled succession, over 780 g/m² of plant matter had been accumulated at the plot, the sandy substrate had been consolidated and its water-chemical and agrochemical properties had improved (See Table 7), biogeneity had increased (See Table 8), vascular plants had been implanted more actively and the moss layer formed by pioneer species had covered up to 70 % of the surface. In the trial with the average developed herb layer (phytomass about 170 g/m²), by the 8th year of the experiment, the medium height and livability of pine cultures had been higher ($p=0.05$) than in other trials with seedlings. The livability and growth rate of seedlings in the trials with a well-developed herb layer (phytomass about 300 g/m²) did not differ from the trial with seedlings without fertilizers. Therefore, in order to consolidate the sandy technogenic substrate and to accumulate organic matter, on the one hand, and to reach a suitable pine growth rate, on the other hand, it is good to create a herb layer with phytomass about 150-200 g/m².

The paper contains 2 Figures, 8 Tables and 44 References.

Key words: *Pinus sylvestris*; forest recultivation; controlled succession; artificial herb layer; sandy technogenic substrate, ecosystem; soil microbial coenosis.

Funding: The work was carried out within the state task "Revealing general patterns in the formation and functioning of peat soils in the Arctic and Subarctic sectors of the Russian European Northeast" (No AAAA-A17-117122290011-5).

References

1. Akul'shina NP, Lobovikov NI, Mengalimov KhYa. Opyt fitomelioratsii erodirovannykh pochvo-gruntov na trasse magistrol'nogo nefteprovoda Vozey-Usa-Ukhta [Experience in phytomelioration of eroded soils on the main pipeline route Vozey-Usa-Ukhta]. *Rastitelnye resursy*. 1981;17(2):175-183. In Russian
2. *Biologicheskaya rekultivatsiya na Severe (Voprosy teorii i praktiki)* [Biological recultivation in the North (Theory and practice)]. Archegova IB, editor. Syktyvkar: Komi scientific center of the RAS Publ.; 1992. 104 p. In Russian
3. Turubanova LP, Likhanova IA. Vegetation dynamics on the posttechnogenic territories of Usinsk raion, Komi Republic, after various species of permanent grasses were sown. *Contemporary Problems of Ecology*. 2013;2:223-233. doi: [10.1134/S1995425513020157](https://doi.org/10.1134/S1995425513020157)
4. Kapel'kina LP. Estestvennoe i iskusstvennoe lesovozobnovlenie na narushennykh zemlyakh Severa [Natural and artificial reforestation on disturbed lands of the North]. *Lesnoy zhurnal = Forestry Journal*. 1983;1:21-24. In Russian
5. Parfenyuk VI. Lesnaya rekultivatsiya narushennykh zemel' v zone kraynesevernoy taygi Komi ASSR [Forest recultivation of damaged areas in the zone of the far-northern taiga of the Komi USSR]. In: *Osvoenie Severa i problemy rekultivatsii*. Materialy nauch. konf. [Development of the North and problems of recultivation. Proc. of the Sci. Conf. (Syktyvkar,

- Russia, 8-14 July, 1991)]. Syktyvkar: IB Komi SC UB RAS Publ.; 1991. pp. 155-156. In Russian
6. Sokolov AI, Fedorez NG, Krivenko TI, Leibonen EE, Novizkaja LL. Early stages in the formation of biogeocenoses at curly birch cultivation on the spoil banks of Kostomukshskoye iron ore deposit. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii = News of the Saint Petersburg State Forest Technical Academy*. 2010;191:22-31. In Russian
 7. Fedorets NG, Sokolov AI, Kryshen' AM, Medvedeva MV, Kostina EE. Formirovanie lesnykh soobshchestv na tekhnogennykh zemlyakh severa-zapada taezhnoy zony Rossii [Forming forest ecosystems on technogenic substrates in the North-West of the Russian boreal zone]. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the RAS Publ.; 2011. 130 p. In Russian
 8. *Rekul'tivatsiya zemel' na Severe. Rekomendatsii po rekul'tivatsii zemel' na Kraynem Severe* [Land recultivation in the North. Recommendations for recultivation in the Far North]. Archegova IB, editor. Syktyvkar: IB Komi SC UB RAS Publ.; 1997. 34 p. In Russian
 9. *Trebvaniya k tekhnologiyam rekul'tivatsii zagryaznennykh nef't'yu zemel'* [Requirements to the recultivation of oil-polluted areas]. Syktyvkar: NIPI "Komimeliiovodkhozproekt" Publ.; 2014. 134 p. In Russian
 10. Powder CB, Chymko NR, Dinwoodie G, Howat D, Janz A, Puhlmann R, Richens T, Watson D, Sinton H, Ball JK, Etmanski A, Patterson DB, Brocke LK, Dyer R. Regulatory history of Alberta's industrial land conservation and reclamation program. *Canadian Journal of Soil Science*. 2012;92:39-51. doi: [10.4141/cjss2010-033](https://doi.org/10.4141/cjss2010-033)
 11. Lima AT, Mitchell K, O'Connell DW, Verhoeven J, Cappellen PV. The legacy of surface mining: Remediation, restoration, reclamation and rehabilitation. *Environmental Science & Policy*. 2016;66:227-233. doi: [10.1016/j.envsci.2016.07.011](https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.07.011)
 12. Likhonova IA, Archegova IB. Development of theoretical and practical aspects of disturbed lands restoration in the North of the Komi Republic. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya = Theoretical and Applied Ecology*. 2014;3:79-85. In Russian
 13. Evans DM, Zipper CE, Burger JA, Strahm BD, Villamagna AM. Reforestation practice for enhancement of ecosystem services on a compacted surface mine: Path toward ecosystem recovery. *Ecological Engineering*. 2013;51:16-23. doi: [10.1016/j.ecoleng.2012.12.065](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.065)
 14. Zipper CE, Burger JA, Skousen JG, Angel PN, Barton CD, Davis V, Franklin JA. Restoring forests and associated ecosystem services on Appalachian coal surface mines. *Environmental Management*. 2011;47:751-765. doi: [10.1007/s00267-011-9670-z](https://doi.org/10.1007/s00267-011-9670-z)
 15. Kazakov LA, Vishnyakov GV, Chamin VA. Lesomelioratsiya Kuzomenskikh peskov [Forest melioration of Kuzminski sands]. *Vestnik Kol'skogo nauchnogo centra Rossiyskoy Akademii nauk = Herald of the Kola Science Centre RAS*. 2011;2:58-63. In Russian
 16. Likhonova IA, Archegova IB, Habibullina FM. Vosstanovlenie lesnykh ekosistem na tekhnogenno narushennykh territoriyakh Severa [Restoration of forest ecosystems in technogenically disturbed areas of the North]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2006. 104 p. In Russian
 17. Torbert JL, Schoenholtz SH, Burger JA, Kreh RE. Growth of three pine species on pre- and post-SMCRA land in Virginia. *Northern Journal of Applied Forestry*. 2000;17:95-99.
 18. Skousen J, Ziemkiewicz P, Venable C. Tree recruitment and growth on 20-year-old, unreclaimed surface mined lands in West Virginia. *International Journal of Mining, Reclamation and Environment*. 2006;20:142-154. doi: [10.1080/17480930600589833](https://doi.org/10.1080/17480930600589833)
 19. Franklin JA, Zipper CE, Burger JA, Skousen JG, Jacobs DF. Influence of herbaceous ground cover on forest establishment and growth on eastern US coal surface mines. *New Forests*. 2012;43:905-924. doi: [10.1007/s11056-012-9342-8](https://doi.org/10.1007/s11056-012-9342-8)
 20. Varaksin GS, Kuznecova GV. Specifics of biological recultivation in Norilsk industrial region]. *Sibirskij lesnoj zhurnal = Siberian Journal of Forest Science*. 2016;2:92-101. doi: [10.15372/SJFS20160209](https://doi.org/10.15372/SJFS20160209) In Russian, English Summary

21. Semenov BA, Tsvetkov VF, Chibisov GA, Elizarov FP. Pritundrovye lesa evropeyskoy chasti Rossii (priroda i vedenie khozyaystva) [Subtundra Forests of the European Part of Russia (Nature and Forest Management)]. Arkhangel'sk: Northern Research Institute of Forestry Publ.; 1998. 332 p. In Russian
22. Kapitonova OA, Selivanov AE, Kapitonov VI. Structure of plant communities of the initial stages of succession on anthropogenic sandy outcrops of the forest-tundra and northern taiga of West Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2017;24(6):731-745. doi: [10.15372/sej20170606](https://doi.org/10.15372/sej20170606)
23. Hvatov YuA. Oblesenie zemel', narushennykh pri razrabotke mestorozhdeniy poleznykh iskopaemykh [Afforestation of lands disturbed during development of mineral deposits]. Moscow: CBSTI of Forestry Publ.; 1973. 56 p. In Russian
24. Dospekhov BA. Metodika polevogo opyta [Method of field experiment]. Moscow: Agropromizdat Publ.; 1985. 351 p. In Russian
25. Ogievskiy VV, Khiron VV. Obsledovanie i issledovanie lesnykh kul'tur [Investigation of forest cultures]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1964. 50 p. In Russian
26. Sokolova ES, Vedernikov NM. Ukazaniya po diagnostike bolezney khvoynykh porod v pitomnikakh i molodnyakakh [Guidelines for the diagnosis of coniferous diseases in nurseries and young communities]. Moscow: Minleskhoz RSFSR Publ.; 1988. 77 p. In Russian
27. *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* [Methods of studying forest communities]. Yarmishko VT and Lyanguzov IV, editors. St. Petersburg: Research Institute of Chemistry of St. Petersburg State University Publ.; 2002. 240 p. In Russian
28. *Teoriya i praktika khimicheskogo analiza pochv* [Theory and practice of soil chemical analysis]. Vorob'eva LA, editor. Moscow: GEOS Publ.; 2006. 400 p. In Russian
29. *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Dobrovol'skiy GV, editor. Smolensk: Oykumena Publ.; 2004. 342 p. In Russian
30. *Metody pochvennoy mikrobiologii i biokhimii* [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Zvyagintsev DG, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1991. 304 p. In Russian
31. Larin VB, Pautov YuA. Formirovanie khvoynykh molodnyakov na vyrubkakh severovostoka evropeyskoy chasti SSSR [Formation of young spruce forests on deforested lands in the northeastern part of the European USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1989. 144 p.
32. Podlesnaya NI, Pereverzev VN. Fitomelioratsiya territoriy, narushennykh promyshlennost'yu. Melioratsiya zemel' Kraynego Severa [Phytomelioration of industrially damaged territories. Land reclamation of the Far North]. Moscow: "Kolos" Publ.; 1977. pp. 227-234. In Russian
33. Rahmonov O, Snytko VA, Szczypek T, Parusel T. Vegetation development on post-industrial territories of the silesian upland (Southern Poland). *Geography and Natural Resources*. 2013;34(1):166-173. doi: [10.1134/2FS1875372813010137](https://doi.org/10.1134/2FS1875372813010137)
34. Patova EN, Kulyugina EE, Deneva SV. Processes of natural soil and vegetation recovery on a worked-out open pit coal mine (Bol'shezemel'skaya tundra). *Russian Journal of Ecology*. 2016;3:173-179. doi: [10.7868/S0367059716020116](https://doi.org/10.7868/S0367059716020116)
35. Zheleznova GV, Shubina TP. Vidovoy sostav mkhov tekhnogenno narushennykh landshaftov Respubliki Komi [The species composition of mosses in the technogenically disturbed areas of the Komi Republic]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 2005;90(2):215-222. In Russian
36. Mackenzie DD, Naeth MA. The role of the forest soil propagule bank in assisted natural recovery after oil sands mining. *Restoration Ecology*. 2010;18:418-427. doi: [10.1111/j.1526-100X.2008.00500.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00500.x)
37. Lambers H, Mougél C, Jaillard B, Hinsinger P. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant and Soil*. 2009;321(1-2):83-115. doi: [10.1007/s11104-009-0042-x](https://doi.org/10.1007/s11104-009-0042-x)

38. Dimitriu PA, Prescott CE, Quideau SA, Grayston SJ. Impact of reclamation of surface-mined boreal forest soils on microbial community composition and function. *Soil Biology and Biochemistry*. 2010;42(12):2289-2297. doi. [10.1016/j.soilbio.2010.09.001](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.001)
39. Parmelee RW, Ehrenfeld JG, Tate RL III. Effects of pine roots on microorganisms, fauna, and nitrogen availability in two soil horizons of a coniferous forest spodosol. *Biology and Fertility of Soils*. 1993;15(2):115-119. doi. [10.1007/BF00336428](https://doi.org/10.1007/BF00336428)
40. Sumina OI, Vlasov DYU, Dolgova LL, Safronova EV. Osobennosti formirovaniya soobshchestv mikromitsetov v zarastayushchikh peschanykh karerov severa Zapadnoy Sibiri [Features of formation of micromycete communities in overgrown sand quarries of the north of Western Siberia]. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*. 2010;2;84-90. In Russian
41. Evdokimova GA, Kalmykova VV. Biological activity of remediated industrial dumps northern taiga conditions. *Agrokhimiya*. 2008;1:63-67. In Russian
42. Gordeeva TH, Malyuta OV. Dinamika parametrov biologicheskoy aktivnosti pochvy kak pokazatel pochvenno-ekologicheskikh usloviy na obekte rekultivatsii [Dynamics of soil biological activity parameters as an index of soil-ecological conditions at the site of reclamation]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2013;2(40):34-36. In Russian
43. Markova IA. Osnovnye faktory uspehnogo rosta lesnykh kul'tur na Severo-Zapade Rossii [Main factors of successful growth of forest cultures in the Russian Northwest]. In: *Lesovosstanovlenie na Evropeyskom Severe*. Materialy nauch. seminarov [Restoration of forest in the European North. Proceedings]. Helsinki: Forest Research Institute of Finland Publ.; 2000. pp. 183-193. In Russian
44. Luoranen J, Rikala R. Field performance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings planted in disc trenched or mounded sites over an extended planting season. *New Forests*. 2013;44:147-162. doi: [10.1007/s11056-012-9307-y](https://doi.org/10.1007/s11056-012-9307-y)

Received 15 November 2017; Revised 07 March 2018;

Accepted 08 May 2018; Published 12 October 2018

Author info:

Likhanova Irina A, Cand. Sci (Biol.), Researcher, Department of Soil Science, Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation.

E-mail: likhanova@ib.komisc.ru

Kovaleva Vera A, Researcher, Department of Soil Science, Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russian Federation.

E-mail: kovaleva@ib.komisc.ru

ЭКОЛОГИЯ

УДК 547.747

doi: 10.17223/19988591/43/10

А.А. Синюткина¹, Л.П. Гашкова^{1,2}, А.А. Малолетко¹,
М.Г. Магур¹, Ю.А. Харанжевская^{1,2}

¹Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа –
филиал Сибирского федерального научного центра
агробиотехнологий РАН, г. Томск, Россия

²Национальный исследовательский Томский государственный университет,
г. Томск, Россия

Трансформация поверхности и растительного покрова осушенных верховых болот юго-востока Западной Сибири

Проведена оценка состояния верховых болот Томской области, осушенных с целью лесомелиорации и добычи торфа на основе изучения микрорельефа, структуры и видового состава растительного покрова. Полевые исследования выполнены на семи ключевых участках, расположенных в пределах трех болотных массивов – Бакчарского, Иксинского, Усть-Бакчарского – в течение вегетационного периода 2016 г. Сравнение структуры и видового состава растительного покрова осушенных и аналогичных участков за пределами осушительной сети показало снижение доли *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* при повышении доли зелёных мхов; снижение доли *Andromeda polifolia* и увеличение доли *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* в результате осушения. Индикатором восстановления болот является увеличение встречаемости сфагновых мхов (в среднем в 2 раза) с возрастанием доли *S. magellanicum*, а также проективного покрытия *A. polifolia*. Анализ показателей распределения высот микрорельефа показал уменьшение доли высот у средней поверхности с 43 до 29%, увеличение коэффициента асимметрии с 0,1 до 0,54 от естественных участков к осушенным. Показатели расчлененности микрорельефа (амплитуда, среднеквадратическое отклонение, вертикальное расчленение) возрастают на участках гидроресомелиорации в среднем в 1,2 раза. На болоте, осушенном для торфодобычи, произошло уменьшение показателей расчлененности в 1,3 раза в результате активизации процессов разложения и просадки верхних слоев торфяной залежи. Тенденции к восстановлению поверхности и растительного покрова к состоянию, близкому к естественным болотам, выявлены на участках гидроресомелиорации. Восстановление осушенного с целью добычи торфа участка Усть-Бакчарского болота не наблюдается.

Ключевые слова: восстановление болот; мелиорация болот; расчлененность поверхности; Васюганское болото; сфагновые мхи; осушительные каналы.

Введение

Осушенные болота являются малопродуктивными землями с неясно выраженной тенденцией и скоростью самовосстановления, представляющие собой угрозу загрязнения воздуха при пожарах и поверхностных вод при эрозии [1]. Кроме того, существует проблема оценки запасов углерода в торфе и эмиссии парниковых газов на осушенных болотах [2]. Естественные болота, являясь важным стоком углерода, в результате понижения уровня болотных вод становятся источником выбросов углекислого газа в атмосферу [3] вследствие активизации микробиологических процессов в торфяной залежи, в особенности на участках с низким лесоводственным эффектом гидролесомелиорации [4]. Осушение верховых болот в 1960–1980 гг. стало основной причиной изменения условий болотных местообитаний в Северной Европе, части Северной Америки, России. Болота подвергались осушению с целью повышения их производительности для выпаса скота или улучшения условий роста древесной растительности для лесозаготовок [5–8]. Однако улучшение производительности лесов оказалось несущественным [5, 9]. Недостаток азота в торфяных почвах верховых болот относится к числу основных факторов, лимитирующих производительность болотных сосняков [10], поэтому в бедных омбротрофных местообитаниях увеличение роста деревьев незначительно [2, 4, 11]. В настоящее время наблюдается повышение внимания к оценке более широкого спектра услуг, предоставляемого болотами, включающего защиту биоразнообразия, регулирование стока и баланса парниковых газов, таких как диоксид углерода и метан, и становится общепризнанным, что восстановление нарушенных болот, в том числе путем блокировки каналов, является единственным способом возобновления их биосферных функций [5, 12]. Перекрытие осушительных каналов дает толчок к их зарастанию, закреплению перемычек и плотин, что препятствует стоку природных вод с болота и создает условия для последующего самовосстановления растительных сообществ и процесса торфообразования [13, 14]. Восстановление гидрологического режима болот должно способствовать появлению следующих устойчивых результатов: снижение пожароопасности, стабилизация экологического режима местообитаний, сокращение объема эмиссии углекислого газа в атмосферу [15].

С 2000-х гг. восстановление осушенных с целью гидролесомелиорации болот путем повторного обводнения является приоритетным направлением деятельности по сохранению биоразнообразия в странах Северной Европы [6, 7]. В России интерес к восстановлению болот появился в ответ на тяжелую экологическую ситуацию, сложившуюся летом 2010 г. в европейской части, когда пожары на осушенных и заброшенных болотах охватили значительные территории, причинив серьезный вред природе, экономике и здоровью людей [14]. Однако при широком использовании методов вторичного обводнения для восстановления осушенных болот на территории

зарубежных стран и европейской части России отсутствуют исследования, посвященные оценке их состояния в долгосрочной перспективе. Гипотезы о восстановлении их биологического разнообразия за счет увеличения гидроморфных видов, уменьшения эмиссии парниковых газов и пожароопасности не всегда подтверждаются полевыми исследованиями [3, 16]. Например, в результате исследований [5], не отмечено увеличение покрытия и распространения болотных видов для горных болот Северной Европы. Следующая проблема связана с изменением потенциала глобального потепления в результате нарушения баланса углерода на антропогенно измененных болотах. Повторное обводнение вызывает увеличение выбросов метана [17] и низкое поглощение углекислого газа в первые годы после мероприятий по восстановлению. Продолжительность этой фазы может колебаться от 5 до 50 лет. Далее должно произойти снижение выбросов метана и усиление поглощения углекислого газа, но вопрос о продолжительности временного интервала, необходимого для восстановления функции накопления углерода болотных местообитаний, остается открытым [3]. Также существует проблема неоднозначного влияния восстановления болота на его состояния с точки зрения потенциальной пожароопасности. В результате осушительной мелиорации многие участки зарастают древесной и кустарниковой растительностью. Повторное обводнение может привести к ее гибели в результате подъема уровня воды, появлению сухостоя, что, наоборот, способствует усилению пожарной опасности [13].

Схожие проблемы могут возникнуть и при самовосстановлении осушенных болот Западной Сибири, где в 1970–1980 гг. также проведены масштабные работы по осушению верховых болот. В частности, в пределах восточных отрогов Васюганского болота участки гидролесомелиорации занимают около 15 тыс. га [18, 19]. В настоящее время эти территории остаются менее исследованными, практически отсутствуют данные об их современном состоянии и тенденциях восстановления. Часть осушенных болот эффективно не использовалась, а с начала 1990-х гг. площадь брошенных ранее осушенных земель постоянно росла [20]. Отсутствие ремонта дренажной сети способствовало ее заторфовыванию и зарастанию, что привело к частичному перекрытию каналов и развитию неконтролируемых процессов самовосстановления верховых болот. Возможная степень восстановления будет зависеть от ситуации, и во многих случаях можно ожидать лишь ограниченного успеха. В пределах осушенных болот является необходимым проведение мониторинга для подтверждения и оценки восстановления функций экосистем, состояния восстанавливающейся экосистемы [8]. Таким образом, цель исследования – оценка состояния и процессов восстановления осушенных верховых болот для лесомелиорации и добычи торфа на основе анализа характеристик микрорельефа поверхности, структуры и видового состава растительных сообществ.

Материалы и методики исследования

Объекты исследования – 7 ключевых участков, расположенных в пределах трех болотных массивов – Бакчарского, Иксинского, Усть-Бакчарского (табл. 1). Бакчарский и Иксинский болотные массивы расположены на Бакчар-Иксинском и Икса-Шегарском междуречьях соответственно и являются восточными отрогами Васюганского болота. Усть-Бакчарское болото расположено на второй надпойменной террасе р. Бакчар. Рассматриваемая территория относится к подзоне южной тайги Западной Сибири. В конце 1970-х – начале 1980-х гг. в пределах центральных частей Бакчарского и Иксинского болот проведено осушение с целью лесомелиорации. В этот же период большая часть Усть-Бакчарского болота осушена с целью добычи торфа. В пределах осушенной части Усть-Бакчарского болота отмечены следы пожаров, один из которых, по данным геосервиса «Карта пожаров» группы компаний СКА-НЭКС, произошел в августе 2014 г. Влияние пожаров проявляется в виде нарушений поверхности болота в результате частичного выгорания верхних горизонтов торфяной залежи. Осушение залежи всех участков осуществляется сетью открытых каналов. Расстояние между каналами-осушителями на участках гидролесомелиорации составляет 160–180 м, на участках, осушенных с целью добычи торфа, – 40 м. Лесопосадочные работы в пределах осушенных участков не проводились, последующий ремонт дренажной сети отсутствовал, что привело к развитию процесса самовосстановления осушенных болот. Отмечено снижение водопрпускной способности каналов и их зарастание на Бакчарском болоте на 90%, на Иксинском болоте – на 70%, процент зарастания каналов на Усть-Бакчарском болоте минимален. Дно каналов на участках болот с лесомелиоративной сетью в большинстве случаев занято сфагновыми мхами с единичными дерновинами пушицы, берега заросли кустарничково-мохово-лишайниковым сообществом. Осушительная сеть Усть-Бакчарского болота находится в лучшем состоянии в сравнении с участками гидролесомелиорации, на отдельных участках берега каналов подвержены зарастанию сфагновыми мхами, осоками и кустарничковой растительностью [21].

В пределах участка гидролесомелиорации Бакчарского болота отмечены наиболее высокие отметки среднесезонных уровней болотных вод, в пределах Иксинского болота уровни близки к естественному участку Бакчарского болота, Усть-Бакчарское болото характеризуется максимальным снижением уровней до отметок –82 см (см. табл. 1). Следует отметить, что в условиях активного зарастания каналов Бакчарского болота наблюдается нарушение синхронности колебаний и подпор уровней, в результате чего отметки уровней болотных вод повысились. Анализ материалов ручных наблюдений за уровнями болотных вод с периодичностью 1 раз в месяц за период 2000–2016 гг. показал статистически значимый тренд максимальных уровней болотных вод. Резкое увеличение амплитуды колебания уровней приходится

на период 2008–2010 гг., после которого наметилась тенденция к увеличению отметок уровней болотных вод [22]. При этом статистически значимых изменений сумм атмосферных осадков за период многолетних наблюдений 2000–2016 гг. в пределах Бакчарского болота не наблюдается, изменяется лишь режим их выпадения.

Полевые исследования проведены в течение вегетационного периода 2016 г. на ключевых участках в пределах осушительной сети в центральной части карт на равном расстоянии от осушительных каналов (осушенные участки) и за пределами осушительной сети (условно естественные участки). Расположение точек наблюдения на условно естественных участках определялось в зависимости от площади, занимаемой изучаемым микроландшафтом с условием расположения ключевого участка в его центральной части (см. табл. 1). В качестве объекта сравнения выбран ключевой участок, расположенный в естественной части Бакчарского болотного массива на расстоянии 8 км от ближайшего участка гидролесомелиорации, изолированной от влияния осушительной сети. Участки имеют схожие характеристики растительного покрова и торфяной залежи и представляют собой сосново-кустарничково-сфагновый микроландшафт.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Характеристика объектов исследования
[Characteristics of the objects of study]

Ключевые участки [Key sites]	Координаты [Coordinates]	Расстояние от осушительного канала, м [Distance from the ditch, m]	Средний уровень болотных вод за вегетационный период 2016 г., см [Average level of bog waters during the growing season 2016, cm]	Антропогенная нагрузка [Anthropogenic load]
Бакчарское (бассейн р. Ключ) [Bakchar bog (basin of the Klyuch river)]	56°58'21"N 82°36'41"E	—	–24	Естественное болото [Natural bog]
Бакчарское естественное [Natural site of Bakchar bog]	56°52'20"N 82°48'36"E	500	–20	Условно естественное болото [Conditionally natural bog]
Бакчарское осушенное [Drained site of Bakchar bog]	56°52'52"N 82°48'49"E	80	–7	Осушенное [Drained bog]
Иксинское естественное [Natural site of Iksa bog]	56°50'08"N 83°15'48"E	350	–22	Условно естественное болото [Conditionally natural bog]

Окончание табл. 1 [Table 1 (end)]

Ключевые участки [Key sites]	Координаты [Coordinates]	Расстояние от осушительного канала, м [Distance from the ditch, m]	Средний уровень болотных вод за вегетационный период 2016 г., см [Average level of bog waters during the growing season 2016, cm]	Антропогенная нагрузка [Anthropogenic load]
Иксинское осушенное [Drained site of Iksa bog]	56°50'25"N 82°48'49"E	80	–24	Осушенное болото [Drained bog]
Усть-Бакcharское естественное [Natural site of Ust-Bakchar bog]	57°34'33"N 82°16'32 "E	150	–33	Условно естественное болото [Conditionally natural bog]
Усть-Бакcharское осушенное [Drained site of Ust-Bakchar bog]	57°34'40"N 82°16'28"E	20	–58	Осушенное болото [Drained bog]

Методика оценки состояния и процессов восстановления осушенных болот на основе изучения микрорельефа, структуры и видового состава растительного покрова заключается в выявлении степени отличий изучаемого осушенного участка от показателей, выявленных для естественных и условно естественных болот.

Полевые исследования на ключевых участках включали в себя:

- качественную характеристику микрорельефа; съемку профиля вертикального сечения горизонта формирования микрорельефа с помощью нивелира и / или тахеометра (121 точка измерений с шагом 0,5 м на каждом ключевом участке) [23];

- геоботанические описания фитоценозов на площадке 10×10 м: для оценки состояния древесного яруса на участке подсчитывалось количество деревьев всех возрастов каждого вида, определялась их высота; при описании травяно-кустарничкового яруса проводилось описание по пятнам доминирования, оценивалось абсолютное проективное покрытие; при описании мохового яруса осуществлялось описание на серии мелких учетных площадок, оценивалась частота встречаемости видов [24, 25];

- измерение уровня болотных вод относительно средней поверхности в ручном режиме с интервалом 1 месяц с мая по сентябрь в течение 2016 г. и в автоматическом режиме круглогодично с интервалом 4 ч с применением автономного дифференциального датчика давления (САМ, ИМКЭС СО РАН) [23, 26]. Наблюдения за уровнями в автоматическом режиме проводились на участках Бакcharского болота, а в пределах Иксинского и Усть-Бакcharского болот изменения уровней болотных вод осуществлялись в ручном режиме. Сопоставление уровней, измеренных в автоматическом режиме, с данны-

ми контактных измерений статистически значимых отличий не показали. Для сопоставления отметок уровней по всем исследуемым участкам, где многолетний мониторинг уровня не производится, в таблице приведены уровни болотных вод, осредненные за конкретные даты полевых описаний.

Статистический анализ данных таксационных измерений микрорельефа модельных участков включал определение показателей, характеризующих расчлененность микрорельефа (амплитуда колебаний высот, амплитуда колебаний высот при уровне значимости $p=0,05$, среднее квадратическое отклонение, среднее значение вертикального расчленения микрорельефа) и распределение высот относительно средней поверхности болота (доля высот в интервале от -5 до 5 см, коэффициент асимметрии, квартильные размах и интервал). Амплитуда колебаний высот (высота зоны развития микрорельефа) A определялась как: $A = H_{\max} - H_{\min}$, где $H_{\max}$ – высота верхней поверхности зоны развития микрорельефа, $H_{\min}$ – высота верхней поверхности зоны развития микрорельефа. Амплитуда колебаний высот при уровне значимости $p=0,05$, $A_{p=0,05}$ использована, чтобы исключить влияние случайных величин, больших и малых значений H_i очень редкой повторяемости на величину амплитуды. Квартильный интервал включает интервал высот вокруг средней поверхности, который содержит 50% высотных отметок микрорельефа модельных участков. Квартильный размах – амплитуда между значениями высот верхнего и нижнего квантилей. Оба показателя наглядно отражают различия в распределении высот между естественными и осушенными участками. Среднее квадратическое отклонение значений высотных отметок микрорельефа показывает степень расчлененности поверхности болота. Значение вертикального расчленения микрорельефа определялось как отношение превышений высотных отметок микрорельефа на единицу площади ($\text{см}/\text{м}^2$). В данной работе расчет значений вертикального расчленения микрорельефа проведен с пространственным разрешением 1 м^2 . Вертикальное расчленение микрорельефа является показателем, отражающим степень расчлененности поверхности болота, но в отличие от показателя «среднее квадратическое отклонение» позволяет учесть неоднородность поверхности на более детальном уровне и в некоторых случаях, в особенности на участках с относительно ровной поверхностью, в большей степени отражает различия между осушенными и естественными участками. Показатель «доля высот у средней поверхности» (в интервале от -5 до 5 см) является одним из параметров, отражающих закономерности распределения высотных отметок микрорельефа поверхности. Для естественных болотных микроландшафтов с нормальным распределением высот относительно средней поверхности значения данного показателя приближаются к 50%, при увеличении степени нарушения поверхности значение данного показателя в большинстве случаев уменьшается. Коэффициент асимметрии показывает преобладание положительных или отрицательных форм относительно средней поверхно-

сти болота, отражает отклонение от нормального закона распределения высотных отметок естественных болот, при котором значение коэффициента равно нулю.

Сравнение распределения высот микрорельефа естественных и осушенных участков проведено с использованием теста Манна–Уитни (U-test).

Статистический анализ результатов геоботанических описаний включал: сравнение встречаемости мохообразных и лишайников, высоты сосен, проективного покрытия видов травяно-кустарничковых ярусов между осушенными и естественными участками с использованием теста Манна–Уитни (U-test) и Краскела–Уоллиса.

Коэффициент флористической общности вычисляли по формуле Жаккара

$$K_j = c/(a+b-c),$$

где a – количество видов на первой пробной площадке, b – количество видов на второй пробной площадке, c – количество видов, общих для 1-й и 2-й площадок [27].

Статистическая обработка данных и графическое отражение результатов проведены с использованием пакета StatSoft STATISTICA 10.0 for Windows.

Результаты исследования

Проведенные исследования позволили выявить следующие особенности микрорельефа поверхности, структуры и видового состава естественных и осушенных верховых болот. Исследованные естественные участки представляют собой сосново-кустарничково-сфагновое болото. Древесный ярус представлен почти исключительно *Pinus sylvestris* высотой 3–4 м с единично встречающимися *P. sibirica* L. В кустарничковом ярусе преобладают *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench (проективное покрытие 20–30%) и *Ledum palustre* L. (проективное покрытие 10–20%). В моховом ярусе доминирует *Sphagnum fuscum* L. (встречаемость 60–70%), занимающий кочки, в межкочьях преобладают *S. angustifolium* (Russ.ex Russ.) S. Jens. (встречаемость 20%) и *S. magellanicum* Brid. (встречаемость 10–35%) с небольшой примесью зелёных мхов и лишайников (до 10%).

Для естественных участков характерен кочковатый микрорельеф, образованный слившимися моховыми подушками. Средняя высота положительных форм составляет 25–30 см, размер колеблется от 40×50 до 150×200 см и более. Значения показателей, отражающих распределение высот относительно средней поверхности (табл. 2) свидетельствуют о нормальном законе распределения значений высотных отметок, что является характерным для микрорельефа естественных сосново-кустарничково-сфагновых болот. Доверительный интервал при уровне значимости $p=0,05$ охватывает высоты от –14,7 до 13,9 см. Среднеквадратическое отклонение колебаний высот изменяется в пределах от 8,29 до 8,79 и в среднем составляет 8,61 (рис. 1, табл. 2).

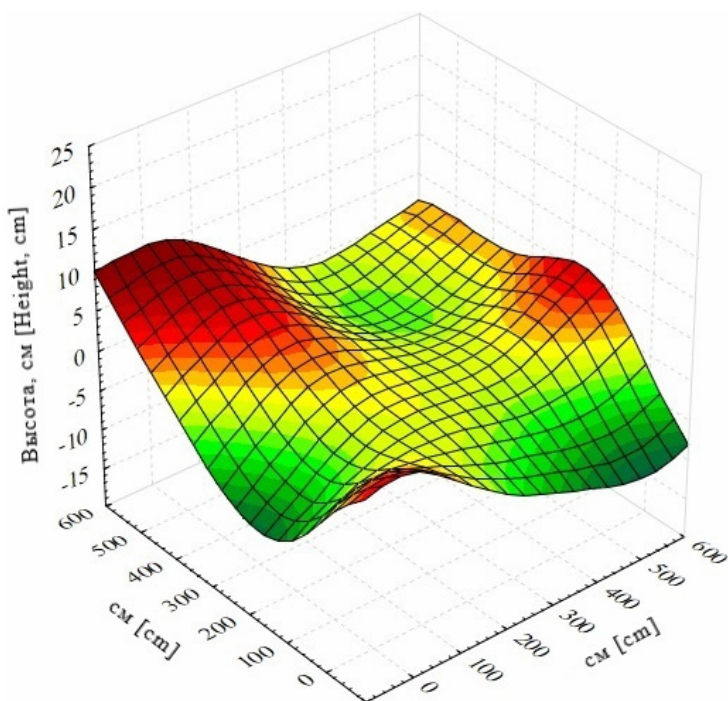


Рис. 1. Цифровая модель микрорельефа участка естественного болота (5×5 м)
[Fig. 1. Digital model of the microrelief of the natural bog site (5×5 m)]

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Характерные показатели микрорельефа сосново-кустарничково-сфагновых верховых болот
[Microrelief parameters of pine-dwarf shrub-sphagnum bogs]

Показатели микрорельефа [Parameters of the microrelief]	Естественные участки (средние значения) [Natural sites (mean values)]	Осушенные участки [Drained sites]		
		Бакcharское болото [Bakchar bog]	Иксинское болото [Iksa bog]	Усть-Бакcharское болото [Ust-Bakchar bog]
Амплитуда, см [Amplitude, cm]	37,2	38,5	51,4	32,5
Амплитуда при уровне значимости $p=0,05$, см [Interval of altitudes at a significance level of $p=0.05$, cm]	27,7	28,6	38,4	20,3
Квартильный размах, см [Quartile scale, cm]	13,0	13,1	16,2	9,2
Квартильный интервал, см [Quartile interval, cm]	-6,4–6,6	-5,8–7,3	-9,3–6,8	-4,9–4,3

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

Показатели микрорельефа [Parameters of the microrelief]	Естественные участки (средние значения) [Natural sites (mean values)]	Осушенные участки [Drained sites]		
		Бакcharское болото [Bakchar bog]	Иксинское болото [Iksa bog]	Усть-Бакcharское болото [Ust-Bakchar bog]
Среднеквадратическое отклонение, σ [Standard deviation, σ]	8,61	8,76	12,06	6,25
Среднее значение вертикального расчленения микрорельефа, $\text{см}/\text{м}^2$ [Average value of vertical fragmentation of the relief, cm/m^2]	23,1	22,0	30,3	16,0
Доля высот у средней поверхности (–5–5 см), % [Proportion of heights at the average surface (–5–5 cm), %]	43,5	37	28,9	29
Коэффициент асимметрии, λ_1 [Skewness, λ_1]	0,12	0,06	0,54	0,3

Бакcharский болотный массив. Для мохово-лишайникового яруса осушенного участка Бакcharского болота характерно статистически значимое снижение (U-test, $p < 0,05$) частоты встречаемости *S. angustifolium* (в 2 раза) и *S. magellanicum* Brid. (в 1,5 раза), увеличение *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (в 5 раз) и *Cladonia deformis* Hoffm. (в 4 раза) в сравнении с естественным. Кустарничковый ярус осушенного участка Бакcharского болота отличается повышением (U-test, $p < 0,005$) проективного покрытия *Vaccinium uliginosum* L. (в 7 раз) и *V. vitis-idaea* L. (в 10 раз) в сравнении с ненарушенными участками. Сравнение высоты *P. sylvestris* показало, что на естественных участках статистически значимо выше ($p < 0,005$) количество деревьев высотой 3 и 4 м, на осушенных резко возрастает число деревьев выше 5 и до 1 м. Количество всходов сосны, напротив, выше на естественных участках ($p < 0,05$). На осушенном участке наблюдается наличие сухих сосен высотой более 5 м, что свидетельствует о выпадении высоких деревьев, выросших в первые годы после осушения.

Микрорельеф условно естественного участка Бакcharского болота кочковатый, образован слившимися моховыми подушками с низкими обширными понижениями, в которых встречаются пушицевые кочки. Для участка характерен нормальный закон распределения высот относительно средней поверхности. Высотные отметки около средней поверхности в интервале от –5 до 5 см занимают 47% поверхности участка. Среднеквадратическое отклонение и среднее значение вертикального расчленения микрорельефа составляют 8,29 и 21,4 $\text{см}/\text{м}^2$ соответственно. Показатели расчлененности микрорельефа участка и распределения высот относительно средней по-

верхности являются характерными для естественных сосново-кустарничково-сфагновых болот.

Микрорельеф осушенного участка крупнокочковатый, образован слившимися моховыми подушками. Отличительной особенностью поверхности осушенного участка является наличие узких и извилистых межкочий и обширных моховых подушек, что отражается в распределении высот по интервалам относительно средней поверхности. Уменьшение доли высот у средней поверхности (от -5 до 5 см) до 37 % связано с наличием крутых склонов между положительными и отрицательными формами, а преобладание моховых подушек отражено в увеличении доли высот в интервале $5-10$ см выше средней поверхности с 13 до 20 % от естественного к осушенному участку. Кроме того, отличается доверительный интервал при уровне значимости $p=0,05$ ($-14,1-14,5$ см на осушенном участке и $-14,2-12,6$ см на естественном). Для осушенного участка, в сравнении с условно естественным, характерны несколько большие значения амплитуды колебаний высот, среднеквадратического отклонения и среднего вертикального расчленения, но в целом различия в распределении высот статистически незначимы (U-test, $p>0,05$) (табл. 2, 3).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Различия показателей расчлененности микрорельефа
между условно естественными и осушенными участками
сосново-кустарничково-сфагновых верховых болот, %**

[Differences in the microrelief fragmentation parameters of pine-dwarf shrub-sphagnum bogs]

Показатели микрорельефа [Parameters of the microrelief]	Бакcharское болото [Bakchar bog]	Иксинское болото [Ikxa bog]	Усть- Бакcharское болото [Ust-Bakchar bog]
Амплитуда при уровне значимости $p=0,05$ [Interval of altitudes at a significance level of $p=0.05$]	6,3	27,1	$-27,5$
Среднеквадратическое отклонение [Standard deviation], σ	5,4	27,1	$-28,1$
Среднее значение вертикального расчленения микрорельефа [Average value of the vertical fragmentation of the relief]	2,7	7,2	$-32,2$

Иксинский болотный массив. Сравнение полученных данных по частоте встречаемости видов мохового яруса на участках Иксинского болота показало статистически значимое увеличение (U-test, $p<0,005$) доли *P. schreberi* (в 5 раз), *Polytrichum strictum* Brid. (в 2,7 раза) и *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H.Wigg. (в 7 раз) на осушенном участке. Такие виды, как *S. balticum*, *Dicranum polysetum* Sw. и *Cl. deformis****, напротив, снижают частоту встречаемости (U-test, $p<0,005$) на осушенном участке примерно в 2 раза. Такие

различия между двумя участками свидетельствуют о влиянии осушения на дренированном участках. Иксинское болото отличается от остальных рассматриваемых участков наличием обширных понижений глубиной до 20 см ниже средней поверхности (рис. 3), и этим объясняется присутствие на осушенном участке *Sphagnum balticum*, хотя его доля статистически значимо понижается (U-test, $p < 0,005$) за счёт повышения – в 2 раза частоты встречаемости менее требовательного к влаге *S. magellanicum*. При сравнении проективного покрытия видов травяно-кустарничкового яруса на условно естественном и осушенном участке Иксинского болота выявились различия по всем видам, кроме *Ch. calyculata* (L.) Moench и *Ox. microcarpus* Turcz. ex Rupr., отражая статистически значимые отличия (U-test, $p < 0,005$) между двумя участками по этим показателям. На осушенном участке проективное покрытие *V. uliginosum* увеличилось более чем в 10 раз, *L. palustre* L. и *V. vitis-idaea* в 2 раза. Особенностью кустарничкового яруса этого болота является высокое обилие *Andromeda polifolia* L. на условно естественном участке и присутствие этого вида на осушенном участке. В древесном ярусе двух участков отмечены статистически значимые различия (U-test, $p < 0,005$). На осушенном участке наблюдается увеличение возобновления *P. sylvestris* примерно на 10%, в то же время количество подроста (до 1 м) снижается в 4 раза, и увеличивается, по сравнению с условно естественным, количество деревьев выше 4 м.

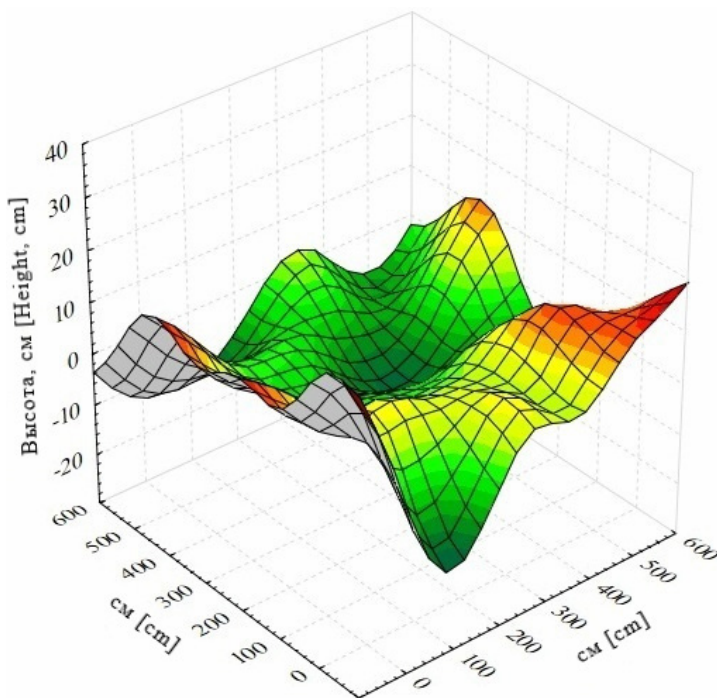


Рис. 2. Цифровая модель микрорельефа (5×5 м) осушенного участка Иксинского болота
[Fig. 2. Digital model of the microrelief of the drained site of Iksha bog (5×5 m)]

Микрорельеф условно естественного участка Иксинского болота мелкопочковатый, образован моховыми подушками, между которыми расположены округлые понижения. Значения показателей расчлененности микрорельефа являются характерными для естественных сосново-кустарничково-сфагновых болот.

Осушенный участок характеризуется крупнопочковатым микрорельефом, образованным слившимися моховыми подушками и отдельными приствольными повышениями (см. рис. 2). Обширные площади занимают неглубокие замкнутые понижения, соответствующие интервалу высот 0–10 см ниже средней поверхности, которому принадлежит 33% поверхности участка. В интервале высот –5–5 см сосредоточено менее 30% высотных отметок, что, как и на осушенном участке Бакчарского болота, связано с наличием крутых склонов между положительными и отрицательными формами. Микрорельеф отличается большей расчлененностью в сравнении с участками естественных болот. Кроме того, наблюдается неравномерное распределение высот относительно средней поверхности с преобладанием отрицательных форм микрорельефа (коэффициент асимметрии 0,54). В распределении высот выявлены статистически значимые различия между участками (U-test, $p < 0,05$) (см. табл. 2, 3).

Усть-Бакчарское болото. Полученные нами данные по Усть-Бакчарскому болоту показали статистически значимое снижение (U-test, $p < 0,05$) частоты встречаемости *S. fuscum* (почти в 2 раза), *S. angustifolium* (в 10 раз) и *S. magellanicum* (в 7 раз), увеличение доли *P. schreberi* (более чем в 2 раза) и всех видов *Cladonia*, кроме *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda на осушенном участке. Анализ проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса Усть-Бакчарского болота выявил отличия (U-test, $p < 0,005$) условно естественного и осушенного участков по всем видам. Снижение уровня болотных вод при осушении сказалось на уменьшении видового разнообразия травяно-кустарничкового яруса. На осушенном участке встречается только 4 вида кустарничков: *Ch. calyculata*, *L. palustre*, *V. uliginosum*, *Ox. microcarpus*. Проективное покрытие всех отмеченных видов статистически значимо выше на более дренированном участке. *Ch. calyculata* увеличивает проективное покрытие в 3 раза, *L. palustre* – более чем в 10 раз, *V. uliginosum* – в 2 раза и *Ox. microcarpus* – более чем в 2 раза. Полностью выпадают на осушенном участке *A. polifolia*, *V. vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus* L. и *Eriophorum vaginatum* L. Сравнение высоты *P. sylvestris* на Усть-Бакчарском болоте показало наибольшие различия в высоте деревьев 0,5; 1 и 2 м (U-test, $p < 0,05$). На условно естественном участке в 4 раза больше количество деревьев ниже 0,5 м в сравнении с осушенным.

Микрорельеф условно естественного участка Усть-Бакчарского болота почковатый, образован моховыми подушками, между которыми расположены вытянутые понижения. Для распределения высот характерно некоторое преобладание отметок выше средней поверхности, доля высот около

средней поверхности составляет 48%. Значения показателей расчлененности рельефа являются средними для естественных сосново-кустарничково-сфагновых болот, но качественная характеристика микрорельефа показала некоторое сходство со свойствами микрорельефа осушенных участков Бакчарского и Иксинского болот, что является индикатором влияния осушения в пределах всего болотного массива даже за пределами осушительной сети.

Осушенный участок характеризуется волнистым микрорельефом со слабо выраженными моховыми подушками и вытянутыми незамкнутыми понижениями. Значения показателей расчлененности микрорельефа понижаются от условно естественного участка к осушенному в среднем на 30%. Наблюдаются значимые различия в распределении высот между осушенным и условно естественным участками (U-test, $p < 0,01$). На осушенном участке преобладают высоты ниже средней поверхности. Основная часть высот (около 80%) сосредоточена в интервале от -10 до 5 см (рис. 3, табл. 2, 3).

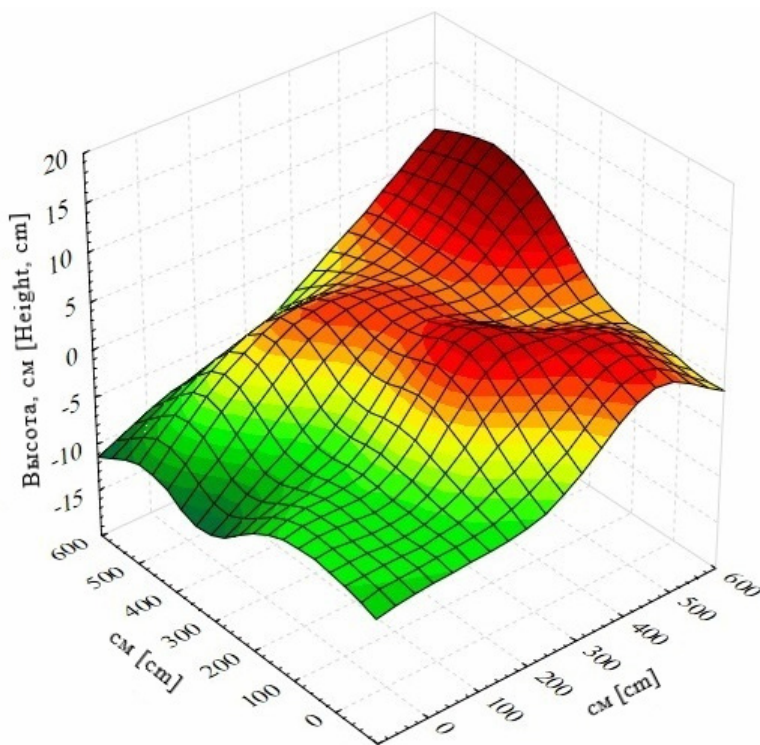


Рис. 3. Цифровая модель микрорельефа (5×5 м)
осушенного участка Усть-Бакчарского болота
[Fig. 3. Digital model of the microrelief of the drained site of Ust-Bakchar bog (5×5 m)]

Обсуждение результатов исследования

Анализ видового состава мохового и травяно-кустарничкового ярусов по отношению к фактору увлажнения [28–29] показал, что все рассмотренные виды принадлежат к двум экологическим группам [30]: 1) эумезофиты: *P. schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Calypogeia sphagnicola* и *A. polifolia*; 2) гидромезофиты: *S. fuscum*, *S. rubellum*, *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. balticum*, *Ch. calyculata*, *L. palustre*, *V. uliginosum*, *Ox. microcarpus*, *R. chataemorus* и *E. vaginatum*.

Сравнение растительности естественных и осушенных участков показало, что такие виды, как *Ch. calyculata*, *Ox. microcarpus*, *R. chataemorus*, *E. vaginatum*, не изменили своего проективного покрытия в зависимости от степени осушения. При анализе полученных данных по частоте встречаемости видов мохового яруса выявлены статистически значимые различия по видам сфагновых мхов (*S. fuscum*, *S. angustifolium* и *S. magellanicum*) и по трём видам зелёных мхов (*P. schreberi*, *D. polysetum*, *P. strictum*). На осушенных участках снижается доля сфагновых мхов при повышении доли зелёных мхов (рис. 4).

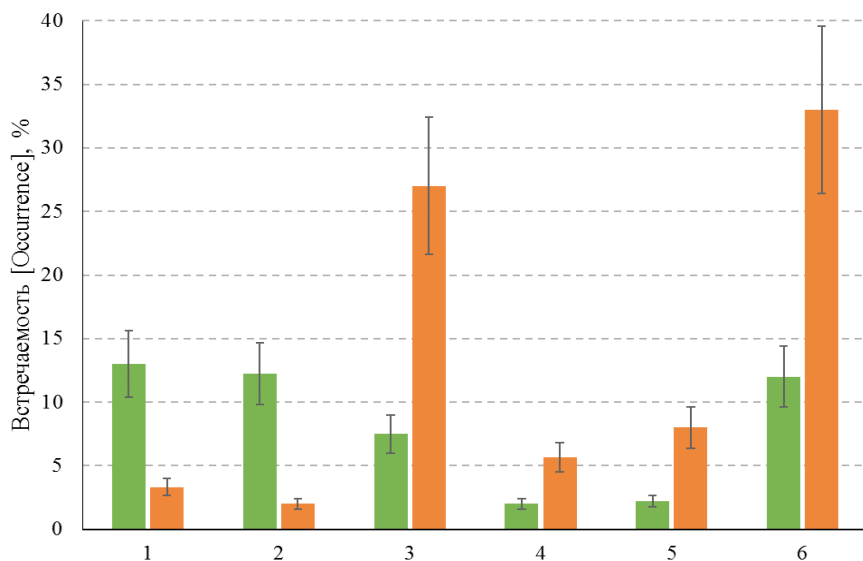


Рис. 4. Сравнение частоты встречаемости видов мохово-лишайникового яруса на естественных и осушенных участках (зеленым цветом показаны естественные участки, оранжевым – осушенные участки)

[Fig. 4. Comparison of species occurrence frequency in the moss-lichen layer at natural and drained sites (Green - Natural sites, orange - Drained sites)]:

1 – *Sphagnum angustifolium*; 2 – *Sphagnum magellanicum*; 3 – *Pleurozium schreberi*; 4 – *Dicranum polysetum*; 5 – *Polytrichum strictum*; 6 – *Cladonia*

В результате анализа проективного покрытия видов травяно-кустарничкового яруса выявлено снижение доли *A. polifolia* и увеличение доли *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* (рис. 5). Сравнение высоты *P. sylvestris* показало, что на участках гидролесомелиорации статистически значимо выше ($p < 0,005$) количество деревьев высотой более 4 м. В возобновлении и подросте значимых различий по высоте и количеству деревьев не выявлено. При сравнении коэффициентов Жаккара (K_j) можно отметить, что различия флористического состава участков незначительны. Наибольшее сходство между осушенными и естественными участками наблюдается на Иксинском ($K_j = 0,72$) и Бакчарском болотах ($K_j = 0,74$), наибольшие отличия естественного и осушенного участков зафиксированы для Усть-Бакчарского болота ($K_j = 0,57$).

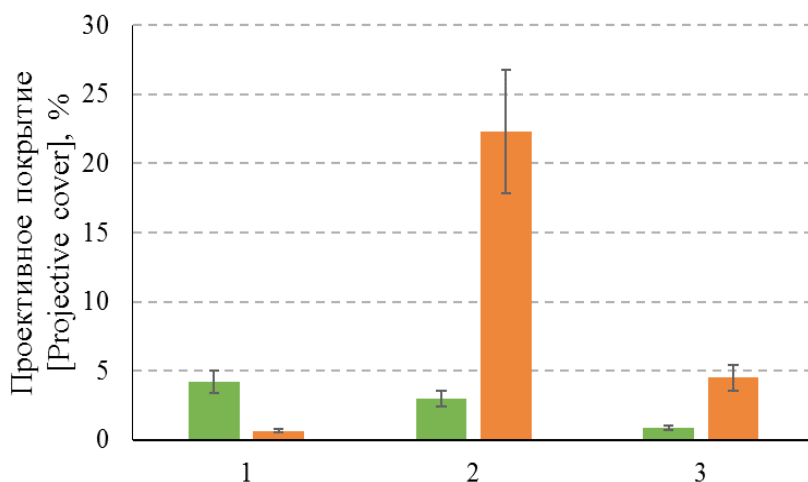


Рис. 5. Сравнение проективного покрытия видов травяно-кустарничкового яруса на осушенных и естественных участках (зеленым цветом показаны естественные участки, оранжевым – осушенные участки)

[Fig. 5. Comparison of the projective cover of species in the grass-shrub layer at natural and drained sites (Green - Natural sites, orange - Drained sites)]:

1 – *Andromeda polifolia*, 2 – *Vaccinium uliginosum*, 3 – *Vaccinium vitis-idaea*

Сопоставление частоты встречаемости видов мхов с положением в микрорельефе показало, что на большинстве естественных участков кочки покрыты *S. fuscum* на 80–90% с небольшой примесью *Calypogeia sphagnicola* и сфагновых мхов *S. angustifolium* и *S. magellanicum*, встречаемость которых увеличивается на склонах кочек. На осушенных болотах сфагны частично вытесняются зелёными мхами и лишайниками. На кочках частота встречаемости сфагновых мхов снижается на 15–20%, а в понижениях – на 5–30%.

Проведенное исследование позволило выявить характерные виды, являющиеся индикаторами влияния осушения и процессов восстановления верховых осушенных болот в условиях подзоны южной тайги Западной Сиби-

ри. В результате осушения произошло снижение доли *S. angustifolium* и *S. magellanicum* при повышении доли зелёных мхов; снижение доли *A. polifolia* и увеличение доли *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*; снижение количества деревьев *P. sylvestris* в ранге высоты 3 и 4 м за счёт увеличения их количества в ранге 5 и 6 м. При восстановлении болот происходит увеличение доли *S. magellanicum*, при этом встречаемость сфагновых мхов возрастает в среднем в 2 раза, в травяно-кустарничковом ярусе возрастает проективное покрытие *A. polifolia*, в древесном ярусе происходит снижение высоты *P. sylvestris* путём выпадения деревьев высотой более 5 м.

Нужно отметить, что растения в условиях различных климатических зон изменяют свои экологические оптимумы [29] и не всегда одни и те же виды будут являться индикаторами процессов восстановления осушенных болот в разных регионах. Например, на верховом болоте в Латвии *A. polifolia*, наряду с другими вересковыми, применяется как индикатор осушенных болот [7]. Наши исследования показали обратную закономерность: под влиянием осушения возрастает проективное покрытие вересковых кустарничков, за исключением *A. polifolia* на участках гидролесомелиорации, а при более интенсивном осушении для добычи торфа из травяно-кустарничкового яруса полностью выпадают *A. polifolia*, *V. vitis-idaea*, *R. chamaemorus* и *E. vaginatum*.

Одним из индикаторов динамики и восстановления осушенных болот являются показатели расчленения поверхности. Поверхность болота может характеризоваться высокой амплитудой высотных отметок и различными тенденциями ее динамики, зависящим от ряда факторов, таких как продуктивность растительности, степень разложения верхнего слоя торфяной залежи и его проседание, напрямую связанных с уровнем болотных вод [31, 32]. Известно, что микрорельеф вызывает перераспределение тепла и влаги, что формирует различия в среде обитания растений. С этим связаны особенности состояния и продуктивности растительности и ее распределение внутри болотной фации. Микроповышения характеризуются довольно благоприятным режимом аэрации, влажности и температуры, поэтому их наличие оказывает положительное влияние на эффективность осушительной мелиорации [33]. Изменение параметров микрорельефа отражается на структуре фитоценозов и наоборот, что указывает на саморегуляцию процесса формирования поверхности болот [2, 4, 34–38]. После осушения резко изменяется соотношение видового состава нижних ярусов, что находится в тесной взаимосвязи с микрорельефом поверхности. На начальном этапе осушения уменьшается количество видов гидрофитов, характерных для влажных поверхностей понижений, в то время как виды, обитающие на повышениях, например кустарнички, даже увеличивают свой прирост. Эффект длительной гидролесомелиорации заключается в увеличении биоразнообразия древесного и мохово-лишайникового ярусов и уменьшение биоразнообразия травяно-кустарничкового яруса [2, 4].

Существует два пути трансформации поверхности болота в результате понижения уровня болотных вод, зависящих от интенсивности осушения и исходного состояния болота. Первый путь связан с опусканием и выравниванием микрорельефа поверхности. В начальный период после осушения осадка торфа вызвана физическим сжатием слоев после удаления воды. Позднее этот процесс связан с интенсивным разложением органического вещества торфа при увеличении аэробной микробной активности [2, 4]. Согласно [39], даже временное понижение уровня воды может привести к необратимому оседанию поверхности торфа. Величина опускания поверхности зависит от типа участка и его влажности, толщины слоя торфа, цели, эффективности и продолжительности осушения. По данным В.В. Пахуче-го, А.М. Пахучей [4], в южной подзоне тайги (Ленинградская область) на объектах с длительным влиянием осушения осадка торфа составляет 35–59 см, что согласуется с величинами опускания поверхности, измеренными на болотах Финляндии (7–70 см) [40]. Исследования С.И. Грабовик, О.Л. Кузнецова [41], проведенные в пределах антропогенно нарушенных травяно-сфагновых болот Карелии, также показали выравнивание кочковатого микрорельефа в первые годы после осушения. Обратные тенденции в изменении свойств поверхности характерны для древесных верховых болот, где в первые 20–40 лет после осушения происходит усиление выраженности микрорельефа, который сглаживается только в процессе восстановления болота [35]. При понижении уровня воды возникает пространственная неоднородность деятельного слоя, которая в процессе развития может проявиться в изменении микрорельефа поверхности. В сухие периоды неоднородность деятельного слоя торфяной залежи развивается, а во влажные исчезает или сглаживается [42].

В результате проведенного исследования в пределах верховых сосново-кустарничково-сфагновых болот Западной Сибири подтверждены общие закономерности трансформации поверхности осушенных болот, выявленные для других регионов. Отмечено возрастание показателей расчлененности микрорельефа от естественных к осушенным с целью гидrolесомелиорации болотам, что может быть связано с увеличением продуктивности растительности на повышениях и некоторым опусканием поверхности в результате осадки торфа в понижениях в период после осушения. Осушение болота с целью добычи торфа привело к выравниванию поверхности в результате активизации процессов разложения и просадки верхних слоев торфяной залежи (см. табл. 3). Выявлены отличия в распределении высот относительно средней поверхности между осушенными и естественными участками. Для естественных болот характерен нормальный закон распределения высот с пропорциональным распределением положительных и отрицательных форм (коэффициент асимметрии 0,1), для осушенных характерно преобладание отрицательных форм микрорельефа (коэффициент асимметрии 0,3–0,54). Доля высот у средней поверхности уменьшается от естественных участков к

осушенным от 43 до 29%. Наибольшие различия между естественным и осушенным участками в расчлененности микрорельефа и распределении высот относительно средней и минимальной высоты поверхности характерны для Усть-Бакчарского болота, наименьшие – для Бакчарского. Количественные показатели, характеризующие расчленение поверхности и распределение высот микрорельефа осушенных участков в сравнении с естественными, отражают степень трансформации участка в результате понижения уровня болотных вод и тесно взаимосвязаны с процессами восстановления гидрологического режима. Полученные значения могут быть использованы как один из индикаторов при оценке состояния осушенных и восстанавливающихся верховых болот.

Таким образом, сравнительный анализ микрорельефа, структуры и видового состава растительного покрова естественных и осушенных участков сосново-кустарничково-сфагновых болот позволил выявить следующие тенденции их динамики. Процессы естественного восстановления осушенных сосново-кустарничково-сфагновых болот наблюдаются в пределах участков гидролесомелиорации на Бакчарском болоте и в меньшей степени на Иксинском болоте. На Усть-Бакчарском болоте восстановление осушенного участка не выявлено, что может быть связано с более значительным снижением уровня болотных вод, периодическими нарушениями поверхности и растительного покрова в результате пожаров. Кроме того, небольшая площадь Усть-Бакчарского болота обуславливает меньшую степень устойчивости и способность к самовосстановлению в сравнении с крупными верховыми болотными массивами.

Выводы

1. Проведенный анализ структуры и видового состава растительного покрова сосново-кустарничково-сфагновых верховых болот в пределах рассмотренных участков позволил выявить виды, являющиеся индикаторами осушения и процессов восстановления осушенных болот в условиях подзоны южной тайги Западной Сибири. Индикаторами влияния осушения являются снижение доли *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* при повышении доли зелёных мхов; снижение доли *Andromeda polifolia* и увеличение доли *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*. При восстановлении болот происходит увеличение встречаемости сфагновых мхов с возрастанием доли *Sphagnum magellanicum*, а также проективное покрытия *Andromeda polifolia*.

2. Отмечено возрастание показателей расчлененности микрорельефа от естественных к осушенным с целью гидролесомелиорации болотам, что может быть связано с увеличением продуктивности растительности и некоторым опусканием поверхности в результате осадки торфа в понижениях в период после осушения. Осушение болота с целью добычи торфа привело к выравниванию поверхности в результате активизации процессов разложения

и просадки верхних слоев торфяной залежи. При восстановлении болот показатели расчленения и распределения высот микрорельефа становятся близкими к значениям, характерным для аналогичных естественных участков.

3. В результате проведенных исследований на осушенных болотах выявлены процессы восстановления поверхности и растительного покрова на участках гидrolесомелиорации (Бакчарский и Иксинский болотные массивы). Восстановление осушенного с целью добычи торфа участка Усть-Бакчарского болота не наблюдается.

Литература

1. Перспективное использование выработанных торфяных болот / под общ. ред. В.В. Панова. Тверь : Триада, 2013. 280 с.
2. Laine J., Vasander H., Laiho R. Long-Term Effects of Water Level Drawdown on the Vegetation of Drained Pine Mires in Southern Finland // *Journal of Applied Ecology*. 1995. Vol. 32, № 4. PP. 785-802. doi: [10.2307/2404818](https://doi.org/10.2307/2404818)
3. Bacon K.L., Baird A.J., Blundell A., Bourgault M.-A., Chapman P.J., Dargie G., Dooling G.P., Gee C., Holden J., Kelly T., McKendrick-Smith K.A., Morris P.J., Noble A., Palmer S.M., Quillet A., Swindles G.T., Watson E.J., Young D.M. Questioning ten common assumptions about peatlands // *Mires and Peat*. 2017. Vol. 19 (12). PP. 1–23. doi: [10.19189/MaP.2016.OMB.253](https://doi.org/10.19189/MaP.2016.OMB.253)
4. Пахучий В.В., Пахучая Л.М. Лесоводство на заболоченных землях. СПб. : СПбГЛТУ, 2017. 232 с.
5. Williamson J., Rowe E., Reed D., Ruffino L., Jones P., Dolan R., Buckingham H., Norris D., Astbury S., Evans C.D. Historical peat loss explains limited short-term response of drained blanket bogs to rewetting // *Journal of Environmental Management*. 2017. № 188. PP. 278–286. doi: [10.1016/j.jenvman.2016.12.018](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.018)
6. Anderson R., Peace A. Ten-year results of a comparison of methods for restoring afforested blanket bog // *Mires and Peat*. 2017. Vol. 19 (6). PP. 1–23. doi: [10.19189/MaP.2015.OMB.214](https://doi.org/10.19189/MaP.2015.OMB.214)
7. Stivins N., Ozola I., Galka M., Kuske E., Alliksaar T., Andersen T.J., Lamentowicz M., Wulf S., Reitalu T. Drivers of peat accumulation rate in a raised bog: impact of drainage, climate, and local vegetation composition // *Mires and Peat*. 2017. Vol. 19(8). PP. 1–19. doi: [10.19189/MaP.2016.OMB.262](https://doi.org/10.19189/MaP.2016.OMB.262)
8. Minayeva T.Yu., Bragg O.M., Sirin A.A. Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity // *Mires and Peat*. 2017. Vol. 19 (1). PP. 1–36. doi: [10.19189/MaP.2013.OMB.150](https://doi.org/10.19189/MaP.2013.OMB.150)
9. Ефремов С.П., Ефремова Т.Т. Опыт анализа антропогенных сукцессий в лесоболотных экосистемах // *Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы: материалы IV Международной конференции, посвященной памяти Ю.А. Львова, г. Томск, 2012 г.* Томск : Томский государственный университет, 2012. С. 63–68.
10. Ефремова Т.Т., Аврова А.Ф. Оценка местообитаний болотных сосняков южной тайги Западной Сибири в целях гидrolесомелиорации // *Лесоведение*. 2014. № 3. С. 31–38.
11. Vasander H. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland // *Annales Botanici Fennici*. 1982. № 19. PP. 103–125.
12. Бамбалов Н.Н., Ракович В.А. Геоэкологическое обоснование восстановления природных и хозяйственных функций нарушенных болот // *Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология*. 2007. № 1. С. 28–38.

13. Сирин А.А., Минаева Т.Ю., Возбранная А.Е., Барталев С.А. Как избежать торфяных пожаров // Наука в России. 2011. № 2. С. 13–21.
14. Каменнова И.Е., Минаева Т.Ю. О проекте «Восстановление торфяных болот в России в целях предотвращения пожаров и смягчения изменений климата» // Материалы конференции «IX Галкинские чтения» / под ред. Т.К. Юрковской, СПб. : СПбГЭТУ, 2018. С. 89–92.
15. Груммо Д.Г., Зеленкевич Н.А., Созинов О.В., Мойсейчик Е.В. Оценка и прогноз пожароопасной ситуации при оптимизации гидрологического режима верхового болота «Ельня» (Беларусь) // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 7–19.
16. Holden J., Burt T.P. Hydraulic conductivity in upland blanket peat: measurement and variability // Hydrol. Process. 2003. № 17. PP. 1227–1237.
17. Cooper M.D.A., Evans C.D., Zielinski P., Levy P.E., Gray A., Peacock M., Norris D., Fenner N., Freeman C. Infilled ditches are hotspots of landscape methane flux following peatland re-wetting // Ecosystems. 2014. № 17. PP. 1227–1241.
18. Гашкова Л.П., Синюткина А.А. Оценка трансформации осушенного верхового болота (на примере участка Бакчарского болотного массива) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 1(29). С. 164–179. doi: [10.17223/19988591/29/11](https://doi.org/10.17223/19988591/29/11)
19. Большое Васюганское болото. Современное состояние и процессы развития / под общ. ред. М.В. Кабанова. Томск : Изд-во Института оптики атмосферы СО РАН, 2002. 230 с.
20. Сирин А.А., Суворов Г.Г., Чистотин М.В., Глаголев М.В. О значении эмиссии метана из осушительных каналов // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2012. Т. 3, № 2(6). EDCCrar0005
21. Синюткина А.А., Бунашова Е.Н., Беленко А.А., Гашкова Л.П., Малолетко А.А. Оценка потенциальной пожароопасности осушенных болот Томской области // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов. 2015. Т. 326, № 12. С. 45–53.
22. Kharanzhevskaya Yu.A. The effects of long-term drainage and restoration on water table level and water chemistry in the Vasyugan mire (Western Siberia) // 17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference SGEM. 2017. Vol. 17, is. 31. PP. 663–668. doi: [10.5593/sgem2017/31/S12.083](https://doi.org/10.5593/sgem2017/31/S12.083)
23. Наставления гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 8: Гидрометеорологические наблюдения на болотах. Л. : Гидрометеиздат, 1990. 360 с.
24. Ипатов В.С., Мирин Д.М. Описание фитоценоза : методические рекомендации : учеб.-метод. пособие. СПб. : СПбГУ, 2008. 71 с.
25. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л. : Наука, 1969. 232 с.
26. Дюкарев Е.А., Кураков С.А., Харанжевская Ю.А. Дифференциальные измерители уровня болотных вод // Проблемы изучения и использования торфяных ресурсов Сибири : материалы Третьей Международной научно-практической конференции. Екатеринбург, 2015. С. 72–75.
27. Розенберг Г.С. Поль Жаккар и сходство экологических объектов // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2012. Бюл. № 1, т. 21. С. 190–202.
28. Ценофонд лесов Европейской России: характеристика экологических шкал. URL: <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.htm> (дата обращения: 01.03.2018).
29. Бабешина Л.Г., Рогова Н.С., Рыжакова Н.К., Зверев А.А., Меркулов В.Г. Корреляционная зависимость между содержанием химических элементов в сфагновых мхах и их экологическими оптимумами по трофности и увлажнению // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 2 (14). С. 122–131.

30. Прокопьев Е.П. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы): учеб. Томск : Том. гос. ун-т, 2001. 340 с.
31. Синюткина А.А. Особенности микрорельефа болот таежной зоны Западной Сибири // География, история и геоэкология на службе науки и инновационного образования : материалы Всероссийской научно-практической конференции. Красноярск, 2012. С. 63–65.
32. Taminskas J., Linkeviciene R., Simanauskiene R., Jukna L., Kibirkstis G., Tamkeviciut M. Climate change and water table fluctuation: implications for raised bog surface variability // *Geomorphology*. 2017. doi: 10.1016/j.geomorph.2017.12.026
33. Пахучий В.В. Факторы продуктивности осушенных насаждений Европейского северо-востока. Сыктывкар : Изд-во Коми научный центр УрО АН СССР, 1991. 104 с.
34. Горышина Т. К. Экология растений : учеб. пособие. М. : Высш. школа, 1979. 368 с.
35. Демаков Ю.П., Сафин М.Г., Богданов Г.А. Лесорастительные условия верховых болот Марийского Полесья // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2010. № 3. С. 27–37.
36. Kellner E. Surface energy fluxes and control of evapotranspiration from a Swedish *Sphagnum* mire // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001. № 110. PP. 101–123. doi:10.1016/S0168-1923(01)00283-0
37. Wessel D.A., Rouse W.R. Modelling evaporation from wetland tundra. *Boundary Layer Meteorol.* 1994. № 68. PP. 109–130.
38. Kellner E., Halldin S. Water budget and surface-layer water storage in a *Sphagnum* bog in central Sweden // *Hydrol. Processes*. 2002. № 1. PP. 87–103. doi: 10.1002/hyp.286
39. Kværner J., Snilsberg P. The Romeriksporten railway tunnel - Drainage effects on peatlands in the lake Northern Puttjern area // *Engineering Geology*. 2008. № 101. PP. 75–88. doi: 10.1016/j.enggeo.2008.04.002
40. Laine J., Minkkinen K., Puhalaainen A., Jauhiainen S. Effect of forest drainage on the carbon balance of peatland ecosystems. The Finnish Research Programme on Climate Change // Second Progress Report. Helsinki : Publications of the Academy of Finland, 1994. PP. 303–308. doi:10.1080/02827589609382940
41. Грабовик С.И., Кузнецов О.Л. Постмелиоративная динамика растительности кочковато-топяных комплексов травяно-сфагновых болот Карелии // Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика : тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, г. Сыктывкар, 2016 г. Сыктывкар, 2016. С. 8–9.
42. Панов В.В. Функциональная неоднородность деятельного слоя сфагновых болот // Вестник ТГПУ. 2008. Вып. 4 (78). С. 21–25.

*Поступила в редакцию 05.12.2017 г.; повторно 12.03.2018 г.;
принята 25.07.2018 г.; опубликована 12.10.2018 г.*

Авторский коллектив:

Синюткина Анна Алексеевна – канд. геогр. наук, с.н.с. научного отдела, Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа – филиал Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН (634050, г. Томск, Россия, ул. Гагарина, 3).

E-mail: ankalaeva@yandex.ru

Гашкова Людмила Павловна – м.н.с. научного отдела, Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа – филиал Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН (634050, г. Томск, Россия, ул. Гагарина, 3); аспирант кафедры географии, геолого-географический факультет, Национальный исследовательский Томский государственный университет (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: gashkova-lp@rambler.ru

Малолетко Антон Алексеевич – н.с. научного отдела, Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа – филиал Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН (634050, г. Томск, Россия, ул. Гагарина, 3).

E-mail: maloletko.anton@yandex.ru

Магур Мария Геннадьевна – м.н.с. научного отдела, Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа – филиал Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН (634050, г. Томск, Россия, ул. Гагарина, 3).

E-mail: rubzova@rambler.ru

Харанжевская Юлия Александровна – канд. геол.-минерал. наук, с.н.с. научного отдела, Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа – филиал Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН (634050, г. Томск, Россия, ул. Гагарина, 3); доцент кафедры гидрологии, геолого-географический факультет, Национальный исследовательский Томский государственный университет (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: kharan@yandex.ru

For citation: Sinyutkina AA, Gashkova LP, Maloletko AA, Magur MG, Kharanzhevskaya YA. Transformation of the surface and vegetation cover of drained bogs in Tomsk region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;43:196-223. doi: 10.17223/19988591/43/10. In Russian, English Summary

**Anna A. Sinyutkina¹, Lyudmila P. Gashkova^{1,2}, Anton A. Maloletko¹,
Maria G. Magur¹, Yulia A. Kharanzhevskaya^{1,2}**

¹ *Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of Siberian Federal Scientific Centre of Agro-Biotechnologies, Tomsk, Russian Federation*

² *Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

Transformation of the surface and vegetation cover of drained bogs in Tomsk region

Currently, drained wetlands are not used and there exist a danger of occurrence of unfavorable ecological situations. Despite the low efficiency and significant environmental damage, raised bogs were drained on the territory of Western Siberia in 1970-1980. In particular, areas for hydromelioration are about 150 km² in the Eastern parts of the Vasyugan Swamp. Of special concern is the lack of data about their current state and dynamics. Thus, the aim of this study was to evaluate the condition and processes of restoration of drained bogs with different degrees of anthropogenic load based on analyzing the characteristics of the surface microrelief, structure and species composition of plant communities.

The objects of the study were 7 key sites located within three bog massifs: Bakchar bog, Iksha bog and Ust-Bakchar bog (57°N 82°E) (See Table 1). Drainage for forest melioration was carried out within Bakchar bog and Iksha bog, and for peat extraction it was within Ust-Bakchar in 1970-1980. Drainage of peat deposits at all sites was carried out through the network of open channels. The process of self-restoration of drained bogs developed due to the lack of repair of the drainage network. Methods for assessing the condition and recovery of drained bogs based on the study of the microrelief structure and species composition of vegetation included identification of the degree of differences of parameters of the drained sites from the parameters identified for natural bogs. We conducted a field research during the growing season 2016 at key sites within the drainage network at an equal distance from the drainage channels (drained areas) and outside the drainage network (conditionally natural areas). The field study included geobotanical descriptions and levelling survey of the bog surface. Statistical analysis of the results of geobotanical descriptions included

a comparison of the occurrence of bryophytes and lichens, pine heights, projective cover of grass and shrub species between drained and natural areas using the Mann-Whitney test and the Kruskal-Wallis test. A comparison of the distribution of the heights of the microrelief of natural and drained sites was carried out using the Mann-Whitney test (U-test).

When analyzing the obtained data for the frequency of species occurrence in the moss layer, significant differences were revealed for the types of sphagnum mosses (*Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium* and *S. magellanicum*), and three types of green mosses (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum strictum*). The proportion of sphagnum mosses reduced, while the proportion of green mosses increased at drained sites (See Fig. 4). The analysis of the projective cover of the grass-shrub layer showed a decline in the share of *Andromeda polifolia*, but the proportion of *Vaccinium uliginosum* and *V. vitis-idaea* increased at the drained sites (See Fig. 5). A comparison of *Pinus sylvestris* height showed that there were significantly more trees with a height of 3 and 4 m in natural areas; drained sites are characterized by an increase in the number of trees above 5 m. The characteristic parameters of the microrelief for natural and drained pine-shrub-sphagnum bogs are shown (See Table 2). A 1.2-fold increase in the parameters of the microrelief fragmentation from natural to drained for the purpose of forest hydromelioration was noted. This is, probably, associated with an increase in the productivity of vegetation at elevations and some lowering of the bog surface in depressions in the period after draining. The draining of bogs with the aim of peat extraction led to the leveling of the surface as a result of activating the processes of decomposition and lowering of the upper layers of peat deposits. Differences in the distribution of heights relative to the average surface between drained and natural sites are shown. Natural areas are characterized by a proportional distribution of positive and negative forms (coefficient of asymmetry 0.1); for drained ones, the predominance of negative forms of the microrelief (asymmetry coefficient 0.3-0.54) is inherent. The proportion of heights at the average surface decreases from natural areas to drained ones from 43% to 29%. Ust-Bakchar bog is characterized by the greatest differences between natural and drained sites in the fragmentation of the microrelief and the distribution of elevation relative to the average and minimum surface height; Bakchar bog is characterized by the smallest ones (See Fig. 1-3). Thus, as a result of the study, we detected plant species (*S. magellanicum* and *A. polifolia*) and the surface microrelief characteristics (fragmentation and fraction of heights near the average surface), indicating the restoration of disturbed bogs. The processes of natural restoration of drained pine-shrub-sphagnum bogs were observed within the areas of forest melioration at Bakchar bog and, to a lesser extent, at Ikksa bog. At Ust-Bakchar bog, the restoration of the drained site was not identified, which may be due to a more significant decrease in the bog water level and recurring surface and vegetation cover damage caused by fires.

The paper contains 5 Figures, 3 Tables and 42 References.

Key words: restoration of wetlands; forest hydromelioration; fragmentation of bog surface; The Great Vasyugan Mire; sphagnum mosses; drainage channel.

References

1. *Perspektivnoe ispol'zovanie vyrabotannykh torfyanykh bolot* [Perspective use of developed peat bogs]. Panov VV, editor. Tver: Triada Publ.; 2012. 280 p. In Russian
2. Laine J, Vasander H, Laiho R. Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in Southern Finland. *Journal of Applied Ecology*. 1995;32(4):785-802. doi: [10.2307/2404818](https://doi.org/10.2307/2404818)

3. Bacon KL, Baird AJ, Blundell A, Bourgault M-A, Chapman PJ, Dargie G, Dooling GP, Gee C, Holden J, Kelly T, McKendrick-Smith KA, Morris PJ, Noble A, Palmer SM, Quillet A, Swindles GT, Watson EJ, Young DM. Questioning ten common assumptions about peatlands. *Mires and Peat*. 2017;19(12):1-23. doi: [10.19189/MaP.2016.OMB.253](https://doi.org/10.19189/MaP.2016.OMB.253)
4. Pakhuchiy VV, Pakhuchaya LM. Lesovodstvo na zabolochennykh zemlyakh [Forestry on wetlands]. St. Petersburg: SPbGLTU Publ.; 2017. 232 p. In Russian
5. Williamson J, Rowe E, Reed D, Ruffino L, Jones P, Dolan R, Buckingham H, Norris D, Astbury S, Evans CD. Historical peat loss explains limited short-term response of drained blanket bogs to rewetting. *Journal of Environmental Management*. 2017;188: 278-286. doi: [10.1016/j.jenvman.2016.12.018](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.12.018)
6. Anderson R, Peace A. Ten-year results of a comparison of methods for restoring afforested blanket bog. *Mires and Peat*. 2017;19(6):1-23. doi: [10.19189/MaP.2015.OMB.214](https://doi.org/10.19189/MaP.2015.OMB.214)
7. Stivrins N, Ozola I, Galka M, Kuske E, Alliksaar T, Andersen TJ, Lamentowicz M, Wulf S, Reitalu T. Drivers of peat accumulation rate in a raised bog: impact of drainage, climate, and local vegetation composition. *Mires and Peat*. 2017;19(8):1-19. doi: [10.19189/MaP.2016.OMB.262](https://doi.org/10.19189/MaP.2016.OMB.262)
8. Minayeva TYu, Bragg OM, Sirin AA. Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity. *Mires and Peat*. 2017;19(1):1-36. doi: [10.19189/MaP.2013.OMB.150](https://doi.org/10.19189/MaP.2013.OMB.150)
9. Efremov SP, Efremova TT. Opyt analiza antropogennykh suksessiy v lesobolotnykh ekosistemakh [Experience in analyzing anthropogenic successions in forest-bog ecosystems]. In: *Biogeotsenologiya i landshaftnaya ekologiya: itogi i perspektivy*. Materialy IV Mezhdunarodnoy konferentsii [Biogeocenology and landscape ecology: results and perspectives. Proc. of the IV Int. Conf.]. Tomsk: Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2012. pp. 63-68. In Russian
10. Efremova TT, Avrova AF. Evaluation of wetland pine stand habitats in southern taiga of Western Siberia for hydrotechnical melioration. *Lesovedenie*. 2014;3:31-38. In Russian
11. Vasander H. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*. 1982;19:103-125.
12. Bambalov NN, Rakovich VA. Geoekologicheskoe obosnovanie vosstanovleniya prirodnykh i khozyaystvennykh funktsiy narushennykh bolot [Geoecological basis for restoring natural and economic functions of disturbed bogs]. *Geoekologiya. Inzhenernaya geologiya. Gidrogeologiya. Geokriologiya*. 2007;1:28-38. In Russian
13. Sirin AA, Minaeva TYu, Vozbrannaya AE, Bartalev SA. Kak izbezhat' torfyanykh pozharov [How to avoid peat fires]. *Nauka v Rossii*. 2011;2:13-21. In Russian
14. Kamennova IE, Minaeva TYu. O proekte «Vosstanovlenie torfyanykh bolot v Rossii v tselyakh predotvrashcheniya pozharov i smyagcheniya izmeneniy klimata [On the project "Restoration of peat bogs in Russia to avoid fires and mitigate climate change"]». In: *IX Galkinskie Chteniya*. Materialy konferentsii [IX Galkin Readings. Proc. of the Conf.]. Yurkovskaya TK, editor. St Petersburg: SPbGETU Publ.; 2018. pp. 89-92. In Russian
15. Grummo DG, Zelenkevich NA, Sozinov OV, Moyseychik EV. Evaluation and forecast of fire hazard in the optimization of the hydrological regime of raised bog «Yelnya» (Belarus). *Sotsialno-ekologicheskie tehnologii = Environment and human: Environmental studies*. 2016;4:7-19. In Russian
16. Holden J, Burt TP. Hydraulic conductivity in upland blanket peat: measurement and variability. *Hydrol. Process*. 2003;17:1227-1237. doi: [10.1002/hyp.1182](https://doi.org/10.1002/hyp.1182)
17. Cooper MDA, Evans CD, Zielinski P, Levy PE, Gray A, Peacock M, Norris D, Fenner N, Freeman C. Infilled ditches are hotspots of landscape methane flux following peatland re-wetting. *Ecosystems*. 2014;17:1227-1241.
18. Gashkova LP, Sinyutkina AA. Estimation of drained oligotrophic bog transformation (the example of the Bakchar bog area). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*.

- Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;1(29):164-179. doi: [10.17223/19988591/29/11](https://doi.org/10.17223/19988591/29/11) In Russian, English Summary
19. *Great Vasyugan bog. Current state and development processes*. Kabanov MV, editor. Tomsk: Institut optiki atmosfery SO RAN Publ.; 2002. 230 p. In Russian
 20. Sirin AA, Suvorov GG, Chistotin MV, Glagolev MV. Values of methane emission from drainage ditches. *Dinamika okruzhayushchey sredy i global'nye izmeneniya klimata*. 2012;3(2(6)):EDCCrar0005. In Russian, English Summary
 21. Sinyutkina AA, Burnashova EN, Belenko AA, Gashkova LP, Maloletko AA. Assessment of potential fire risk of Tomsk region mires. *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Geo Assets Engineering*. 2015;326(12):45-53. In Russian, English Summary
 22. Kharanzhevskaya YuA. The effects of long-term drainage and restoration on water table level and water chemistry in the Vasyugan mire (Western Siberia). In: *17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference SGEM 2017*. Conf. Proc. 2017;17(31):663-668. doi: [10.5593/sgem2017/31/S12.083](https://doi.org/10.5593/sgem2017/31/S12.083)
 23. *Nastavleniya gidrometeorologicheskim stantsiyam i postam. Gidrometeorologicheskie nablyudeniya na bolotakh* [Manual for hydrometeorological stations and centers. Vol. 8. Hydro-meteorological observations at bogs]. Ivanova AB, editor. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1990. 360 p. In Russian
 24. Ipatov VS, Mirin DM. Opisaniye fitotsenoza: Metodicheskie rekomendatsii. Uchebno-metodicheskoe posobie [Description of phytocenosis: Methodological recommendations. Training manual]. Saint-Petersburg: SPbGU Publ.; 2008. 71 p. In Russian
 25. Vasilevich VI. Statisticheskie metody v geobotanike [Statistical methods in geobotany]. Leningrad: Nauka Publ.; 1969. 232 p. In Russian
 26. Dyukarev EA, Kurakov SA, Kharanzhevskaya YuA. Differential pressure sensors for bog water level study. In: *Problemy izucheniya i ispol'zovaniya torfyanykh resursov Sibiri*. Materialy Tret'ey mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Problems of study and use of Siberian peat resources. Proc. of the Third Int. Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 27 September-03 October 2017)]. Yekaterinburg; 2015. pp.72-75. In Russian
 27. Rozenberg GS. Paul Jaccard and the similarity of ecological objects. *Samarskaya Luka: Problemy regional'noy i global'noy ekologii*. 2012;1(21):190-202. In Russian
 28. *Tsenofond lesov evropeyskoy Rossii: kharakteristika ekologicheskikh shkal* [The cenofund of forests in European Russia: characteristics of ecological scales]. [Electronic resource]. Available at: <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora/ecoscale.html> (accessed 01.03.2018)
 29. Babeshina LG, Rogova NS, Ryzhakova NK, Zverev AA, Merkulov VG. Correlation dependence between content of chemical elements in sphagnum mosses and their ecological optima for soil fertility and soil moisture factors. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;2(14):122-131. In Russian, English Summary
 30. Prokop'ev EP. Ekologiya rasteniy (osobi, vidy, ekogruppy, zhiznennye formy): Uchebnik [Plant ecology (individuals, species, ecological groups, life forms. A textbook]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2001. 340 p. In Russian
 31. Sinyutkina AA. Osobennosti mikrorel'efa bolot taezhnoy zony Zapadnoy Sibiri [Features of mire microreliefs in the taiga zone of Western Siberia]. In: *Geografiya, istoriya i geokologiya na sluzhbe nauki i innovatsionnogo obrazovaniya*. Materialy nauch. konf. [Geography, history and geo-ecology in the service of science and innovative education. Proc. of the Sci. Conf.]. Krasnoyarsk. 2012. pp. 63-65. In Russian
 32. Taminskas J, Linkeviciene R, Simanauskiene R, Jukna L, Kibirkstis G, Tamkeviciut M. Climate change and water table fluctuation: implications for raised bog surface variability. *Geomorfologiya = Geomorphology RAS*. 2017. doi: [10.1016/j.geomorph.2017.12.026](https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.12.026)

33. Pakhuchiy VV. Faktory produktivnosti osushennykh nasazhdeniy Evropeyskogo Severo-Vostoka [Productivity factors of drained plantations in the European North-East]. Syktyvkar: Komi nauchnyy tsentr Uro AN SSSR Publ.; 1991. 104 p. In Russian
34. Goryshina TK. Ekologiya rasteniy: Ucheb. posobie [Plant ecology: A textbook]. Moscow: Vyssh. shkola Publ.; 1979. 368 p. In Russian
35. Demakov YuP, Safin MG, Bogdanov GA. Forest vegetative conditions of mari forest area upland bogs. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie = Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management*. 2010;3:27-37. In Russian
36. Kellner E. Surface energy fluxes and control of evapotranspiration from a Swedish *Sphagnum* mire. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001;110:101-123. doi: [10.1016/S0168-1923\(01\)00283-0](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(01)00283-0)
37. Wessel DA, Rouse WR. Modelling evaporation from wetland tundra. *Boundary Layer Meteorol*. 1994;68:109-130.
38. Kellner E, Halldin S. Water budget and surface-layer water storage in a *Sphagnum* bog in central Sweden. *Hydrol. Processes*. 2002;1:87-103. doi: [10.1002/hyp.286](https://doi.org/10.1002/hyp.286)
39. Kværner J, Snilsberg P. The Romeriksporten railway tunnel - Drainage effects on peatlands in the lake Northern Puttjern area. *Engineering Geology*. 2008;101:75-88. doi: [10.1016/j.enggeo.2008.04.002](https://doi.org/10.1016/j.enggeo.2008.04.002)
40. Laine J, Minkkinen K, Puhalainen A, Jauhiainen S. Effect of forest drainage on the carbon balance of peatland ecosystems. *The Finnish Research Programme on Climate Change. Second Progress Report*. Helsinki: Publications of the Academy of Finland; 1979:303-308. doi: [10.1080/02827589609382940](https://doi.org/10.1080/02827589609382940)
41. Grabovik SI, Kuznetsov OL. Postmeliorativnaya dinamika rastitel'nosti kochkovatopyanykh kompleksov travyano-sfagnovykh bolot Karelii [Post-meliorative dynamics of vegetation of hummocky-swampy complexes of grassy-sphagnum bogs in Karelia]. In: *Statsionarnye issledovaniya lesnykh i bolotnykh biogeotsenozov: ekologiya, produktivnyy protsess, dinamika*. Tezisy dokladov Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, g. Syktyvkar, 2016. [Stationary studies of forest and bog biogeocenoses: ecology, production process, dynamics. Proc. of the All-Russian Sci. Conf. with Int. Part. (Syktyvkar, Russia, 14-23 September 2016)]. Bobkova KS, Zagirova SV, Kuznetsov MA, Sizoneko TA, Torlopova NV and Tuzhilkina VV, editors. Syktyvkar: Komi Scientific Center of the RAS Publ.; 2016. pp. 8-9. In Russian
42. Panov VV. Funktsional'naya neodnorodnost' deyatel'nogo sloya sfagnovykh bolot [Functional heterogeneity of the active layer of sphagnum bogs]. *Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2008;4(78):21-25. In Russian

Received 05 December 2017; Revised 12 March 2018;

Accepted 25 July 2018; Published 12 October 2018

Author info:

Sinyutkina Anna A, Cand. Sci. (Geogr.), Senior Researcher, Scientific Department, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of Siberian Federal Scientific Centre of Agro-Biotechnologies, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: ankalaeva@yandex.ru

Gashkova Lyudmila P, Researcher, Scientific Department, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of Siberian Federal Scientific Centre of Agro-Biotechnologies, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation; Post-Graduate Student, Department of Geography, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: gashkova-lp@rambler.ru

Maloletko Anton A., Researcher, Scientific Department, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of Siberian Federal Scientific Centre of Agro-Biotechnologies, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: maloletko.anton@yandex.ru

Magur Maria G., Researcher, Scientific Department, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of Siberian Federal Scientific Centre of Agro-Biotechnologies, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: rubzova@rambler.ru

Kharanzhevskaya Yulia A. Cand. Sci. (Geol.-min.), Senior Researcher, Scientific Department, Siberian Research Institute of Agriculture and Peat, Branch of Siberian Federal Scientific Centre of Agro-Biotechnologies, 3 Gagarina Str., Tomsk 634050, Russian Federation; Department of Hydrology, Tomsk State University, 36 Lenina Ave, Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: kharan@yandex.ru